PATRÍCIA NARVAES

**COMPORTAMENTO TERRITORIAL E REPRODUTIVO
DE UMA NOVA ESPÉCIE DE *Hylodes* (AMPHIBIA,
ANURA, LEPTODACTYLIDAE) DA MATA ATLÂNTICA
DO SUDESTE DO BRASIL.**

Dissertação apresentada ao
Departamento de Zoologia do
Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo, como
parte dos requisitos necessários
para a obtenção do título de Mestre
em Zoologia.

Orientador: Miguel Trefaut Rodrigues

**SÃO PAULO
1997**

**“*Crear* é a manifestação da
essência em forma de
existência, *criar* é a
transformação de uma
existência para outra
existência.”
LAO TSE**

**“O excesso de luz cega a vista, o excesso de som
ensurdece o ouvido, condimentos em demasia
estragam o gosto, o ímpeto das paixões
perturba o coração, a cobiça do impossível
destrói a ética. Por isso, o sábio em sua alma,
determina a medida para cada coisa...”
LAO TSE**

***Aos meus pais,
pelo amor, carinho e por todo o apoio
e incentivo, durante este
e outros trabalhos que eu fiz,
ou que venha a fazer.***

***Ao Claudinei,
companheiro sempre presente
nos momentos difíceis,
e também nos de imensa alegria.***

ÍNDICE

RESUMO

ABSTRACT

AGRADECIMENTOS

1. INTRODUÇÃO.....	01.
2. MATERIAL E MÉTODOS	09.
3. RESULTADOS	22.
3-1. <i>ESTRUTURA DA POPULAÇÃO</i>	22.
3-2. <i>ÁREA DOMICILIAR</i>	26.
3-3. <i>REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL</i>	32.
3-4. <i>REPRODUÇÃO</i>	39.
3-5. <i>ALIMENTAÇÃO E PREDACÃO</i>	47.
4. DISCUSSÃO	49.
4-1. <i>ESTRUTURA DA POPULAÇÃO</i>	49.
4-2. <i>ÁREA DOMICILIAR</i>	52.
4-3. <i>REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL</i>	59.
4-4. <i>REPRODUÇÃO</i>	64.
4-5. <i>ALIMENTAÇÃO E PREDACÃO</i>	74.
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	77.
6. APÊNDICES	87.

RESUMO

Hylodes sp.n. é um leptodactílídeo de pequeno porte, que vive em pequenos riachos de montanha, na Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. Machos e fêmeas se encontram no mesmo hábitat ao longo de todo o ano e a reprodução é do tipo prolongada. Os machos de *Hylodes* sp.n. apresentam dois tipos de vocalização: o canto de anúncio, que consiste de um trinado prolongado e contínuo, e o canto de encontro, que consiste de uma série de pulsos emitidos em seqüência.

Machos e fêmeas são fiéis à sua área domiciliar, permanecendo na mesma área por pelo menos 12 meses. A área domiciliar das fêmeas variou de 0,45 a 7,98 m² (média = $2,74 \pm 1,89$; N = 24) e de 0,12 a 13,12 m² para os machos (média = $3,03 \pm 3,16$; N = 44). Os machos são altamente territoriais e se utilizam de uma gama de comportamentos estereotipados para defender seu território e para atrair as fêmeas. Esses comportamentos incluem a intensificação da vocalização e uma série de sinais visuais extremamente elaborados, como por exemplo, a extensão alternada das patas posteriores num ângulo máximo de 45° em relação ao substrato e a movimentação dos dedos das patas posteriores descrevendo uma onda.

O contato entre machos e fêmeas visando a reprodução tem início com a entrada da fêmea no território do macho. O macho inicia uma corte para atrair a fêmea, que consiste de vocalizações (canto de encontro e canto de anúncio), sinais visuais e toques na cabeça da fêmea. A fêmea é guiada pelo macho até o ninho, que se localiza dentro do seu território e é previamente escolhido por ele. O amplexo, se houver, ocorre embaixo d'água, dentro do ninho. A fêmea deixa o ninho logo após a desova e retorna à sua área domiciliar; o macho permanece nas proximidades vocalizando e mergulhando algumas vezes no local. As desovas têm, em média, 46 ovos (N = 13).

ABSTRACT

Hylodes sp.n. is a small-sized steam-dweller leptodactylid frog of the Atlantic Rain Forest of Southeast Brazil. Males and females are found together in the same habitat throughout the year and they have prolonged breeding periods. Males have two types of vocalization: the advertisement call, a long high-pitched whistled trill and the encounter call, composed by individual notes irregularly partially pulsed.

Males and females have site fidelity and remain in the same home-range for at least 12 months. Home range size ranged from 0.45 to 7.98 m² to females ($\bar{x}$ = 2.74; SD = 1.89; n = 24) and from 0.12 to 13.13 m² to males ($\bar{x}$ = 3.03; SD= 3.16; n = 44). Males establish territories and attract females using the advertisement call and some visual displays. In one of them, the male raise one hind leg and extend it slowly out of back in an arc to about 45° and then returned it to its side; in other, the male wiggle the toes of one or both hind feet slowly without otherwise moving the legs.

The courtship usually begins with the female entering a males's territory, approaching the resident. Males have elaborate visual courtship displays and complex courtship interactions involve visual and tactile cues as well as vocalizations. The male leads the female to the oviposition site inside his territory; the movement of the pair to the nest may be interrupted by bouts of tactile courtship. Amplexus should happen under water in the nest. Females leaves nest after ovipositon takes place and turn back to their home range; males stay around calling and diving into the nest. Mean clutch size was 46 eggs (SD = 7,92; n = 13).

AGRADECIMENTOS

Na maioria dos casos, os agradecimentos são muito pessoais e refletem uma história de vida conhecida apenas por quem realmente participou. Aqui não será exceção. A realização deste trabalho não teria sido possível sem a ajuda e a colaboração de diversas pessoas. Se eu esqueci de alguém, por favor me perdoem, a mente humana sempre “prega algumas peças”, principalmente sob stress intenso. Especialmente agradeço:

Ao Miguel, pelo apoio, amizade e pela firme orientação durante a minha formação e na realização do presente trabalho, sempre respeitando minhas idéias.

Ao Jaime, pelo carinho e amizade, pela paciência na leitura dos manuscritos e pelas discussões e sugestões que enriqueceram este trabalho.

Ao Instituto Florestal, pela oportunidade de trabalhar na Estação Ecológica Juréia Itatins, e à Rosely Sanches e Cláudia Reis, pelo apoio logístico e por nunca me deixarem na mão, apesar dos entraves burocráticos.

À Claude Gascon, James Patton e Carlos Peres pelo incentivo, apoio e amizade e pelas discussões e sugestões de trabalho durante minha formação.

Aos meus pais, por sempre me apoiarem e à Valéria e Daniel, meus irmãos, pelo apoio crescente nos últimos anos.

Ao Cao por todo o amor e carinho, por toda a força, apoio e incentivo, pela presença amiga, pela preocupação, pela ajuda, pela vida. Te amo muito!

Agradeço aos que me ajudaram no campo: Dante, Cá, Rosana, Cao, Paula, Lilian, Alexandre, Alex, Sandra, Mônica, Vini, Jared, Kiko, Zé Carlos, Pedro, Miguel, pela companhia, pela “mão de obra barata” e pelas valiosas sugestões.

À Pedro Develey, pelas caronas, pela companhia no alojamento, pelo enriquecimento das refeições com guloseimas supérfluas, pela ajuda no campo e pelas “pentelhações” que ajudavam a distrair depois de longos dias observando sapos longe da civilização.

Agradeço à Sandra, Dona Iolanda e Dona Sara e aos mateiros, Sr. Avelino, Sr. Zé Carvalho, Sr. Mario, Jairo e Basico, pela grande ajuda no campo e pela companhia e amizade.

Agradeço especialmente ao Dante, por me mostrar um caminho, e por muitas outras coisas.

Às minhas amigas: Rê, Cá, Alice, Clarissa, Rosana, Cris, Néia, Luci, Raquel, Rute, que tiveram uma importância fundamental na minha formação como pessoa e que sempre me apoiaram, em pelo menos quase tudo.

Aos amigos, Durval, Maurício, Lilian, Ana, Gaston, Kátia, Inês, Carlão, Alexandre, Tomás, Daniel, Armando, Luiza, pelo trabalho em conjunto, pelas diversões e pelo apoio constante, não necessariamente nesta ordem.

Aos amigos do C.E.U., Roney e Lilian, Cláudia, Valéria e Modesto, Marcelo Schwab e Marcelo Chiossi, Maurício e Isabel, Fábio, Kellen, Edu, Ramis, Licia e Roseli, Darlene, Tarin, Carlos e Roseli, Vilson e Ligia, Milton e Yara, Sandrinha, Alê, Hsu (Henrique), Luis, Sônia, Leandro e Reinaldo pelas diversões e pelo incentivo e por tornarem meus finais de semana quase sempre inesquecíveis.

Agradeço à Alice, Maria do Carmo e Cao, pela amizade, pelo uso da casa e do computador, pelas aulas de estatística, pelas dicas e sugestões e pelo apoio.

À Carlos Jared e Vinícius Xavier pelos desenhos dos sapinhos realizando *display* na página 36.

Aos amigos Dante, Jaime, Gabo, Peu, Hebert, Flora, Luis, Vinícius, Mônica, Zé Mané e Rosana pelo auxílio, sugestões e pelo coleguismo durante minha formação.

A Paulo Jordá, Denise Botter e Mônica Sandoval, do Instituto de Matemática e Estatística (IME-USP) pela grande ajuda nas análises estatísticas.

À CAPES (Coordenadoria de Apoio a Pesquisa e ao Ensino Superior) pela bolsa de mestrado concedida e à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo), pelo auxílio à pesquisa (Processo nº 94/3189-4).

Ao pessoal do Departamento de Zoologia, pelas facilidades que me permitiram realizar este e outros trabalhos: Abigail, Marli, Noêmia, Ênio, Zélio,

Domingos, Claudemir, Marcelo, Vera, Sr. Osvaldo, pessoal da biblioteca, das portarias e da lanchonete, e motoristas do IB.

À Abigail, Marli e Noêmia, por sempre encontrarem as coisas que eu esquecia pelos corredores do Departamento de Zoologia.

À Carlos, Rita, Diviady e ao pessoal do TAI CHI pela manutenção e pelo aprimoramento do corpo e do espírito.

Agradeço especialmente à Peter, Half, Dreik, Dólar, Xuxu, Téó, Leli, Vicky e Morg, pelo profundo amor com que sempre me brindaram. E à Morgana, que sentava sobre o texto que eu estava lendo e atentamente me observava enquanto eu estudava.

INTRODUÇÃO

O Domínio Morfoclimático Tropical Atlântico, definido pela superposição de características de relevo, solo, clima, vegetação e padrão de drenagem (Ab' Saber, 1977), corresponde, no Sudeste do Brasil, a uma região de florestas tropicais habitada por uma fauna de anfíbios excepcionalmente rica e diversa (Weygoldt, 1989). A floresta tropical atlântica, em função da diversidade de ambientes aquáticos e terrestres, apresenta elevada heterogeneidade de microhabitats favoráveis ao desenvolvimento dos anuros. Esta diversidade de habitats, o relevo montanhoso e a expansão e contração das florestas durante o Quaternário, têm sido utilizados como uma das explicações para a elevada diversidade e o alto índice de endemismos da anurofauna dessas matas (Duellman, 1988; Heyer et al., 1990; Hödl, 1990; Bertoluci, 1991).

A subfamília Hylodinae, praticamente restrita à Mata Atlântica, reúne 3 gêneros de Leptodactylidae: *Crossodactylus*, *Hylodes* e *Megaelosia*. Os três são ainda mal conhecidos taxonomicamente (Lynch, 1971, 1979; Heyer et al., 1990), com distribuição entre os estados do Rio Grande do Sul e Alagoas. Trata-se de um grupo de leptodactilídeos, geralmente com indivíduos de pequeno porte, variando de 2 a 6 cm de comprimento rostro-anal. O gênero *Megaelosia* é uma exceção, as espécies atingem um tamanho maior, em torno de 10 cm.

O gênero *Hylodes* Fitzinger 1826 inclui, atualmente, 17 espécies atribuídas com base em semelhanças a 4 grupos de espécies: *lateristrigatus*, *mertensi*, *pulcher* e *nasus* (Heyer, 1982; Heyer e Cocroft, 1986; Frost, 1995). Ocorrem em ambientes lóticos, principalmente rios e riachos de montanha

(Haddad e Sazima, 1992), onde os machos de algumas espécies permanecem vocalizando sobre pedras, próximos de corredeiras, saltando para a água ou frestas quando em perigo (Gouvêa, 1979; Heyer et al., 1990; observações pessoais).

Nenhum estudo mais aprofundado foi conduzido para as diversas espécies da subfamília apesar de serem facilmente encontradas ao longo de riachos, e poucos trabalhos tratam de aspectos da biologia e ecologia dessas espécies. Observações preliminares sobre a biologia reprodutiva de *Hylodes phyllodes* revelaram que os ovos são depositados em ninhos escavados pelo macho no fundo de areia em remansos de riachos e sugerem que o macho seja territorial, guarde o ninho e o utilize mais de uma vez (Faria et al., 1993). Os machos de *H. lateristrigatus* e *H. babax* são altamente territoriais e apresentam um canto de advertência que pode ser ouvido a distâncias superiores a 100 metros (Weygoldt, 1989). *H. regius* apresenta um canto em que as notas são separadas por longos intervalos, sem a formação de trinados (Gouvêa, 1979). Os machos de *H. heyeri* vocalizam em locais escondidos, frestas de rochas, em riachos de pequeno a médio porte (Haddad et al., 1996). *Hylodes asper* vocaliza sobre rochas ao longo de pequenos riachos de montanha e apresenta exibições visuais elaboradas durante a vocalização (Heyer et al., 1990).

Os sinais acústicos e visuais observados em algumas espécies de *Hylodes* são utilizados, aparentemente, para demarcar território e atrair as fêmeas na época da reprodução (Weygoldt e Carvalho e Silva, 1992; Heyer et al., 1990). Presume-se que a posse e a manutenção de um território pode dar a um macho acesso prioritário a recursos necessários para a sobrevivência e/ou reprodução, permitindo um maior sucesso reprodutivo (Wells, 1977c).

O comportamento agressivo, relacionado à defesa de um sítio específico, foi relatado em várias famílias de anuros, principalmente nos dendrobatídeos e leptodactilídeos (Test, 1954; Sexton, 1960; Duellman, 1966; Wells, 1977a, b, 1980a, b, 1981; Duellman e Trueb, 1986; Zimmerman, 1990; Stewart e Rand, 1991; Roithmair, 1992; Juncá, 1994; Schiesari, 1996; entre outros). A territorialidade, assim como outras formas de comportamento, como cortes complexas e prolongadas, parece estar associada às espécies que apresentam padrões de reprodução do tipo prolongada, nos quais os sítios reprodutivos utilizados estão disponíveis ao longo do ano e a reprodução pode se estender por longos períodos. Nas espécies de anuros que apresentam esse tipo de reprodução, algumas características da vocalização e da qualidade do território do macho têm papel fundamental na atração das fêmeas ao sítio reprodutivo e na escolha do parceiro pela fêmea (Wells, 1977a). Dessa forma, o sucesso reprodutivo dos machos provavelmente depende de sua habilidade em atrair fêmeas ao seu sítio de vocalização através de cantos complexos e variados, e de defender territórios contra machos invasores, principalmente nas espécies em que as áreas de corte e sítios de oviposição se encontram dentro do território do macho.

Muitos anuros territoriais também empregam posturas estereotipadas e outras exhibições visuais, como sinais de ameaça, em encontros agonísticos. Em *Rana clamitans* e *R. catesbeiana*, por exemplo, os machos territoriais mantêm o corpo elevado, inflando-o enquanto na água, ao passo que machos não territoriais adotam posição menos conspícua, mantendo apenas o topo da cabeça fora d'água (Emlen, 1968; Wells, 1977b).

As fêmeas territoriais de *Colostethus inguinalis* e *C. collaris* exibem o colorido amarelo-brilhante da garganta quando desafiadas por intrusos (Test, 1954; Sexton, 1960; Durant e Dole, 1975). Em *C. inguinalis*, os machos têm pescoço branco-perolado, que pode ser importante em *displays* territoriais. Muitos dendrobatídeos territoriais elevam o corpo estendendo as patas, quando desafiados por invasores (Test, 1954; Sexton, 1960; Duellman, 1966; Goodman, 1971; Crump, 1972; Dole e Durant, 1974b). Em *Leptodactylus melanonotus*, os machos territoriais elevam a porção posterior do corpo, expondo uma mancha dorsal colorida (Brattstrom e Yarnell, 1968). Em outros casos, os residentes saltam sobre os intrusos ou investem contra eles empurrando-os para fora do território (Test 1954; Sexton 1960; Duellman 1966; Durant e Dole 1975; Ovaska e Hunte, 1992).

Algumas espécies de *Hylodes* são altamente territoriais e atacam machos intrusos modificando o tipo de canto e exibindo sinais visuais agressivos (Weygoldt, 1986). Os machos de *Hylodes asper* estendem as patas posteriores alternadamente durante a vocalização, num ângulo máximo de 45° em relação ao substrato (Heyer et al., 1990). Esse comportamento também é encontrado convergentemente em duas espécies de ranídeos do sudeste da Ásia: *Staurois parvus* (Harding, 1982) e *S. latopalmatus* (Davison, 1984), que vivem ao longo de riachos de montanhas tropicais. Tal comportamento parece estar associado aos anuros que habitam riachos ruidosos, como forma de adaptação a esse tipo de hábitat, e sua função aparente seria a de atrair fêmeas e afugentar machos invasores.

É também nas espécies com reprodução prolongada, onde a chegada das fêmeas receptivas está dispersa num longo período de tempo, que

observamos o aparecimento de associações relativamente prolongadas entre machos e fêmeas. Essas associações podem ser interações de corte complexas, envolvendo sinais tácteis, visuais e sonoros (Wells, 1977a) e foram relatadas para um grande número de espécies que se reproduzem em frestas, ninhos ou ocos de árvores (Jameson, 1954; Pengilley, 1971; Drewry, 1974; Woodruff, 1976a), e parecem estar associadas ao tempo que a fêmea necessita para ter acesso a informações a respeito da qualidade do território do macho.

As fêmeas de *Rana clamitans* e *R. catesbeiana* aparentemente escolhem seus parceiros com base na qualidade do território e passam horas nas proximidades de vários machos antes de escolher um parceiro (Emlen, 1968; Wells, 1977a). Em *R. clamitans*, as fêmeas se aproximam dos machos residentes e adotam postura semelhante à do macho satélite. Quando a fêmea se encontra a poucos centímetros do macho, ela lhe dá as costas e fica abaixada em frente a ele. O macho aparentemente não entra em amplexo com a fêmea até que esta inicie contato físico com ele (Wells, 1977c, 1978).

Em algumas espécies de *Hylodes* e *Crossodactylus*, os machos constróem ninhos submersos escavados no leito pedregoso de riachos; a fêmea atraída pelo canto é guiada até o ninho (Faria et al., 1993; Weygoldt e Carvalho e Silva, 1992; observações pessoais).

Em *Leptodactylus fuscus*, o macho constrói uma toca subterrânea e vocaliza próximo à sua entrada. A fêmea atraída, aproxima-se do macho e é guiada até a toca. O macho é o primeiro a entrar, seguido pela fêmea e, algumas vezes, obstrui a entrada da toca com o corpo (Martins, 1988).

Nos dendrobatídeos, quando os machos são territoriais, como em *Dendrobates pumilio*, *D. granuliferus*, *D. histrionicus*, *Colostethus inguinalis* e *C.*

palmatum, a corte normalmente tem início com a entrada da fêmea no território do macho; ela se aproxima do residente e indica sua propensão à corte. Em alguns casos, a fêmea contata o macho ou se agacha à sua frente (Lüddecke, 1976; Wells, 1977a). Em *Dendrobates auratus*, a fêmea pula nas costas do macho e incita-o com as patas posteriores. Alguns machos tocam e pulam sobre o dorso da fêmea, e pode ocorrer um amplexo cefálico abreviado. Os machos de *C. stephensi* realizam várias exhibições visuais, como a elevação do corpo sobre as quatro patas seguida por movimentação lateral (Juncá et al., 1994). Pulos para cima e para baixo na frente da fêmea e uma “dança” sobre as patas posteriores em *C. collaris* (Dole e Durant, 1974b; Durant e Dole, 1975). *C. palmatum* e *C. trinitatus* apresentam um notável escurecimento da coloração (Test, 1954; Sexton, 1960; Lüddecke, 1976)

É no contexto da reprodução prolongada, em espécies territoriais e agressivas, nas quais a qualidade do território e do canto do macho interferem na escolha da fêmea, que a evolução parece ter favorecido o aparecimento de *displays* posturais visuais e outros comportamentos estereotipados, utilizados tanto em cortes complexas como na defesa de um território (Wells, 1977a).

Sistemas reprodutivos complexos têm sido freqüentemente encontrados em espécies de dendrobatídeos, incluindo deposição de ovos terrestres, cuidado aos ovos, transporte e cuidado aos girinos. A história evolutiva que originou esses comportamentos reprodutivos complexos ainda é uma incógnita, e os parentes atuais mais próximos dos dendrobatídeos também não são conhecidos (Weygoldt e Carvalho e Silva, 1992). Lynch (1971, 1973) sugere que a subfamília Hylodinae é o grupo-irmão dos dendrobatídeos; o ancestral hipotético de ambos os táxons deve ter habitado, originalmente, ambientes

lóticos. Um estudo mais amplo das várias espécies da subfamília Hylodinae pode fornecer maiores evidências a respeito dessa hipótese de parentesco.

Durante visitas preliminares à Estação Ecológica Juréia-Itatins (Núcleo Arpoador, Peruíbe-SP), foram coletados vários espécimes de *Hylodes* em um pequeno riacho de encosta. Embora sem dúvida pertencente ao grupo *nasus* e muito próximo de *H. asper*, um exame mais cuidadoso indicou que trata-se de uma espécie ainda não descrita. Apesar do canto, dos padrões de exibição visual e do colorido dessa espécie serem, à primeira vista, muito semelhantes aos de *H. asper*, cujo comprimento rostro anal atinge em média 40 mm, os adultos de *Hylodes* sp.n. são muito menores, medindo em torno de 26 mm (Figura 1).

Estudos sobre biologia reprodutiva e comportamento são necessários para melhor esclarecimento da ecologia desses anfíbios endêmicos de riachos de Mata Atlântica, uma vez que estão ameaçados de desaparecer, já que declínios populacionais e extinções locais de várias espécies foram registradas nesse ambiente (Heyer et al., 1988, 1990; Weygoldt, 1989; Bertoluci e Heyer, 1995).

Um dos objetivos deste trabalho foi estudar o comportamento reprodutivo dessa população de *Hylodes* encontrada na Estação Ecológica Juréia-Itatins, na região de Peruíbe (SP). Procurei também estudar o comportamento territorial dessa população com o objetivo de obter dados sobre a área domiciliar, a fidelidade ao sítio defendido, o deslocamento do indivíduos e os comportamentos associados à defesa de território.

Figura 1. Macho adulto de *Hylodes* sp.n. da Estação Ecológica Juréia-Itatins, Núcleo Arpoador (Peruíbe-SP).

MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de Estudo

Os trabalhos de campo foram realizados na Estação Ecológica Juréia-Itatins, Núcleo Arpoador, entre 1994 e 1996. A Estação está situada no litoral sul do estado de São Paulo, entre os municípios de Iguape, Peruíbe, Miracatu e Itariri (Figura 2), a 200 km da cidade de São Paulo. Essa unidade de conservação ocupa uma área de aproximadamente 80.000 ha, podendo ser considerada pouco suscetível a efeitos de fragmentação, que freqüentemente causam deleções seletivas em espécies animais e vegetais (Mantovani, 1993). Encontram-se ali, vários ecossistemas bem preservados: campos de altitude, Mata Atlântica, manguezais, mata de restinga, vegetação de dunas, costões rochosos e praias.

O Núcleo Arpoador (24°23' S e 47°01' W) situa-se no município de Peruíbe, e compreende as Praias do Guaraúzinho e Arpoador, ambas encravadas entre a serra e o mar, e as Praias de Parnapuã, Brava, Camboré e Juquiazinho, separadas da encosta por uma pequena planície. Nas áreas de mata, o relevo apresenta trechos muito íngremes do embasamento cristalino, com solos rasos e pedregosos, onde é freqüente encontrar matacões. São abundantes, nessa área, riachos e pequenos córregos de água cristalina (Raimundo e Matuscelli, 1994). A vegetação caracteriza-se como uma floresta pluvial tropical úmida de encosta, com árvores perenifólias de grande porte, elevada densidade e diversidade de epífitas, lianas e palmeiras, Myrtaceae em abundância e fungos associados à rizosfera, além de alto índice de

endemismos de espécies arbóreas (Carneiro da Paixão et al., 1984; Peixoto, 1991).

Segundo Koeppen, o clima da região é do tipo Af, tropical chuvoso de floresta. A temperatura média anual varia entre 18 e 20°C. Durante as viagens a campo foram tomados dados diários de temperatura máxima e mínima do ar, utilizando-se um termômetro de máxima e mínima instalado no alojamento, e dados sobre a umidade relativa do ar, com a instalação de um higrômetro (Figura 3). A média das temperaturas mínimas foi 19,9 °C, e a média das máximas foi 25,0 °C, medidas na área de estudo entre outubro de 1994 e dezembro de 1995. As precipitações apresentam média anual variando entre 2.040 mm e 2.350 mm (Mantovani, 1993). Em Peruíbe, choveu um total de 1.796 mm, em 1994, e 2.120 mm, em 1995 (Figura 4; dados cedidos pelo D.A.E.E., posto pluviométrico de Peruíbe-SP).

Figura 2. Localização da Estação Ecológica Juréia-Itatins no Estado de São Paulo.

Figura 3. Variação mensal das médias das temperaturas máximas e mínimas e umidade relativa do ar entre os meses de outubro de 1994 e dezembro de 1995, na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP).

Figura 4. Variação mensal da precipitação no município de Peruíbe (SP) entre setembro de 1994 e maio de 1996 (dados cedidos pelo D.A.E.E.)

As observações sobre o comportamento territorial e reprodutivo de *Hylodes* sp.n. foram realizadas ao longo de um trecho de 150 metros de um pequeno riacho pedregoso de encosta, situado no interior da mata, que deságua na Praia do Guarauzinho, distante 250 metros do alojamento. O riacho apresenta profundidade variável entre 10 e 60 cm e largura variando entre 1,80 e 7,80 m. Situa-se numa área de mata com boa malha de trilhas, muitas destas próximas ao riacho.

A vegetação apresenta três estratos bem definidos: sub-bosque, estrato médio e dossel. O sub-bosque apresenta uma grande diversidade de espécies do gênero *Psychotria* (Rubiaceae), sendo também comuns espécies de Piperaceae e várias espécies de palmeiras, incluindo o palmito (*Euterpe edulis*) que pode ser abundante em alguns trechos da mata. A altura do dossel varia dos 20 aos 30 metros, com algumas árvores emergentes, como o jequitibá (*Cariniana estrellensis*), a copaíba (*Copaifera trapezifolia*) e o jatobá (*Hymenaea courbaril*) (Carneiro da Paixão et al., 1984; Develey, 1997).

Em outubro de 1994, o riacho foi marcado de metro em metro com fitas coloridas amarradas na vegetação em ambas as margens do riacho. Adicionalmente, para facilitar a localização rápida dos pontos amostrais, foi colocado um fio de *nylon* a cada cinco metros, transversalmente ao riacho, preso à vegetação, estabelecendo seções (Figura 5). O ponto zero foi escolhido no trecho em que o riacho é interceptado pela "Trilha do Fundão", que se inicia ao lado do alojamento; os demais pontos foram marcados sucessivamente, à montante (Figura 6). Do ponto 150 em diante, o riacho torna-se cada vez mais estreito (em torno de 2-3 metros). Posteriormente, seis pontos localizados

abaixo do ponto zero foram adicionados à área de estudo, perfazendo uma área de amostragem de aproximadamente 835m².

Figura 5. Aspecto do riacho estudado, na seção 15-20m. (Estação Ecológica Juréia-Itatins, Núcleo Arpoador, Peruíbe-SP).

Figura 6. Mapa aproximado da área de estudo. A linha pontilhada indica a "Trilha do Fundão"; as linhas contínuas representam riachos; as setas, os limites da área de estudo.

2. Período de estudo

Foram realizadas 15 viagens a campo, entre outubro de 1994 e dezembro de 1995, e uma em abril de 1996, com duração média de 8 dias. As observações de campo se iniciaram entre 7:30 e 8:00 hs e se estenderam até por volta de 17:00 hs. Em algumas ocasiões, as observações foram realizadas à noite, para verificar a localização dos abrigos noturnos utilizados pelo indivíduos.

3. Marcação dos indivíduos

Todos os indivíduos capturados na área de estudo foram pesados com um dinamômetro Pesola (5g) e tiveram seu comprimento rostro anal e da tíbia medidos com paquímetro plástico. Antes de serem liberados, os indivíduos receberam marcação permanente através de corte de dígitos segundo o esquema de Hero (1989). Este tipo de marcação aparentemente não interferiu no comportamento dos indivíduos. Conforme foi constatado, mesmo indivíduos com defeitos físicos sérios, como ausência de uma das pernas, do pé, do braço ou da mão, mantiveram normalmente suas atividades diárias. A regeneração dos dígitos amputados não foi observada, mas, em alguns indivíduos, houve regeneração do disco digital.

Uma marcação provisória, com a instalação de anel pélvico, foi utilizada para permitir a identificação individual à distância, sem necessidade de recaptura. O anel foi confeccionado com miçangas coloridas, com aproximadamente 1 mm de diâmetro, combinando 10 cores diferentes, agrupadas uma a uma ou duas a duas, presas por linhas de *nylon* branca ou marrom. Inicialmente, foi utilizada uma linha de algodão na confecção do anel pélvico, que embora mantivesse o nó do anel mais firme, apodrecia facilmente por estar constantemente molhada. Essa linha foi posteriormente substituída pela linha de *nylon* e, para manter o nó apertado, a ponta da linha foi derretida com o auxílio de um isqueiro, que após endurecida, mantinha o nó “colado” e firme. Não foi possível utilizar diferenças nos padrões de coloração para ajudar na identificação individual à distância, já que os indivíduos apresentam colorido muito semelhante. Alguns indivíduos com defeitos físicos conspícuos não receberam marcação permanente ou provisória. Em alguns casos, houve lesão

da pele dos indivíduos devido à presença do anel pélvico. Quando isto ocorreu, este foi retirado imediatamente. Esse tipo de anel, mais indicado para indivíduos de pequeno porte, algumas vezes acabou por dificultar a identificação individual, pois a linha girava na cintura do indivíduo e a miçanga se deslocava para a região ventral, sendo necessária a sua captura para efetuar a identificação.

Foi utilizada uma ficha de campo para cada indivíduo capturado e marcado (Apêndice A). Nessas fichas, foram anotados os dados de comprimento rostro-anal, comprimento da tíbia, peso, data e horário da captura, número do indivíduo, cor das miçangas, sexo, atividade e local de avistamento. Os indivíduos em que não foi possível determinar o sexo com segurança e que apresentavam comprimento rostro-anal inferior a 23 mm foram considerados jovens.

4. Cálculo da Área Domiciliar

Nas primeiras horas de observação, realizou-se diariamente um censo ao longo do riacho, para verificar a densidade populacional, anotando também os sítios de vocalização dos machos e a posição de fêmeas e jovens. Como os indivíduos dessa espécie são ágeis e de captura difícil, foi utilizado um binóculo (Pentax 10 x 25) para auxiliar na sua localização e identificação. A posição dos indivíduos encontrados e seus respectivos sítios de vocalização e ovipostura foram plotados num mapa do riacho, para avaliar os movimentos e a permanência dos indivíduos na área. Esses dados foram utilizados para o

cálculo da área domiciliar através do método de área mínima de Mohr (1947), que consiste, basicamente, na união dos pontos referentes às posições externas detectadas e no cálculo da área interna do polígono gerado.

Como o riacho estava previamente marcado de metro em metro ao longo de sua extensão (coordenada (y) de recaptura), foi medida a distância dos indivíduos à margem, com o auxílio de uma vara graduada, obtendo-se assim, a coordenada (x) de recaptura dos indivíduos. As coordenadas (y) representam assim, distâncias paralelas às margens do riacho, enquanto as coordenadas (x) representam distâncias perpendiculares. À partir dessas coordenadas foram calculados os valores de área domiciliar para aqueles indivíduos com mais de 3 recapturas, utilizando o programa MAcPAAL (Micro-computer Programs for the Analysis of Animal Locations, versão 1.1) que possui vários métodos de cálculo de área: Polígono Mínimo Convexo, Polígono Côncavo, Elipse 95%, Transformação de Fourier, Transformação Harmônica Média. Foi utilizado o método Polígono Mínimo Convexo por melhor se adaptar aos pontos de recaptura, que atingiram o número máximo de 36 ($x = 11,8$; $S = 8,0$; $N = 44$), para um macho, e 30, para uma fêmea ($x = 11,8$; $S = 6,1$; $N = 24$). Os métodos que utilizam polígonos parecem representar melhor os dados observados, os outros métodos tendem a superestimar a área domiciliar.

Um território pode ser definido por uma porção relativamente fixa de área de um indivíduo, no qual ele tem acesso prioritário a recursos necessários à sobrevivência, como abrigo, alimento e parceiros sexuais (Kauffman, 1983). A área domiciliar pode ser definida como a área atravessada pelos indivíduos em suas atividades normais de obtenção de alimento, abrigo, acasalamento e cuidado a prole (Burt 1943; Wilson 1975). Excursões fora da área normal de

uso do indivíduo não são consideradas parte de sua área domiciliar. Um dos problemas que surgem com essa definição é que ela utiliza o julgamento subjetivo do pesquisador para considerar se uma atividade é normal ou não (White e Garrot, 1990). Segundo Jenrich e Turner (1969) esse problema pode ser minimizado utilizando apenas as atividades do animal realizadas em 95% do tempo total observado. Neste trabalho, não foram utilizados nos cálculos de área domiciliar os pontos que distaram mais de 5 metros de qualquer outro ponto, considerados como sendo excursões fora da atividade normal dos indivíduos. Também foram excluídos os pontos referentes aos abrigos noturnos utilizados pelos indivíduos (pedras mais altas no leito do riacho, ou frestas nas margens, entre pedras, folhas e terra).

5. Interações entre indivíduos e Comportamento Reprodutivo

Após o censo inicial, alguns pontos fixos foram escolhidos aleatoriamente a fim de observar interações entre indivíduos e seus comportamentos referentes à reprodução e defesa de território. Os indivíduos não se importavam com a presença do observador se este se mantivesse relativamente imóvel durante as observações; aproximadamente cinco minutos após a chegada do observador, eles continuavam normalmente suas atividades. Cada indivíduo foi observado atentamente por aproximadamente duas horas, e seu comportamento, assim como seu deslocamento pela área, registrados em fita cassete e, posteriormente, transcritos para caderno de campo. Essas observações foram realizadas segundo os parâmetros de animal focal,

descritos por Altman (1974), onde a amostragem é definida como aquela em que todas as ocorrências de ações ou interações específicas de um indivíduo, ou grupo específico de indivíduos, são registradas durante cada período amostral. Algumas das vantagens desse método consistem na possibilidade de se registrar encadeamentos, ligações seqüenciais entre comportamentos. Obtém-se também as freqüências dos comportamentos por unidade de tempo e a duração dos comportamentos para cada animal focal. Pode-se também obter dados sobre as relações de um indivíduo com o vizinho mais próximo e dados precisos sobre a duração e a seqüência de uma atividade (Setz, 1991).

Os comportamentos de corte e amplexo, assim como os encontros agonísticos entre machos e as exibições visuais (*displays*), foram também registrados em fita cassete e, quando possível, filmados com câmera de vídeo portátil. Foi utilizado um copo de vidro para observar o comportamento de indivíduos que estavam submersos. O fundo do copo foi apoiado sobre a superfície da água, e olhando-se pela boca do copo, foi possível ver claramente o fundo do riacho. Esta técnica foi útil pois a correnteza não permitia a visualização de algo submerso sem esse artefato.

Os pontos onde foram observadas desovas, foram plotados em um mapa do riacho. Quando possível, alguns ovos foram coletados, visando acompanhar o desenvolvimento larval em laboratório e facilitar a identificação do girino e do jovem em campo. Alguns girinos foram fixados em diferentes estágios de desenvolvimento para posterior descrição. Os girinos foram anestesiados até a morte em álcool 3% e fixados em uma mistura de partes iguais de formalina 6% e álcool 70%.

Os adultos coletados foram fixados segundo os procedimentos usuais para anfíbios e serão depositados na coleção do Museu de Zoologia da USP.

Algumas vocalizações foram gravadas com o auxílio de um gravador Sony Digital Walkman Audio Tape (TCD-D7) com microfone Sony (ECM-959) e analisadas utilizando o programa Canary 1.2.1, em um computador Power Macintosh 8500/120, para a obtenção de sonogramas.

6. Análises estatísticas

Para comparar duas médias, testei preliminarmente a igualdade de variâncias das duas amostras, através dos testes de *Bartlett* ou de *Levene* (Neter, et al., 1996), dependendo da distribuição das variáveis envolvidas. Assim, foi aplicado o teste de *Bartlett* nos casos de variáveis que possuíam distribuições normais para ambas as amostras, e o teste de *Levene* quando as variáveis, apesar de contínuas, não tinham distribuição normal em pelo menos uma das populações.

Quando tive evidências de que a variável tinha distribuição normal nas duas amostras, utilizei o teste *t-Student* para testar a igualdade das duas médias. Ao contrário, quando a variável parecia não ter distribuição normal em pelo menos uma das amostras, e as variâncias puderam ser consideradas iguais, foi aplicado o teste **não paramétrico** de *Mann-Whitney* (Conover, 1980), além de um teste **paramétrico** (teste *F corrigido pelos graus de liberdade*) de igualdade de duas médias de amostras não-normais com variâncias iguais. Nos casos de amostras com variáveis emparelhadas e com reduzido número de

observações, foi utilizado uma técnica **não paramétrica**, o *Teste do Sinal* (Conover, 1980). Os níveis descritivos (p) de todos os testes acima mencionados foram baseados em um nível de significância igual a 5%.

Foram construídos diagramas de dispersão, quando o interesse era comparar se havia correlação entre duas variáveis, e foram calculados os valores estimados dos respectivos coeficientes (r) de correlação de Pearson (Bussab e Morettin, 1987).

RESULTADOS

3. 1. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO

Entre outubro de 1994 e dezembro de 1995 foram marcados 205 indivíduos de *Hylodes* sp.n., sendo 74 machos, 63 fêmeas e 68 indivíduos cujo sexo não pode ser determinado (Tabela 1, Apêndice B). Foram considerados jovens os indivíduos com comprimento rostro-anal inferior a 23 mm, por não ser possível identificar seu sexo nessa fase, seja com base em características morfológicas externas ou de coloração. O comprimento rostro-anal dos machos adultos variou de 23,8 a 27,0 mm ($\bar{x} = 25,21$; $S_x = 0,76$; $N = 74$) e o comprimento da tíbia variou de 12,0 a 13,8 mm ($\bar{x} = 13,10$; $S_x = 0,32$; $N = 72$). Para as fêmeas adultas, o comprimento rostro-anal variou de 24,4 a 29,4 mm ($\bar{x} = 26,87$; $S_x = 1,34$; $N = 63$) e o comprimento da tíbia variou de 12,5 a 15,0 mm ($\bar{x} = 14,02$; $S_x = 0,58$; $N = 58$).

A análise descritiva do comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da tíbia (Tíbia) e peso (Tabela 2; Figura 7) revelou que a média e a mediana destas variáveis para as fêmeas foram sempre superiores aos valores obtidos para machos. Isto é corroborado pela inspeção dos desvios-padrão e dos coeficientes de variação correspondentes.

Tabela 2. Valores obtidos para a média, mediana, desvio-padrão, coeficiente de variação, 1º quartil, 3º quartil e número de observações das variáveis CRA, Tíbia e Peso por sexo.

Variável	Sexo	N	Média	Mediana	Desvio-padrão	Coef. de variação	1º Quartil	3º Quartil
CRA	macho	74	25.21	25.0	0.76	0.03	24.6	25.8
CRA	fêmea	63	26.87	27.0	1.34	0.05	26.0	24.9
Tíbia	macho	72	13.10	13.1	0.32	0.02	12.9	13.3
Tíbia	fêmea	58	14.02	14.1	0.58	0.04	13.6	14.4
Peso	macho	73	1.6	1.6	0.1	0.06	1.5	1.7
Peso	fêmea	59	1.9	1.9	0.3	0.16	1.7	2.1

A

B

C

Sexo

Figura 7. Box-plot para as variáveis: comprimento rostro-anal (A), comprimento da tíbia (B) e peso (C), para machos e fêmeas de *Hylodes* sp.n.

Os machos não apresentam distribuição normal para as variáveis comprimento rostro-anal, comprimento da tibia e peso ($p \leq 0,047$), enquanto que para as fêmeas há indícios de normalidade ($p \geq 0,072$) (Figura 8). Através da análise dos dados obtidos, podemos concluir que o tamanho médio das fêmeas é maior do que o dos machos (*Mann-Whitney*; $p > 0,05$).

Figura 8. Distribuição das freqüências das variáveis comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da tibia (Tibia) e Peso. À esquerda machos (A, B, C); à direita fêmeas (D, E, F).

3.1.2. Densidade e Crescimento dos indivíduos

A Tabela 4 apresenta os dados obtidos referentes às taxas de crescimento mensal da população de *Hylodes* estudada. A taxa percentual média de crescimento mensal dos indivíduos, considerando machos e fêmeas conjuntamente, com base nos dados de comprimento rostro-anal obtidos, foi de $1,73\% \pm 0,94$ (N = 32), semelhante à taxa percentual obtida com os dados de comprimento da tíbia: $1,27\% \pm 0,91$ (N = 23). O incremento médio mensal do peso foi maior: $4,85\% \pm 2,47$ (N = 19).

Tabela 4. Taxa média de crescimento mensal para machos e fêmeas obtida com base no comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da tíbia e no peso. (M) machos; (F) fêmeas; (M/F) machos e fêmeas tratados conjuntamente.

variável	taxa média percentual de crescimento mensal (%)
CRA(M)	$1,56 \pm 1,01$ (N = 19)
CRA (F)	$1,97 \pm 0,81$ (N = 13)
CRA (M/F)	$1,73 \pm 0,94$ (N =32)
Tibia (M)	$1,04 \pm 0,92$ (N = 15)
Tibia (F)	$1,70 \pm 0,74$ (N = 8)
Tibia (M/F)	$1,27 \pm 0,91$ (N =23)
Peso (M)	$4,47 \pm 2,83$ (N = 13)
Peso (F)	$5,67 \pm 1,21$ (N = 6)
Peso (M/F)	$4,85 \pm 2,47$ (N =19)

A proporção média entre os sexos, dada pela razão entre o número de machos e o número de fêmeas de *Hylodes* sp.n., foi de 1,5:1 (macho/fêmea). A densidade média mensal obtida foi de $0,14 \pm 0,03$ indivíduos por metro quadrado (ou 14 indivíduos a cada 100 m²).

3.2. ÁREA DOMICILIAR

O leito do riacho caracteriza-se por apresentar pedras de tamanhos diversos e troncos em abundância. Estes habitats estruturais, juntamente com a vegetação associada, fornecem ampla gama de microhabitats para a espécie. Foi nesta área que a imensa maioria dos indivíduos manteve sua área domiciliar, que variou de $0,12 \text{ m}^2$ a $13,12 \text{ m}^2$ para machos ($x = 3,03$; $S = 3,16$; $n = 44$) e de $0,45 \text{ m}^2$ a $7,98 \text{ m}^2$ ($x = 2,74$; $S = 1,89$; $n = 24$) para fêmeas (Tabela 5). Durante todo o período de estudo, a área domiciliar dos indivíduos restringiu-se ao leito do riacho e às suas margens, não tendo sido observados indivíduos na mata adjacente.

Tabela 5. Dados referentes à área domiciliar (AD), comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da tibia (Ti), número de recapturas (R) e tempo de residência do indivíduo na área em meses (T), para 44 machos e 24 fêmeas de *Hylodes* sp.n., na Estação Ecológica Juréia-Itatins, Núcleo Arpoador (Peruíbe-SP).

MACHOS						FÊMEAS					
nº	AD m ²	CRA (mm)	Ti (mm)	R	T	nº	AD m ²	CRA (mm)	Ti (mm)	R	T
X01	0,12	25,0	/	5	3	4079	0,45	26,3	13,8	7	5
2036	0,18	24,8	12,7	4	3	305	0,53	27,1	13,6	7	4
X07	0,19	25,6	13,7	6	8	407	0,64	27,6	14,2	4	8
336	0,28	24,5	12,0	3	2	089	0,92	27,1	14,4	10	7
1020	0,28	25,1	13,4	7	3	087	1,00	26,5	14,5	5	7
2051	0,33	24,5	12,7	5	4	129	1,39	27,5	14,4	15	6
027	0,40	25,4	13,1	4	3	042	1,40	25,8	13,4	19	6
086	0,46	25,7	13,6	4	6	096	1,46	27,9	14,4	6	10
X05	0,61	26,1	13,1	6	5	4059	1,64	26,8	13,8	9	5
2031	0,64	24,4	12,6	5	2	010	1,64	26,2	14,2	10	4
099	0,65	24,3	12,7	4	7	X02	1,77	28,9	14,8	30	10
055	0,71	25,7	13,6	12	8	1051	2,56	26,7	14,0	11	5
638	0,89	25,9	13,2	6	7	031	2,78	26,7	14,1	6	2
3061	0,92	24,9	12,9	5	2	102	3,13	26,9	14,2	8	3

nº	AD m ²	CRA (mm)	Ti (mm)	R	T	nº	AD m ²	CRA (mm)	Ti (mm)	R	T
020	0,94	25,5	13,2	5	1	104	3,22	27,7	14,1	9	10
D01	0,98	24,5	12,5	9	4	233	3,32	27,4	14,3	12	6
024	1,09	25,0	13,2	5	4	122	3,37	25,7	14,1	18	6
X06	1,12	24,1	12,7	9	4	047	3,44	28,7	14,4	15	6
3042	1,38	25,8	13,6	7	5	526	3,54	27,0	13,8	6	5
324	1,50	24,5	13,2	5	3	1090	3,88	28,3	14,3	14	8
103	1,55	24,0	13,1	7	4	049	3,97	27,7	14,3	16	6
017	1,58	24,6	12,9	13	5	022	5,26	25,5	13,5	9	4
307	1,67	25,0	13,3	9	8	080	6,40	27,5	14,0	21	8
4063	1,85	24,8	13,1	8	4	112	7,98	27,5	13,7	16	6
080	1,96	24,4	13,0	18	5						
4051	2,49	25,3	13,4	13	12						
003	2,53	26,0	13,0	12	5						
J01	2,57	25,2	13,3	10	7						
006	2,64	26,4	13,8	29	12						
809	3,55	24,7	13,1	13	4						
032	3,69	24,4	12,7	24	5						
062	4,26	25,0	13,0	8	4						
406	4,58	25,0	12,9	16	8						
608	4,98	26,0	13,6	22	12						
1070	5,44	25,6	13,2	10	6						
405	5,60	25,7	13,2	15	8						
029	6,15	24,7	12,9	15	4						
203	6,87	24,7	13,0	15	9						
045	7,32	25,9	13,2	36	5						
070	7,80	25,4	13,0	25	12						
X09	8,05	24,0	13,3	14	6						
076	8,87	26,0	13,1	20	6						
418	10,57	24,7	12,7	24	5						
X04	13,12	24,8	12,6	28	12						

A Tabela 6 mostra que o tamanho médio da área domiciliar dos machos foi superior ao encontrado para as fêmeas. Os valores da mediana indicam o

contrário (Figura 9). O desvio-padrão para machos foi bem superior ao das fêmeas, o mesmo ocorrendo com o coeficiente de variação, o que indica uma maior variação no tamanho da área domiciliar dos machos (Figura 10). Apenas no caso das fêmeas há evidências sugerindo a distribuição normal dos dados obtidos para esta variável. Uma vez que não houve diferença significativa entre as variâncias quanto ao tamanho da área domiciliar para machos e fêmeas, utilizei testes paramétricos e não paramétricos para testar a igualdade das médias obtidas para esta variável. Ambos os testes indicam que não há diferenças significativas no tamanho da área domiciliar para machos e fêmeas (*Mann-Whitney*, $p = 0,596$; *Teste F*, $p = 0,615$; teste *Levene*, $p = 0,141$).

Tabela 6. Valores obtidos para a média, mediana, desvio-padrão, coeficiente de variação 1º e 3º Quartil da área domiciliar para machos e fêmeas de *Hylodes* sp.n.

Sexo	N	Média	Mediana	Desvio-padrão	Coef. de variação	1º Quartil	3º Quartil
macho	44	3.03	1.67	3.16	1.02	0.71	4.98
fêmea	24	2.74	2.67	1.89	0.69	1.39	3.52

Figura 9. Box-plot dos valores de área domiciliar para machos e fêmeas de *Hylodes* sp.n. (Estação Ecológica Juréia-Itatins, Núcleo Arpoador, Peruíbe-SP).

Figura 10. Classes de frequência dos valores de área domiciliar para 44 machos e 24 fêmeas de *Hylodes* sp.n.

Não foi observada diferença significativa quanto ao tempo de residência na área domiciliar, em meses, para machos e fêmeas (*Mann-Whitney*, $p = 0,158$; *Teste F*, $p = 0,391$), o que indica que tanto machos quanto fêmeas são fiéis à sua área domiciliar.

Procurei também testar a hipótese de uma possível relação entre o tamanho do indivíduo e o tamanho de sua área domiciliar. A Figura 11 mostra que não houve correlação do tamanho da área domiciliar com nenhuma das variáveis associadas ao tamanho dos indivíduos (comprimento rostro-anal, comprimento da tíbia e peso), tanto para machos quanto para fêmeas.

Figura 11. Relação entre o comprimento rostro-anal (CRA), o comprimento da tibia (Tibia) e o peso com a área domiciliar, para machos e fêmeas de *Hylodes* sp.n. À esquerda (A, B, C) machos; à direita (D, E, F) fêmeas.

Foi verificado também, se o tamanho da área domiciliar estaria relacionado com o tempo de residência dos indivíduos, em meses, e com o número de recapturas. Parece não existir nenhuma associação entre o tamanho da área domiciliar e o tempo de residência dos indivíduos na referida área. Em se tratando do número de recapturas e do tamanho da área domiciliar, era esperada uma forte correlação já que os métodos que utilizam polígonos são sensíveis ao número de pontos amostrais. Essa correlação foi observada

apenas no caso dos machos, que apresentaram uma associação linear positiva moderada, com estimativa de coeficiente de correlação linear de Pearson igual a 0,76.

3.3. REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL

Os machos de *Hylodes* sp.n. estudados defendem ativamente seu território utilizando vários comportamentos. Esse repertório comportamental, não encontrado nas fêmeas, consiste de vocalizações, exibições visuais e encontros agonísticos, que podem ocorrer simultaneamente ou não. Várias fêmeas foram observadas ao longo do estudo, muitas delas se alimentando simultaneamente na mesma pedra, e parecem não apresentar qualquer tipo de comportamento agressivo.

As interações entre machos são sempre agressivas e se iniciam quando um macho percebe outro indivíduo em seu campo visual. Se o invasor estiver a uma distância maior que 3 m a interação se resumirá a *displays* e/ou vocalizações. Caso o invasor se aproxime, respondendo com *displays* e/ou vocalizações, o comportamento do residente desencadeia uma disputa visual e sonora. Se estas não levarem ao afastamento do oponente, pode ocorrer interação agonística com contato físico, em que um dos contendores vence e desloca o seu opositor. Esse contato físico pode se resumir a um simples toque ou "chutes" e monta, onde as reações de ambos podem ser bruscas, com movimentos curtos e vigorosos das patas anteriores e posteriores.

Dois tipos de vocalização foram identificados. O primeiro consiste de um trinado prolongado e contínuo com duração aproximada de 3 a 5 segundos, que chamo de vocalização longa e corresponde ao canto de anúncio. O segundo canto consiste de uma série de pulsos emitidos em sequência (pi pi pi pi pi...) aqui tratado por vocalização curta, correspondendo ao canto de encontro.

A vocalização longa apresenta frequência dominante em torno de 7 kHz e frequência fundamental em torno de 5 kHz; o canto tem aproximadamente 70 pulsos e o intervalo de tempo entre eles é bastante constante, aproximadamente 53 milisegundos (Figura 12). O canto de anúncio identifica a espécie e é utilizado para atrair fêmeas e afugentar machos; é o mais freqüente, seja ele com ou sem exibição visual. A vocalização curta apresenta duração e número de pulsos muito variados e mostra regularidade temporal entre um pulso e outro (Figura 13). O canto de encontro é emitido durante interações entre machos e durante a corte.

Figura 12. Sonograma da vocalização de anúncio de *Hylodes* sp.n. da Estação Ecológica Juréia-Itatins, gravado em 22 de abril de 1996 às 10:05 hs. Temperatura do ar 22°C, indivíduo 4051.

Figura 13. Sonograma da vocalização de encontro de *Hylodes* sp.n., da Estação Ecológica Juréia-Itatins, gravado em 22 de abril de 1996 às 17:00 hs. Temperatura do ar 20°C, indivíduo não identificado.

A diversidade das exibições visuais e dos tipos de movimentos utilizados para sinalização entre os indivíduos levou-me a procurar classificar o repertório comportamental da espécie. Para facilitar as análises das seqüências comportamentais, a cada um destes movimentos foi atribuída uma letra codificadora do padrão observado.

a) Sinais acústicos e/ou visuais realizados pelos machos de *Hylodes* sp.n.

- A:** vocalização longa (canto de anúncio);
- B:** vocalização longa com elevação de uma das patas;
- C:** vocalização longa emitida muito próximo a um indivíduo qualquer;
- D:** vocalização longa com elevação alternada de ambas as patas, sendo a pata direita a primeira a ser elevada;
- E:** vocalização longa com elevação alternada de ambas as patas, sendo a pata esquerda a primeira a ser elevada;
- F:** vocalização curta (canto de encontro);
- G:** vocalização curta, realizada juntamente com a extensão das patas posteriores ao nível do solo;
- H:** vocalização curta emitida muito próximo a um indivíduo qualquer;
- I:** elevação de uma das patas sem vocalizar;
- J:** elevação alternada de ambas as patas sem vocalizar;

- K:** movimentação dos dedos das patas posteriores;
- L:** vocalização longa com elevação alternada de ambas as patas;
- M:** extensões rápidas de uma das patas anteriores;
- N:** extensão das patas posteriores ao nível do substrato dando pequenos passos para frente;
- O:** extensão das patas posteriores ao nível do solo, muito próximo a um indivíduo qualquer;
- P:** “chutes” rápidos com uma das patas posteriores;
- Q:** extensão das patas posteriores ao nível do solo.

b) Movimentos observados tanto para machos quanto para fêmeas.

- R:** indivíduo gira em torno de si mesmo;
- S:** pequenos deslocamentos do indivíduo na mesma pedra;
- T:** indivíduo salta para outra pedra.

A elevação da pata posterior é um movimento lento e amplo, no qual a pata é estendida cerca de 45° (extensão máxima) em relação ao substrato e posteriormente recolhida junto ao corpo (Figura 14). Esse movimento pode ser realizado por uma das patas ou por ambas alternadamente.

Os dedos das patas posteriores são movimentados em sequência, aparentemente descrevendo uma onda. A face superior dos dedos e artelhos é esbranquiçada, o que torna esse movimento extremamente conspícuo à distância. Essa movimentação dos dedos ocorre mais freqüentemente durante interações entre indivíduos.

O “chute” é uma extensão rápida e para cima de uma das patas posteriores. Também foram observadas extensões rápidas de uma das patas anteriores.

A extensão das patas posteriores é feita simultânea ou alternadamente, ao nível do substrato, sem elevação dos membros, que podem ser imediatamente

recolhidos ou permanecer nesta posição por algum tempo. Alguns indivíduos foram observados dando pequenos passos com as patas anteriores, mantendo as patas posteriores ainda nessa posição. Essa extensão é mais freqüente durante a vocalização curta.

Outro sinal visual, que não foi utilizado nas análises, consiste na elevação da região terminal do corpo do indivíduo, através da extensão simultânea das patas posteriores. Este comportamento foi observado em algumas poucas ocasiões durante a corte e quando dois machos estavam envolvidos em disputa territorial, um deles sobre o corpo do oponente. O indivíduo que estava por baixo repetiu esse movimento várias vezes, elevando o corpo, na tentativa de desalojar o invasor.

Figura 14. Seqüência de movimentos que compõem o comportamento de elevação da pata posterior de *Hylodes* sp.n. durante a vocalização.

O Apêndice C registra os movimentos realizados por um macho de *Hylodes* sp.n., observado por 2 horas, em outubro de 1994.

Para as análises das seqüências comportamentais foram considerados 32 machos que, em uma hora de observação, realizaram alguns dos 20 movimentos codificados (de **A** a **T**), mais de 30 vezes consecutivas. Observamos que o comportamento mais freqüente foi a vocalização longa (**A**), seguida pela categoria **R** (giro em torno de si mesmo) e pelos sinais **B** (vocalização longa com elevação de uma das patas), e **K** (movimentação dos dedos das patas posteriores). As distribuições de freqüências das atividades de cada um dos 32 indivíduos observados encontram-se no Apêndice D.

Na tentativa de verificar a existência de comportamentos encadeados, o repertório comportamental da espécie foi analisado à partir de pares de atividades (X,Y), onde X indica a atividade inicial e Y representa a atividade seguinte. Assim, para cada exemplar, foram construídas matrizes quadradas de ordem 10X10, onde as linhas representavam a atividade inicial e as colunas, a atividade seguinte. Para tanto, os 20 sinais do repertório comportamental foram agrupados para tornar viável a análise exploratória dos dados. A atividades foram codificadas da seguinte forma:

número	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
letra	A	B, C, D, E, L	F, H	G	I, J	K	R, S, T	M	P	N, O, Q

Os pares (0,0), (0,6), (6,0), (6,6), (1,1), (1,5), (5,1), (5,5), foram os de ocorrência mais freqüente nas 32 matrizes analisadas. A soma de suas respectivas proporções de ocorrência foi maior ou igual a 50,9%, em 84,4% das matrizes. Esse dados comprovam as observações realizadas indicando que os comportamentos mais freqüentes são **A**, **R**, **B** e **K**. Assim, os indivíduos emitem o canto de anúncio (**A**) e se movimentam na área nos intervalos de emissão do canto (**R**). Esses comportamentos são seguidos, geralmente, pela realização de

displays visuais, principalmente vocalização com extensão alternada das patas posteriores (**B**) e movimentação dos dedos (**K**).

Foi verificado também, se a quantidade total de sinais realizados por um indivíduo, durante uma hora de observação, estaria relacionada com o tamanho dos indivíduos (comprimento rostro-anal, comprimento a tíbia e peso), com o tamanho de sua área domiciliar, com o tempo de residência na área, com a temperatura e umidade relativa do ar. Não foi constatado nenhum tipo de associação significativa para as variáveis citadas acima $(-0,36 \leq r \leq 0,41)$.

3.4. REPRODUÇÃO

Duas fêmeas ovígeras, uma capturada em maio e a outra em julho de 1995 e um macho, capturado em maio de 1995 foram trazidos ao laboratório para tentar observar a desova. As duas desovas, respectivamente de 52 e 46 ovos, foram mantidas em aquário com filtro biológico. Estes ovos aparentemente não foram fecundados pois foram colonizados por fungos um ou dois dias após terem sido depositados.

Em outra ocasião, foram coletados 17 ovos de uma desova encontrada a 21 de agosto, no ponto 58 do riacho. A desova foi localizada pois o macho X07 foi surpreendido quando mergulhava no local. Este macho apresentou uma área domiciliar de 0,19 m² e permaneceu residindo na área por pelo menos 8 meses. Essa desova, possivelmente realizada dois dias antes de ser encontrada, foi também mantida em laboratório. Foi possível observar e fotografar as diferentes fases do desenvolvimento dos ovos até o estágio 25 (Gosner 1960). Os dados obtidos sobre o desenvolvimento da ninhada estão na Tabela 7. Alguns ovos desta desova foram fixados nas diferentes fases de desenvolvimento, assim como os girinos que dela resultaram.

Tabela 7. Data de observação, estágio de desenvolvimento (segundo Gosner, 1960) e tamanho do embrião para a ninhada de *Hylodes* sp.n. coletada em 21 de agosto de 1995.

Data	Estágio	tamanho médio do embrião (mm)
21/08	4?	/
22/08	11-12	/
23/08	12-13	/
24/08	13?	/
25/08	15-16	/
28/08	18-19	/
29/08	19-20	/
30/08	20-21	9,4 (n = 12)
31/08	21	9,8 (n = 10)
01/09	24	10,4 (n = 10)
04/09	25	12,4 (n = 8)
11/09	25	14,6 (n = 5)

Em outubro de 1994, foi observado um macho que aparentemente estava escavando um ninho. Ele utilizava as patas anteriores e posteriores para retirar areia e pedrinhas do fundo do riacho, a uma profundidade máxima de 20 cm, formando uma pequena toca. Esse comportamento teve a duração mínima de 2 horas e 42 minutos. Durante esse tempo, o macho mergulhou 37 vezes no local onde estava escavando o ninho, permanecendo submerso, em média, $1,82 \pm 1,05$ minutos a cada mergulho. Entre um dos mergulhos avistou uma pequena mariposa que pousou numa pedra próxima e, após abocanhá-la, retornou à sua atividade.

Em outra ocasião, um macho foi observado enquanto mergulhava entre várias pedras, abaixo de uma pequena queda d'água. Num período de observação de 2 horas, o macho mergulhou 13 vezes no local e entre um mergulho e outro, vocalizava e realizava vários *displays* visuais. Em cada mergulho, o macho permaneceu submerso, em média, $4,74 \pm 1,86$ minutos.

Em abril de 1995, foi presenciado um provável amplexo entre a fêmea X02 e o macho X04, na seção 25-30m, onde se localizava o território desse

macho. Essa fêmea, que manteve sua área de vida na seção 0-5m, por pelo menos 10 meses, subiu o riacho até a seção 25-30m, tendo sido previamente capturada e pesada na seção 20-25m, e liberada antes que empreendesse a subida do riacho. Seu peso foi de 2,5 gramas e foi possível observar, por transparência, que apresentava óvulos amarelados. Quando ela se aproximou do território do macho X04, este começou a realizar *displays* e vocalizações, sendo interrompido por vocalizações e *displays* do macho 307, que estava nas proximidades. O macho X04 respondeu vocalizando e fazendo *displays* até que o macho 307 se afastou para a margem direita, onde ainda se podia ouvi-lo vocalizando. O macho X04 entrou duas vezes em contato físico com a fêmea X02. Na primeira vez, tocou sua cabeça com a região gular e na segunda tocaram-se focinho a focinho. O macho então, mergulhou na água, sendo, logo após, seguido pela fêmea X02, não sendo mais possível observá-los. Após 37 minutos, a fêmea saiu da água; o macho ali permaneceu submerso por mais 23 minutos, aparecendo posteriormente na mesma pedra em que a fêmea. À partir deste momento, a fêmea começou a descer o riacho, enquanto o macho vocalizava. Quando ela passou pelo macho 608, na linha dos 25m, este também iniciou vocalização e *displays* visuais. A fêmea prosseguiu descendo a uma velocidade média de 40 cm/minuto até atingir seu local de origem, na seção 0-5m, quando foi novamente capturada e pesada, apresentando então, 1,9 gramas. A perda de 0,6 gramas representa 24% do peso inicial da fêmea. Seu ventre estava flácido e a ausência dos ovos, constatados anteriormente, sugere que a postura foi realizada.

O local onde o casal ficou submerso foi vasculhado posteriormente e apresentava um fundo arenoso com algumas pedras pequenas. Foram

avistados 2 ovos cor de pérola envoltos por uma camada gelatinosa, levados pela correnteza. Muito possivelmente eles resultaram da desova descrita. No mesmo local foi encontrado um anel pélvico antigo que pertencia ao macho X04.

Em julho de 1995 foi observada uma interação entre um outro casal que também levou a uma desova (Apêndice E). Os indivíduos então observados foram o macho 017 (CRA = 24,6 mm; Tíbia = 12,9 mm), e a fêmea 089 (CRA = 27,1 mm; Tíbia = 14,4 mm). A fêmea, que tinha sido capturada e pesada antes de desovar, pesava 2,3 g antes da desova e 1,9 g depois, perdendo 0,4 g, o equivalente a 17% do seu peso inicial. O macho em questão apresentou área domiciliar de 1,58 m², e defendeu esta área por pelo menos 5 meses. A fêmea 089, apresentou área domiciliar de 0,92 m² situada 32 metros riacho abaixo, permanecendo nessa área por pelo menos 6 meses. O macho 017 realizou vários *displays* para atrair a fêmea (movimentação dos dedos, extensão das patas posteriores ao nível do solo, vocalização longa muito próximo à fêmea, elevação da parte posterior do corpo). Após tocá-la várias vezes, ela passou a segui-lo até o ninho. A fêmea o segue debaixo d'água até a entrada do ninho; o macho entra primeiro. O casal permaneceu 24 minutos e 30 segundos dentro do ninho. A primeira a sair é a fêmea, seguida pelo macho que permanece submerso tentando, aparentemente, fechar a entrada do ninho amontoando areia e pedrinhas com as patas anteriores e posteriores na direção da entrada da toca (Figura 15).

Outra possível desova envolvendo o macho 418 (CRA = 24,7 mm; Tíbia = 12,7 mm) e a fêmea 122 (CRA = 25,7 mm; Tíbia = 14,1 mm) foi observada na seção 30-35m do riacho, onde o macho mantinha seu território. Este ponto se

encontrava 19 metros riacho abaixo da área domiciliar da fêmea. A fêmea permaneceu submersa com o macho por aproximadamente 40 minutos. Após a saída da fêmea, o macho ainda permaneceu submerso por mais 20 minutos. Após sair do ninho, o macho permaneceu nas proximidades e deu início a uma série de exibições visuais e vocalizações; a fêmea se dirigiu para sua área domiciliar.

Figura 15. Diagrama sequencial do comportamento de corte e do cuidado ao ninho em *Hylodes* sp.n.

3.4.1. Período Reprodutivo

A inspeção de fêmeas dissecadas ou que tiveram seus óvulos observados por transparência indica que a reprodução ocorre ao longo de todo o ano (Tabela 8). Os dados obtidos também indicam que a frequência de fêmeas ovígeras é maior no inverno (Figura 16).

Tabela 8. Número total de fêmeas observadas, número total de fêmeas ovígeras e proporção de fêmeas ovígeras de *Hylodes* sp.n., entre outubro de 1994 e setembro de 1995.

mês	total de fêmeas observadas	total de fêmeas ovígeras	Proporção de fêmeas ovígeras (%)
OUT/94	8	3	37.5
NOV/94	5	1	20.0
DEZ/94	8	2	25.0
JAN/95	1	0	0.0
FEV/95	14	4	28.6
MAR/95	11	4	36.4
ABR/95	10	5	50.0
MAI/95	21	13	61.9
JUN/95	23	10	43.5
JUL/95	26	15	57.7
AGO/95	18	10	55.6
SET/95	17	7	41.2

Figura 16. Percentagem mensal de fêmeas ovígeras de *Hylodes* sp.n., da Estação Ecológica Juréia-Itatins, entre outubro de 1994 e setembro de 1995.

As observações que realizei também indicam que várias ninhadas são produzidas ao longo do ano e que as fêmeas podem desenvolver uma nova ninhada aproximadamente a cada 2 meses. O número médio de óvulos produzidos foi de $46,23 \pm 7,92$ (N = 13). Os dados obtidos para 28 fêmeas pesadas antes da desova e após esta ter sido realizada indicam que elas perdem em média $18,33 \pm 4,26\%$ de seu peso.

De 11 fêmeas ovígeras, que tiveram seus óvulos contados, verificamos que os valores médio e mediano do número de óvulos do ovário direito foi superior aos correspondentes para o ovário esquerdo, enquanto que os desvios-padrão e os coeficientes de variação foram muito próximos (Tabela 9, Figura 17). O *Teste de Sinal* indica que o número médio de óvulos do ovário direito é diferente do número médio do ovário esquerdo ($p = 0,000$).

Tabela 9. Valores obtidos para a média, mediana desvio-padrão, coeficiente de variação, 1º e 3º Quartil e número de observações para as variáveis ovário direito e ovário esquerdo.

Variável	N	Média	Mediana	Desvio-padrão	Coef. variação	1º Quartil	3º Quartil
Ovário dir	11	28.8	30.0	5.7	0.20	24.0	33.0
Ovário esq	11	16.9	18.0	4.8	0.28	14.0	19.0

Figura 17. Box-plot do número total de óvulos do ovário direito e do ovário esquerdo de 11 fêmeas de *Hylodes* sp.n.

A inspeção da Figura 18, indica que parece não existir qualquer associação entre o total de óvulos e as variáveis comprimento rostro-anal, comprimento da tíbia e peso, isto é, aparentemente não há relação entre o tamanho e o peso da fêmea e o número de óvulos produzidos.

Figura 18. Relação entre o comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da tíbia (Tíbia) e o peso com o total de óvulos observado em 11 fêmeas de *Hylodes* sp.n.

Foi observada presença de jovens recém-metamorfoseados apenas em outubro/novembro de 1994 e novembro/dezembro de 1995.

3.5. ALIMENTAÇÃO E PREDACÃO

Os indivíduos de *Hylodes* sp.n. movimentam-se ativamente no mesmo local, quase sempre em uma pequena área em torno de si mesmos, ora virando-se para um lado, ora para outro, locomovendo-se ligeiramente para trás, para o lado e para a frente. Parecem perceber a presa pela visão e perseguem-na por curta distância, sugerindo uma estratégia do tipo “espreita ou tocaia”. Podem se alimentar sobre as pedras ao longo do riacho e no barranco nas margens do rio; abocanham as presas no ar (ex. mosquitos) ou no substrato (ex. formigas).

Foi possível observar uma variedade muito grande de itens alimentares disponíveis, como: mariposas, baratas, besouros, lagartas, formigas, moscas, larvas de insetos e pequenas aranhas. Os indivíduos, aparentemente, não têm preferências alimentares e se utilizam de todos os itens disponíveis. Alguns indivíduos foram observados tentando se alimentar de presas maiores do que suas possibilidades.

Durante o estudo foi observada a presença de vários predadores potenciais ao longo do riacho: jovens dos viperídeos *Bothrops jararaca* e *B. jararacussu*, colubrídeos do gênero *Xenodon*, *Chironius* e *Spilotes*, aves, aranhas, larvas de libélula e caranguejos.

Às 8:00 hs do dia 15 de abril de 1995, foi capturado um exemplar sub-adulto de *Xenodon neuwiedi* nas pedras na seção 30-35 do riacho. Esse colubrídeo anurófago aceita qualquer anfíbio em cativeiro e, nos estômagos de indivíduos provenientes de toda a Mata Atlântica foram encontrados restos de

um leptodactílídeo (Jordão, 1997). Em outra ocasião, foi presenciada uma tentativa de predação de um jovem de *Hylodes* sp.n. por um colubrídeo, possivelmente do gênero *Chironius*.

DISCUSSÃO

4.1. ESTRUTURA DA POPULAÇÃO

Nos anuros, a fêmea é maior do que o macho em 90% das espécies (Shine, 1979). As exceções ocorrem em algumas espécies agressivas de grande porte onde o tamanho dos machos é semelhante ou maior que o das fêmeas. Nesses casos, o maior tamanho dos machos têm sido explicado como uma adaptação às lutas que freqüentemente ocorrem na defesa de um território (Wells, 1978). Assim, machos maiores teriam vantagem seletiva sobre machos menores na disputa territorial, o que levaria a seleção natural a favorecer um incremento no tamanho corporal. O maior tamanho das fêmeas têm sido explicado considerando os elevados gastos energéticos decorrentes da produção de ovos. A energia utilizada nos ovos provém de reservas de gordura que podem ser utilizadas para o crescimento e a manutenção do indivíduo adulto (Lemckert e Shine, 1993).

Em *Colostethus collaris*, o reconhecimento do sexo dos indivíduos adultos é facilmente realizado devido às diferenças de tamanho e coloração. As fêmeas atingem um tamanho médio de 32 mm; os machos são um pouco menores, atingindo aproximadamente 27 mm (Dole e Durant, 1974). Em *Hylodes* sp.n. os machos são levemente menores do que as fêmeas, atingindo o valor médio de 25,2 mm, enquanto as fêmeas atingem a média de 26,9 mm de comprimento rostro-anal. Contudo, como machos e fêmeas adultos não apresentam características de coloração que os diferencie, e como seus tamanhos são bastante similares, a identificação dos sexos à distância só

permite identificar como machos os indivíduos que estejam vocalizando ou realizando *displays* visuais. Uma identificação mais precisa só é possível através da captura dos indivíduos e após verificar a presença do saco vocal nos machos e a ausência deste nas fêmeas.

Partindo do pressuposto de que se trata de uma população aberta, isto é, aquela na qual há mortes, recrutamentos, imigração e emigração permanente e há a mesma chance de sobrevivência para todos os indivíduos, admite-se que há igual probabilidade de encontrar qualquer indivíduo dentro da área amostrada (Seber, 1982). Arak (1983) sugere que a proporção de machos é maior em espécies com reprodução prolongada. *Rana signata*, uma espécie avocal que ocorre em riachos, apresenta uma proporção sexual em favor dos machos (Emerson e Inger, 1992). Em *Pelobates cultripes*, uma espécie com período reprodutivo curto mas que não chega a ser explosivo, a razão sexual também parece favorecer os machos (1,15:1) (Lizana et al., 1994). A razão sexual média em *Hylodes* sp.n., durante o período de estudo, foi de 1,5:1. Apesar de Arak (1983) sugerir que os machos de reprodução prolongada apresentem uma razão sexual a seu favor, acredito que o fato dos machos realizarem *displays* visuais, tornando-os mais conspícuos e fáceis de localizar, pode ter levado ao números observados.

A densidade populacional nos anfíbios é controlada por muitos fatores, como disponibilidade de recursos ou variação da pressão de predação (Duellman e Trueb, 1986). Scott (1976) encontrou uma densidade média de 8 indivíduos/100 m², para sete espécies de *Eleutherodactylus* que habitam o folheto da mata na Costa Rica. *Hylodes* sp.n. apresentou densidade média mensal de 13 indivíduos a cada 100 m². A densidade observada nas espécies

de *Eleutherodactylus* reflete o fato das mesmas viverem em áreas de mata extensas, o que permite um bom espaçamento entre os indivíduos. Não considero a densidade obtida para *Hylodes* sp.n. elevada, se considerarmos que os indivíduos estão restritos ao leito do riacho e, aparentemente, não migram para áreas adjacentes. O comportamento territorial dos machos pode ser um dos fatores que contribuíram para a baixa densidade populacional observada em *Hylodes* sp.n., já que esse comportamento manteria os indivíduos espaçados.

Em *Bufo calamita*, cujo comprimento rostro-anal chega até 90 mm, a taxa de crescimento obtida foi inversamente proporcionalmente à densidade dos indivíduos (Denton e Beebee, 1993). Nessa espécie, a taxa média de crescimento variou em 3 localidades estudadas: 3,79 mm/ano, 3,12 mm/ano e 1,98 mm/ano, este último valor associado à densidade elevada. *Hylodes* sp.n. apresenta uma taxa média de crescimento de 5,44 mm/ano para o comprimento rostro-anal e uma taxa média de 2,11 mm/ano para o comprimento da tíbia. A densidade não muito elevada, observada para *Hylodes* sp.n., e a disponibilidade de alimento ao longo do riacho, podem ser alguns dos fatores que contribuíram para a elevada taxa de crescimento rostro-anal obtida.

4.2. ÁREA DOMICILIAR

Várias espécies de anuros permanecem fiéis à sua área domiciliar apenas na época reprodutiva, e este período coincide, muitas vezes, com a estação chuvosa. Os territórios defendidos pelos machos de *C. inguinalis* na estação chuvosa, são cerca de 10 vezes maiores do que aqueles defendidos na estação seca. A espécie citada vive em riachos de mata no Panamá e os territórios são ocupados por mais tempo na época das chuvas (mais de 6 meses) (Wells, 1980a). Em *Atelopus varius*, uma espécie de hábitos diurnos que vive em riachos de floresta na Costa Rica, não foi observada diferença entre a fidelidade ao sítio durante a estação seca e a chuvosa, apesar de ter sido constatada maior disponibilidade de alimento na estação seca (Crump, 1986).

As observações que obtive indicam que os machos de *Hylodes* sp.n. defendem seus territórios ao longo de todo o ano, permanecendo na mesma área por mais de 12 meses, tempo superior ao observado para *Colostethus inguinalis*. Assim como em *Atelopus varius*, também não foi observada diferença sazonal em relação à fidelidade ao sítio e ao tamanho da área defendida para *Hylodes* sp.n. O fato da espécie estudada viver num riacho permanente, com elevada disponibilidade de alimento, torna possível a fidelidade ao sítio por longos períodos e a manutenção de suas atividades de defesa de território durante o ano todo. Segundo Crump (1986) a vantagem de ser fiel a um território específico reside no fato dos indivíduos serem capazes de escapar de predadores mais facilmente, já que conhecem as possíveis rotas

de fuga da área, além de forragearem mais eficientemente em áreas conhecidas.

Uma revisão feita por Maher e Lott (1995) mostrou que 50% dos trabalhos publicados acerca de territorialidade utilizam como definição uma “área defendida”, enquanto que os restantes utilizam outros critérios, como “área exclusiva” e “dominância a um sítio específico”. Neste trabalho utilizo, a definição de território como uma área que é defendida e que inclui a área domiciliar do indivíduo. O território inclui a área de forrageamento e os sítios de vocalização e de oviposição, podendo ser chamado também de “território empírico” (Schiesari, 1996).

A territorialidade é bem desenvolvida em certas espécies com modos reprodutivos especializados, que requerem recursos limitados, e em espécies que passam suas vidas numa mesma área, facilitando o estabelecimento de territórios dentro dos quais irão se alimentar, se abrigar e se reproduzir (Duellman, 1966; Salthe e Mecham, 1974; Duellman e Savitzky, 1976; Gabor e Jaeger, 1995). *Hylodes* sp.n. pode ter desenvolvido comportamento territorial devido a esses dois fatores: reprodução do tipo prolongada, na qual os indivíduos não precisam se deslocar grandes distâncias até o sítio reprodutivo, e o fato da espécie se reproduzir em ninhos, previamente escolhidos ou escavados pelo macho dentro de seu território.

Vários fatores podem afetar o tamanho da área domiciliar de vertebrados, entre eles a sazonalidade, a densidade, o tamanho dos indivíduos, a disponibilidade de abrigo e de alimento, a presença de parceiros sexuais e a existência de sítios de oviposição. Os estudos com *Epipedobates femoralis*, realizados na Amazônia peruana, apontam valores de área domiciliar entre

0,25 e 26 m², relacionados ao tempo de residência, tamanho do indivíduo e à atividade vocal (Roithmair, 1992). *Eleutherodactylus fenestratus* apresentou variação do tamanho do território empírico ainda maior, de 0,39 a 47,73 m², relacionada ao tamanho dos indivíduos e ao número de recapturas (Schiesari, 1996). As duas espécies citadas habitam o folheto da mata e podem ocupar grandes áreas. Por outro lado, espécies restritas ao leito de riachos ocupam áreas relativamente menores. Wells (1980b) e Sexton (1960) obtiveram valores para o tamanho do território relativamente baixos para fêmeas territoriais de *Colostethus trinitatis* que habitam riachos de montanha (0,3 a 1,0 m²). *Dendrobates pumilio*, habitante do folheto da mata, apresentou valores de área domiciliar entre 2,26 e 15,07 m² e os machos defendem pequenas sub-áreas de 2 m² (Donnelly, 1989). Esse comportamento territorial de defesa de áreas menores do que a área domiciliar parece estar baseado na disponibilidade de recursos, com machos competindo pelo controle dos sítios de oviposição disponíveis (bromélias).

A área domiciliar de *Hylodes* sp.n. variou de 0,12 a 13,12 m², para machos e de 0,45 a 7,98 m², para fêmeas. Essa variação pode estar relacionada com diferenças individuais na exploração do microhabitat e na qualidade estrutural da área, medida pela quantidade e disposição de galhos, troncos, pedras e frestas, utilizados pelos indivíduos como sítios de vocalização, abrigo e alimentação. Além disso, foram obtidos valores de área domiciliar muito acima da média: 13,12 m² para os machos (média = 3,03 m²) e 7,98 m² para as fêmeas (média = 2,75 m²). Esses valores foram observados em apenas um indivíduo de cada sexo, o que pode indicar um deslocamento eventual dos indivíduos para fora da área normalmente utilizada. Em *Hylodes*

sp.n. os recursos disponíveis para reprodução são relativamente escassos (ninhos escavados no leito do riacho) e isso pode estar afetando o tamanho da área defendida pelos machos enquanto estes competem pela manutenção dos sítios de oviposição.

Foram observadas relações positivas e negativas entre o tamanho da área e do indivíduo em mamíferos (Mohr, 1947; McNab, 1963; Harestad e Bunnell, 1979); lagartos (Parker, 1974; Smith, 1985); salamandras (Mathis, 1991; Kleeberger e Werner, 1982); e anuros (Sexton, 1960; Wells, 1980a, 1980b; Roithmair, 1992; Denton e Beebee, 1993; Juncá, 1994; Schiesari, 1996, entre outros). Ao contrário, em algumas espécies não se observa qualquer correlação entre o tamanho do indivíduo e o tamanho da área domiciliar. Esse resultado foi obtido para *Bufo calamita* (Denton e Beebee, 1993) e para duas espécies que habitam riachos em Bornéu: *Rana blythi* e *R. signata* (Emerson e Inger, 1992). Esses últimos autores explicaram essa situação argumentando que os indivíduos se movimentam muito na área. Em *Hylodes* sp.n., também não foi observada qualquer correlação significativa entre o tamanho do indivíduo e o tamanho da área domiciliar. Ao contrário da explicação utilizada para as espécies citadas, os indivíduos de *Hylodes* sp.n. não se movimentam muito na área, como sugere a ausência de correlação significativa entre o número de recapturas e o tamanho da área. Em apenas uma ocasião, foi encontrado um indivíduo que se deslocou aproximadamente 20 metros riacho abaixo e ali passou a manter uma nova área domiciliar.

Em *Rana catesbeiana* e nas salamandras *Plethodon cinereus* e *Desmognathus fuscus*, o tamanho da área domiciliar diminui em densidades elevadas (Kleeberger e Werner, 1982; Barthalmus e Bellis, 1972; Currie e

Bellis, 1969). A elevada densidade populacional de *Hylodes* sp.n. pode ser um dos fatores que explicam os baixos valores relativos obtidos para as áreas domiciliares de machos e fêmeas, quando comparados a valores obtidos para outras espécies com comprimento rostro-anal semelhante. Outro fator importante para explicar o tamanho reduzido da área, relacionado à densidade, é o comportamento territorial dos indivíduos. As áreas menores e mais espaçadas observadas talvez devam-se ao fato dos *displays* visuais possibilitarem a vigília e manutenção do território à distância, sem necessidade de confronto físico.

O tamanho do território das fêmeas de *C. inguinalis*, espécie cujos machos e fêmeas são territoriais, foi menor do que o observado para os machos (Wells, 1980a). Essa diferença pode ser explicada pelas diferenças de atividade na estação seca e chuvosa e pela diferença aparente de utilização de territórios para machos e fêmeas. As fêmeas utilizam seus territórios para abrigo e obtenção de alimento; os machos defendem territórios maiores na estação chuvosa pois o recurso limitante nesta época é a disponibilidade de fêmeas. Ao defender um grande território, o macho pode reduzir a interferência de outros machos durante a corte e diminuir o número de competidores potenciais por meio da limitação do número de sítios de vocalização disponíveis (Wells, 1980a). Ovaska (1992) observou que as fêmeas de *Eleutherodactylus johnstonei* apresentam uma área domiciliar maior do que os machos, o que é explicado pelo fato das fêmeas serem maiores e precisarem de uma área maior para a obtenção de alimento.

Apesar das análises estatísticas apresentadas indicarem que não há diferença significativa entre o tamanho da área domiciliar para machos e

fêmeas de *Hylodes* sp.n., observamos que 56,8% dos machos e 45,8% das fêmeas apresentam valores de área domiciliar entre 0,01 e 2,00 m² e que 33,3% das fêmeas e apenas 4,5% dos machos apresentam área domiciliar entre 3,01 e 4,00 m² indicando que a área das fêmeas pode ser um pouco maior do que a dos machos. As fêmeas de *Hylodes* sp.n., que são maiores do que os machos, podem necessitar de uma área maior para encontrar alimento suficiente, apesar de não ter sido observada relação entre o tamanho dos indivíduos e o tamanho da área domiciliar. Além disso, elas não apresentam qualquer comportamento de defesa de território, como é observado nos machos, e há freqüente sobreposição de suas áreas domiciliares, o que pode ser outro fator para explicar o maior tamanho de área obtido para as fêmeas.

Como para o cálculo da área domiciliar não foram incluídos os pontos utilizados pelos indivíduos como abrigos noturnos, os valores de área obtidos podem estar subestimados e a área pode ser maior do que o observado. Hayne (1949) acredita que o significado biológico da área domiciliar de um animal é melhor compreendido quando consideramos a intensidade do uso das várias partes da área pelo animal. Neste trabalho, não foram consideradas as preferências dos indivíduos na utilização das diferentes partes da área. Novas pesquisas são necessárias para uma melhor representação dos valores reais de área domiciliar e suas funções, para esta espécie de *Hylodes*.

Os valores de área domiciliar para machos de *Hylodes* sp.n., além de apresentarem uma grande variação, não apresentaram indícios de normalidade dos dados. A mesma tendência foi observada em relação ao tamanho dos machos (comprimento rostro-anal, comprimento da tíbia e peso). Esse fato pode ser explicado devido à forte pressão de predação que os machos devem

sofrer devido à sua atividade vocal e aos *displays* visuais extremamente conspícuos, visíveis à distância, o que selecionaria os machos mais bem adaptados, levando a uma distribuição não normal dos dados.

4. 3. REPERTÓRIO COMPORTAMENTAL

Os machos de *Hylodes* sp.n. apresentam dois tipos de vocalização, além de uma série de exibições visuais extremamente elaboradas. O canto de anúncio é o mais comum, seja ele com ou sem exibição visual, ao passo que o canto de encontro é emitido, mais freqüentemente, durante interações entre machos e durante a corte. Algumas espécies de anuros apresentam um canto especializado, cuja função principal é a manutenção do espaçamento entre os indivíduos. Esse canto “territorial” pode não estar associado diretamente com a atividade reprodutiva podendo ser ouvido durante o ano todo (Salthe e Mecham, 1974). Em *Hylodes* sp.n., isso não ocorre: o mesmo tipo de canto é utilizado tanto para a defesa de território como para a reprodução. Várias espécies de dendrobatídeos apresentam dois ou mais tipos de vocalização, utilizados durante interações sociais, como o acasalamento e a defesa do território (Goodman, 1971; Dole e Durant, 1974; Wells, 1977a, 1977b, 1980a, 1980b; Duellman e Trueb, 1986; Zimmerman, 1990; Juncá, 1994; Wijngaarden e Gool, 1994; Schiesari, 1996). É possível que as espécies diurnas que apresentam comportamento territorial tenham desenvolvido um segundo ou terceiro canto para permitir a defesa de um território à distância.

Os *displays* visuais que utilizam movimentos de patas são raros em anuros e foram documentados em poucas espécies: *Atelopus zeteki* (Bufonidae) (Lindquist e Hetherington, 1996); *Staurois parvus* e *S. latopalmatus* (Ranidae) (Harding, 1982; Davison, 1984); *Hylodes asperus* (Leptodactylidae) (Heyer et al., 1990), *Taudactylus eungellensis* (Myobatrachidae) (Winter e McDonald, 1986); *Dendrobates parvulus* (Dendrobatidae) (Wevers, 1988);

Brachycephalus ephippium (Brachycephalidae) (Pombal et al., 1994); e *Litoria fallax*, *L. genimaculata*, *L. nannotis* e *L. rheocola* (Hylidae) (Richards e James, 1992).

A ocorrência de *displays* visuais nessas espécies, predominantemente associadas ao leito ou às adjacências de riachos de montanha, têm levado a algumas idéias sobre a evolução desse tipo de comportamento. Uma das hipóteses aceitas sugere que os sinais visuais evoluíram convergentemente como uma adaptação ao alto nível de interferência sonora nesses habitats, de modo a facilitar a localização do emissor (Hödl e Rodrigues, em preparação). Uma das possíveis desvantagens desse tipo de comportamento seria tornar os indivíduos executores do sinal mais conspícuos e assim mais sujeitos à predação. Essa desvantagem seletiva aparente poderia ser contornada uma vez que os indivíduos poderiam escapar rapidamente mergulhando na água (Hödl e Rodrigues, em preparação).

Mesmo entre as espécies citadas, existe considerável diversidade quanto ao tipo de sinal emitido, embora em praticamente todas, os sinais visuais também estejam associados ao canto. Todas essas espécies são diurnas, exceto as de *Litoria*, que realizam os *displays* em noites enluaradas, o que deve ter facilitado o aparecimento dos sinais visuais. Segundo Lindquist e Hetherington (1996), o contexto em que o comportamento de exibição visual ocorre não está claro para a maioria das espécies em que é observado. Sabe-se que é observado durante a corte em *Staurois* (Harding, 1982, Davison, 1984) e durante agressões entre machos em *Litoria*, *Brachycephalus* e *Atelopus* (Richards e James, 1992; Pombal et al., 1994; Lindquist e Hetherington, 1996).

Hylodes sp.n. realiza os *displays* visuais durante a corte, para atrair as fêmeas, e durante a defesa de um território, para afugentar machos invasores. As exibições visuais facilitariam a localização dos machos pelas fêmeas, assim como anunciariam aos machos intrusos a presença de machos residentes.

Muitos dendrobatídeos territoriais apresentam vários *displays* visuais (que não incluem a movimentação das patas, como citado acima) utilizados na defesa de um território. Além disso, muitas espécies se utilizam de algum tipo de contato físico para expulsar os intrusos de seus territórios (Test, 1954; Sexton, 1960; Duellman, 1966; Goodman, 1971; Crump, 1972; Dole e Durant, 1974b; Durant e Dole, 1975; Ovaska e Hunte, 1992; Baugh e Forester, 1994). Os machos de *Colostethus inguinalis*, elevam o corpo sobre as quatro patas e emitem canto de encontro quando um intruso se aproxima de seu território. Muitos encontros terminam com o afastamento do oponente sem contato físico, mas, algumas vezes, o residente salta sobre o intruso e o persegue até que este deixe o território. Outros encontros terminam em lutas (Wells, 1980a). Comportamento semelhante foi observado em *Hylodes* sp.n.: os machos realizam *display* visual (preferencialmente a elevação das patas posteriores alternadamente), intensificam o canto de anúncio e emitem canto de encontro. Se o intruso não se afastar, o residente irá perseguí-lo e expulsá-lo de seu território. Nenhuma luta foi observada durante a contestação de um território, mas pode haver contato físico por parte dos oponentes, como observado em algumas ocasiões, em que dois machos permaneceram um sobre o outro, até que um deles se afastou. Assim como em *Hylodes* sp.n., os machos de *Epipedobates femoralis* não apresentam comportamento agressivo, envolvendo lutas, na defesa de um território; nesse caso, o canto de advertência é

responsável pela manutenção e defesa dos territórios (Roithmair, 1992). Ao contrário do observado em *Epipedobates femoralis*, os machos de *Hylodes* sp.n. não permitem a presença de indivíduos em seu território, mesmo que esses indivíduos permaneçam sem vocalizar, excetuando-se os casos de jovens recém metamorfoseados.

Além da elevação alternada das patas posteriores, *Hylodes* sp.n. apresenta vários outros comportamentos estereotipados e a função de alguns desses comportamentos ainda não está bem definida. A movimentação dos dedos das patas posteriores, descrevendo uma onda, é realizada durante os intervalos entre as vocalizações, podendo estar associada à defesa do território e aos primeiros sinais da corte. As extensões rápidas, tanto das patas anteriores quanto das posteriores, são também realizadas durante os intervalos das vocalizações e parecem não apresentar nenhuma função específica. Por outro lado, a extensão simultânea das patas posteriores ao nível do substrato, muitas vezes associada ao canto de encontro, foi observada mais freqüentemente nas interações iniciais entre os indivíduos (macho-macho e macho-fêmea).

A análise do repertório comportamental, observado nos machos de *Hylodes* sp.n., permitiu a delimitação de algumas atividades prioritárias. A atividade mais freqüente seria a emissão do canto de anúncio, para atrair fêmeas e afastar machos invasores. Essa atividade é geralmente seguida pela movimentação dos indivíduos na área, possivelmente à procura de presas que entrem em seu campo visual. Em seguida, os machos realizam comportamentos mais sofisticados (*displays* visuais), nesse caso, a elevação alternada das patas posteriores durante a vocalização e a movimentação dos

dedos. Esses últimos geralmente ocorrem durante interações com outros indivíduos. Os demais comportamentos estereotipados ocorrem em menor frequência, na maioria dos casos durante interações intraespecíficas.

Tanto machos como fêmeas se movimentam muito na área domiciliar, principalmente com movimentos que incluem giros em torno do eixo dorso-ventral. Esses movimentos ocorrem durante as exibições visuais dos machos e aparentemente estão associados, em machos e fêmeas, à procura de presas na área. Os indivíduos passam certo tempo olhando para uma determinada direção e, aparentemente de forma aleatória, se viram para outra direção.

Hylodes sp. n. apresenta um número muito alto de exibições visuais, se comparado com os demais anuros que apresentam comportamentos semelhantes. Estudos mais amplos são necessários para verificar as possíveis funções de todos os comportamentos estereotipados que ocorrem nessa espécie.

4.4. REPRODUÇÃO

O sucesso reprodutivo de um macho pode depender da combinação de vários fatores: tempo de chegada ao sítio reprodutivo, permanência no sítio, comportamento territorial, comportamento agressivo em relação a outros machos, eficiência dos *displays* visuais para atrair fêmeas e afugentar machos, escolha do sítio de vocalização e qualidade do canto do macho (Duellman e Trueb, 1986). É possível que as vocalizações e os *displays* visuais elaborados, executados pelos machos da espécie de *Hylodes* estudada, sejam parâmetros importantes para que a fêmea avalie a qualidade do parceiro.

O fato de três fêmeas de *Hylodes* sp.n. observadas, terem se deslocado, respectivamente, 19, 25 e 32 metros riacho acima para se acasalar com machos pontuais, sugere que estas são extremamente exigentes na escolha do parceiro. O fato adquire maior importância pois, neste percurso, atravessaram indiferentemente o território de vários machos que vocalizavam. É possível que as fêmeas selecionem o sítio de desova e/ou o macho em si: o macho que possuir potencialmente o melhor sítio de desova dentro de sua área domiciliar é o escolhido pela fêmea. O macho X04, que se acasalou com a fêmea X02, foi o que apresentou a maior área domiciliar durante o período de estudo ($13,12\text{m}^2$). O macho 045, ignorado pela fêmea X02 enquanto esta subia o riacho, apresentou área domiciliar um pouco menor ($7,32\text{m}^2$). Um dos fatores que pode ter influenciado a escolha da fêmea pelo macho mais distante seria o tempo de residência. O macho X04 manteve seu território por pelo menos 12 meses, enquanto o macho 045 havia estabelecido seu território, nas proximidades da área domiciliar da fêmea X02, há apenas 2 meses. Outro fator

que pode ter influenciando a escolha da fêmea é a vocalização, que pode estar relacionada com a idade e com o tamanho dos indivíduos. Sabemos que as fêmeas de *Physalaemus pustulosus* por exemplo, têm preferências por determinadas frequências do canto de advertência dos machos (Ryan, 1983). Em outras espécies, os machos que cantam mais alto e constantemente ou que vocalizam a partir de áreas com melhor transmissão sonora, são os escolhidos pelas fêmeas (Arak, 1983; Sullivan e Hinshaw, 1992; Wagner e Sullivan, 1995). Não foi possível, neste trabalho, avaliar se as fêmeas de *Hylodes* sp.n. escolhem como parceiros os machos de tamanho maior, como ocorre em várias espécies de anuros (ver Howard, 1983; Robertson, 1986b, 1990; Morris, 1989; Telford e Sickle, 1989; Verrell, 1993; Bourne, 1993).

Em espécies territoriais, o macho guarda recursos valiosos que podem interessar diretamente às fêmeas da espécie. Esses recursos, bem como sua qualidade e quantidade, podem estar associados ao potencial genético dos machos. Nos anuros, o estabelecimento de um território de longa duração está associado com a reprodução prolongada. Nessas espécies, o sucesso reprodutivo depende não tanto da procura e da competição desordenada pelas fêmeas, como ocorre na reprodução explosiva, mas da capacidade do macho em atrair fêmeas ao seu território. Dessa forma, na reprodução prolongada, a escolha da fêmea é o fator principal na seleção sexual e essa escolha pode ser feita baseada em várias características que estão disponíveis por longos períodos (Duellman e Trueb, 1986; Sullivan, 1994).

As informações de que dispomos tornam difícil saber com segurança se as fêmeas de *Hylodes* sp.n. escolhem o macho em si ou se sua escolha se baseia nos recursos que ele possua, como sítios de oviposição e territórios de

alta qualidade. O tempo em que um macho defende um território contribui para a probabilidade de conseguir múltiplos acasalamentos. Contudo, a manutenção de um território não necessariamente garante o sucesso reprodutivo (Duellman e Trueb, 1986). Em *Hyla rosenbergi*, 43 dos 95 machos que vocalizaram de sítios defendidos não acasalaram, enquanto que 28 deles se acasalaram mais de uma vez (Kluge, 1981). Em *Hylodes* sp.n., os machos defendem seus territórios ativamente e há indícios de machos que se acasalaram mais de uma vez durante as observações. Ao vasculhar um ninho de *Hylodes* sp.n., após a observação de uma possível desova, encontrei um anel pélvico intacto, pertencente ao macho que havia desovado (o macho já possuía um novo anel). O macho em questão deve ter perdido o anel durante uma desova anterior, já que o mesmo foi encontrado enterrado entre os grãos de areia, juntamente com alguns ovos. Flutuações no nível da água e queda de galhos e troncos, que ocorrem com frequência na área estudada, podem inviabilizar o uso prolongado de um determinado ninho e os machos devem estar sempre procurando novos locais favoráveis à uma desova ou à construção de um novo ninho.

Os sinais táteis são provavelmente, os fatores não vocais mais importantes na identificação dos parceiros em anuros (Duellman e Trueb, 1986). Em *Hylodes* sp.n., assim como em algumas espécies de dendrobatídeos territoriais, a corte têm início com a entrada da fêmea no território do macho. O macho intensifica e altera sua vocalização e também intensifica suas exhibições visuais. Se a fêmea não se afastar, o macho se aproximará, emitirá canto de encontro, realizará mais alguns *displays* e tocará a fêmea. A fêmea é guiada até o ninho e, durante o percurso, o macho se volta várias vezes, vocaliza e

toca a fêmea novamente, aparentemente para se certificar de que ela continuará a segui-lo. De forma semelhante, a maioria das espécies de dendrobatídeos apresenta uma corte elaborada. Em algumas espécies o macho é tocado pela fêmea (*Dendrobates auratus*, *D. azureus*), em outros casos, é o macho que toca a fêmea e realiza *displays* acústicos e visuais (*D. granuliferus*, *D. pumilio*, *Colostethus inguinalis*, *C. palmatus*, *C. trinitatis*, *C. collaris*) (sumarizado por Wells, 1977b).

O aparecimento de comportamentos de corte complexos, como os observados nos dendrobatídeos e na espécie de *Hylodes* estudada, pode estar relacionado ao fato dessas espécies apresentarem reprodução prolongada: machos e fêmeas não migram para áreas de reprodução e encontram-se juntos no mesmo hábitat ao longo de todo o ano. Nesse tipo de reprodução é provável que os machos freqüentemente encontrem tanto fêmeas receptivas quanto não receptivas em seus territórios. Se um macho tiver meios de determinar a receptividade de uma fêmea o quanto antes, ele poderá economizar tempo e energia evitando se acasalar com fêmeas não receptivas. Além disso, em algumas espécies, as fêmeas também são territoriais e o macho precisa saber se esta fêmea é uma parceira ou um competidor potencial (Wells, 1977b, 1980a). Dessa forma, vários sinais sonoros, tácteis e visuais podem evoluir para facilitar a rápida comunicação entre machos e fêmeas, levando a cortes elaboradas. (Wells, 1977b).

Os resultados que obtive também sugerem que aparentemente, o casal necessita passar algum tempo no ninho para que a desova se concretize (entre 24 e 40 minutos). Foi observado um casal que permaneceu submerso por apenas 14 minutos e não desovou. O tempo em que o casal permanece

submerso pode indicar que a fêmea está, de alguma forma, avaliando a qualidade do ninho do parceiro. Não foi possível observar amplexo em *Hylodes* sp.n., pois o mesmo deve ocorrer dentro do ninho. Como foram observadas poucas desovas, novas observações são necessárias para uma conclusão mais firme.

Após a desova, a fêmea de *Hylodes* sp.n. retorna à sua área domiciliar enquanto o macho permanece nas proximidades do ninho vocalizando e mergulhando várias vezes no local. Isto indica que pode haver algum tipo de cuidado parental em relação aos ovos. Adicionalmente, o macho aparentemente tenta manter o ninho protegido: ele empurra areia e pequenas pedras, numa tentativa de fechar a entrada do ninho, procurando ali entrar, como se estivesse verificando se está bem obstruído. Esse comportamento pode estar refletindo uma adaptação ao tipo de ambiente em que a espécie vive. Ao obstruir a entrada do ninho o macho pode, temporariamente, evitar que os ovos, nas primeiras fases de desenvolvimento, sejam carregados pela correnteza.

Em *Leptodactylus fuscus*, não foi observada evidência de cuidado parental, apesar da espécie se reproduzir em tocas construídas pelo macho (Martins, 1988). Os machos dessa espécie, em alguns casos, obstruem a entrada da toca com a cabeça, após a entrada da fêmea, e nesse caso, é a fêmea que deve ser o recurso protegido (Martins, 1988). Em *Hyla faber*, os machos aparentemente não apresentam cuidado ao ninho após a desova (Martins e Haddad, 1988). Kluge (1981) trabalhando com uma espécie relacionada (*Hyla rosenbergi*) demonstrou que o cuidado parental ao ninho é facultativo e associado à densidade dos machos. Suas observações também

sugerem que os machos que não são facilmente expulsos de seus ninhos após embates físicos são, provavelmente, mais efetivos no cuidado parental, sendo assim os escolhidos pelas fêmeas. O cuidado à prole em *Cycloramphus dubius*, cujos ovos são depositados fora d'água, aderidos à superfície das pedras, próximos às corredeiras, pode reduzir o risco de perda dos ovos durante o longo período embrionário (Giaretta e Cardoso, 1995). Em *Eleutherodactylus coqui* o cuidado à prole reduz as chances do macho se acasalar novamente, já que ele diminui a frequência de emissão de suas vocalizações, e assim, sua capacidade de atrair novas fêmeas. O sucesso reprodutivo, nesse caso, está relacionado ao fato do desenvolvimento de grande parte dos ovos depender do cuidado parental (Townsend, 1986). Em *Hylodes* sp.n., o sucesso reprodutivo do macho pode ficar comprometido no período em que ele está no ninho. Como não foi possível determinar qual a frequência dos mergulhos e o intervalo entre eles, não posso afirmar que o cuidado ao ninho diminua as chances do macho atrair outras fêmeas.

Segundo Duellman e Trueb (1986), nas espécies onde os machos exibem cuidado parental, dedicando maior investimento à reprodução, o tamanho da ninhada é menor. A competição entre machos tende a operar contra o investimento parental do macho, já que qualquer investimento dele na desova de uma fêmea pode diminuir as chances de se acasalar com outras fêmeas (Trivers, 1972). O cuidado parental em anfíbios quase sempre é uma característica associada a espécies com modos de reprodução terrestre, que apresentam ovos grandes em número reduzido. O pequeno tamanho da ninhada seria compensado com o cuidado parental, permitindo que a maioria

dos ovos se desenvolvesse, aumentando o sucesso reprodutivo (Salthe e Mecham, 1974).

4.4.1. Esforço reprodutivo e tamanho da ninhada.

Nos anuros, as espécies que apresentam cuidado parental e alto investimento reprodutivo - se reproduzem várias vezes numa estação - geralmente depositam poucos ovos por ninhada (Stebbins e Cohen, 1995). Ao contrário, espécies com fecundidade elevada, (algumas depositam até 25.000 ovos), não investem esforços na proteção aos ovos e algumas se reproduzem apenas uma vez durante o ano. As fêmeas de *Crinia signifera*, que se reproduzem em poças nas florestas da Austrália, perdem até 30% do seu peso quando desovam e se reproduzem até 3 vezes no período de um ano (Lemckert e Shine, 1993). As fêmeas de *Eleutherodactylus coqui* chegam a desovar 6 vezes durante uma estação reprodutiva e as desovas apresentam de 16 a 43 ovos (Townsend, 1989). Em *Colostethus inguinalis* e *C. stepheni* as fêmeas podem se reproduzir ao menos duas vezes numa estação (Wells, 1980b; Juncá, 1994).

O esforço reprodutivo das fêmeas de *Hylodes* sp.n., medido como a razão entre o peso da ninhada e o peso da fêmea, é também elevado. As observações indicam que após a desova as fêmeas perdem, em média, 18,75% de seu peso. Embora esse investimento elevado por ninhada pudesse indicar que as próprias ninhadas fossem produzidas anualmente, os dados que obtive indicam o contrário. As fêmeas podem aparentemente, depositar uma

ninhada a cada 2 meses, o que demonstra um alto investimento reprodutivo. A relativa abundância de alimento constatada na área pode ser um dos fatores que permite às fêmeas de *Hylodes* sp.n. uma produção quase contínua de óvulos. O grande número de ninhadas pode também ser uma forma de adaptação ao ambiente aquático, onde é sabido que existe uma alta pressão de predação a ovos e girinos.

A frequência das oviposturas e o número e o tamanho dos ovos depositados durante um período reprodutivo, refletem o modo de vida das espécies e as condições ambientais sob as quais os ovos irão se desenvolver (Duellman e Trueb, 1986; Stebbins e Cohen, 1995). Em *Cycloramphus dubius*, Giaretta e Cardoso (1995) encontraram um número médio de 60 ovos em 4 desovas. Os machos guardam os ovos e exibem comportamento territorial. As desovas dos dendrobatídeos também contém relativamente poucos ovos, em média 40, se comparadas com as desovas de espécies do gênero *Bufo* que podem atingir 5 mil ovos. Os ninhos de *Colostethus inguinalis* apresentam de 35 a 40 girinos que são carregados pela fêmea até a água (Wells, 1980a). Em *Colostethus stepheni*, os ninhos, localizados no folheto na mata, têm em média 3,8 ovos, e são guardados pelo macho, o que reduz o risco de predação (Juncá et al., 1994). Os dados obtidos para 13 fêmeas de *Hylodes* sp.n. indicam que as desovas contém relativamente poucos ovos, em média 46. O número relativamente reduzido de ovos nos dendrobatídeos é compensado, em parte, pelas várias desovas que ocorrem por ano. Adicionalmente, o cuidado à prole, tão amplamente distribuído na família, permite que a maioria dos ovos complete seu desenvolvimento e chegue à fase adulta (Stebbins e Cohen, 1995). Essa explicação também se aplica a *Hylodes* sp.n. que, como

observado, pode se reproduzir várias vezes durante o ano e apresenta indícios de cuidado parental.

Em várias espécies de anuros, num dado modo reprodutivo, observa-se uma correlação entre o tamanho da fêmea e o tamanho da ninhada: fêmeas maiores geralmente produzem ninhadas maiores (Howard, 1978, 1983; Crump, 1974; Duellman e Trueb, 1986; Martins, 1988; Robertson, 1986b; Martins e Haddad, 1988; Lemckert e Shine, 1993). A quantidade total de óvulos produzidos, que reflete a energia dispendida pela fêmea, varia em resposta às condições ambientais locais, abundância de alimento e idade da fêmea (Crump e Kaplan, 1979). Em *Pelobates cultripes*, um anuro de grande porte, não foi observada correlação significativa entre o tamanho da fêmea e o número de ovos, presumivelmente devido ao tamanho reduzido da amostra ($n = 5$) (Lizana et al., 1994). Em *Hylodes* sp.n. essa correlação também não foi observada, possivelmente devido ao reduzido número amostral (11 fêmeas), o que não permite maiores considerações.

O período reprodutivo nos anfíbios está sujeito a controles hormonais, ao modo reprodutivo, ao micro-hábitat em que as espécies vivem e ao comportamento de cuidado à prole, dentre outros (Duellman e Trueb, 1986; Stebbins e Cohen, 1995). *Colostethus inguinalis* apresentou um pico reprodutivo em maio e junho, no início da estação chuvosa. Nesse caso, as chuvas aumentam o número de poças disponíveis para a reprodução, e permitem um espaçamento maior entre os territórios dos machos (Wells, 1980a). Foi observada uma quantidade maior de fêmeas ovígeras de *Hylodes* sp.n. nos meses de maio, julho e agosto. Ao contrário do observado para *C. inguinalis*, o pico reprodutivo em *Hylodes* sp.n. pode estar relacionado com o

período seco. Entre os meses de abril a agosto, foram observados os menores níveis pluviométricos. Durante chuvas intensas, o nível da água do riacho sobe muito, diminuindo sensivelmente o número de pedras emersas utilizadas pelos indivíduos como sítios de vocalização. Além disso, a correnteza torna-se muito forte, o que pode inviabilizar a desova.

Apesar da presença de fêmeas reprodutivas ao longo de praticamente todos os meses do ano, apenas em outubro e novembro de 1994 e novembro e dezembro de 1995 foram observados jovens em abundância. Isto indica fortemente que é nessa época que os girinos completam a metamorfose, sugerindo a existência de mecanismos que a controlam. Alguns fatores, como temperatura da água e disponibilidade de alimento, podem estar regulando o desenvolvimento dos girinos fazendo com que eles saiam da água apenas no início do verão. Além disso foi observada uma maior concentração de fêmeas ovadas no inverno o que pode levar os girinos a se metamorfosearem no verão seguinte.

Os dados que obtive sugerem que o ovário direito das fêmeas de *Hylodes* sp.n. curiosamente apresenta mais óvulos do que o esquerdo. Há indícios de que os dois ovários liberam todos os seus óvulos durante uma desova. Como a maioria das 11 fêmeas, cujos óvulos foram contados, foi coletada na mesma época, seria possível admitir que a produção de óvulos seja alternada. Assim, numa determinada época, o ovário direito produziria mais óvulos e em outra, o esquerdo. Esta hipótese, contudo, nos levaria a admitir uma sincronia entre as fêmeas durante a reprodução, o que a torna pouco provável. Apenas uma investigação mais aprofundada sobre esses aspectos possibilitaria equacionar melhor esse problema.

4.5. ALIMENTAÇÃO E PREDACÃO

A estratégia de forrageio utilizada pelos indivíduos de *Hylodes* sp.n. parece ser do tipo “espreita com tocaia”, isto é, os indivíduos não caminham longas distâncias para procurar alimento. Eles se movimentam de diversas maneiras dentro de sua área domiciliar, percebem as presas pela visão, perseguindo-as até capturá-las retornando em seguida ao local de origem. As movimentações mais freqüentes são aquelas que incluem giros em torno do eixo dorso-ventral: ora o indivíduo se vira para um lado, ora para outro. Dessa forma, os indivíduos conseguem perscrutar visualmente uma grande área ao seu redor, onde o indivíduo é o centro de uma circunferência.

As fêmeas se movimentam constantemente na área, ao passo que os machos se movimentam nos intervalos entre as vocalizações e as exhibições visuais. Quando avistam uma presa, os machos perseguem-na e retornam ao local onde estavam, retomando a patrulha do território.

Os machos de espécies com reprodução do tipo prolongada, devido ao comportamento de espreita com tocaia, podem obter alimento em seus sítios de vocalização. Isso é especialmente importante em espécies territoriais. Um macho que consegue obter alimento suficiente em seu território pode defendê-lo e vocalizar constantemente, aumentando desta forma, suas chances de sucesso reprodutivo (Wells, 1977a).

Uma das mais importantes causas de mortalidade em ambientes aquáticos é a predação (Heyer et al., 1975). Vários predadores potenciais foram observados no riacho durante o período de estudo: jararacas e outras serpentes, aves, pequenos mamíferos, uma espécie do gênero *Bufo*, aranhas,

etc. Schiesari et al. (1995) relatam a predação de jovens de *Hylodes phyllodes* pela aranha *Trechaela keyserling*. Foi constatada também a presença de caranguejos e larvas de libélulas ao longo do riacho, conhecidos predadores de girinos.

Duellman e Trueb (1986) observaram um caranguejo atacando a pata posterior de *Colostethus inguinalis* no Panamá. Observaram também que várias outras espécies do gênero *Colostethus* estavam com as patas amputadas. Essas espécies habitam riachos nos Trópicos, onde também se encontram caranguejos. Alguns dos defeitos físicos encontrados em vários indivíduos de *Hylodes* sp.n. podem estar relacionados tanto a mal-formações, induzidas por problemas genéticos, como à predação sofrida durante as fases larval, juvenil, ou adulta. Foram observados machos de *Hylodes* sp.n. com algumas partes dos membros amputadas, possivelmente causada pelos caranguejos que habitam o riacho. Esses defeitos físicos aparentemente não interferiram no comportamento normal dos indivíduos, mas é possível que causem algum efeito negativo no sucesso reprodutivo dos machos, diminuindo a eficiência dos *displays* visuais

Sendo animais diurnos, que vivem expostos em área relativamente aberta e ruidosa (riacho de corredeira), entende-se a importância dos mecanismos de interação visuais desenvolvidos nessa espécie e em pelo menos uma outra espécie do gênero (Heyer et al., 1990). Porém, esse comportamento estabelece um paradoxo, pois pode também chamar a atenção de predadores. Aves são conhecidas predadoras de anfíbios e possuem boa acuidade visual; desse modo, os movimentos conspícuos e constantes dos machos de *Hylodes* sp.n. poderiam aumentar o risco de predação.

Este trabalho, ainda que preliminarmente, permitiu conhecer parte da História Natural de *Hylodes* sp.n. e abriu campo para investigar vários problemas a respeito da biologia comportamental da espécie, sobre as quais ainda persistem várias dúvidas. Por esta ser a primeira espécie de elosíneo estudada em maior profundidade, alguns dos aspectos de sua biologia, como o cuidado parental e o cortejo, devem ser investigados nas demais figuras do gênero e nos demais gêneros de elosíneos atualmente reconhecidos. Uma vez que há hipóteses sugerindo uma relação próxima de parentesco entre os elosíneos e os dendrobatídeos (Lynch, 1971, 1973), é possível que um estudo mais aprofundado dos padrões comportamentais desses grupos venha fornecer caracteres adicionais para testar essa hipótese.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'SABER, A. N., 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. 1ª aproximação. **Geomorfologia**, **52**.
- ALTMAN, J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behavior**, **49**: 227-267.
- ARAK, A., 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. **IN**: P. Bateson (ed.), **Mate Choice**, p. 181-210. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- BARTHALMUS, G. T. e E. D. BELLIS, 1972. Home hange, homing and the homing mechanism of the salamander, *Desmognathus fuscus*. **Copeia**, **1972** (4): 632-642.
- BAUGH, J. R. e D. C. FORESTER, 1994. Prior residence effect in the dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. **Behaviour**, **131** (3-4): 207-224.
- BELLIS, E. D., 1965. Home range and movements of the wood frog in a northern bog. **Ecology**, **46**: 90-98.
- BERTOLUCI, J. e W. R. HEYER, 1995. Boracéia Update. **Froglog**, **14**: 2-3. (Newsletter of the World Conservation Union [UCN], Species Survival Comission, Declining Amphibian Populaiton Task Force [DAPTF]). Open University, Wilton Hall, Milton Keynes, United Kingdom.
- BERTOLUCI, J., 1991. **Partição de recursos associada à atividade reprodutiva em uma comunidade de anuros (Amphibia) de Mata Atlântica**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 181 p.
- BOURNE, G. R., 1993. Proximate costs and benefits of mate acquisition at leks of the frog *Ololygon rubra*. **Anim. Behav.**, **45**: 1051-1059.
- BRATTSTROM, B. H. e R. M. YARNELL, 1968. Aggressive behavior in two species of leptodactylid frogs. **Herpetologica**, **24**: 222-228.
- BURT, W. H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. **J. Mammal.**, **24**: 346-352.
- BUSSAB, W. O. e P. A. MORETTIN, 1987. **Estatística Básica**. 4ª ed. São Paulo. Atual Editora. 321 p.
- CARNEIRO DA PAIXÃO, I. L. S., 1984. **Estação Ecológica da Juréia**, Ministério do Interior, Secretaria Especial do Meio Ambiente. Brasília, 45 p.

- CONOVER, W. J., 1980. **Practical Nonparametric Statistics**. 2^a ed. John Wiley & Sons. New York. 493 p.
- CRUMP, M. L., 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). **Herpetologica**, **28**: 195-198.
- CRUMP, M. L., 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas**, **61**: 1-68.
- CRUMP, M. L. e R. H. KAPLAN, 1979. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). **Copeia**, **1979** (4): 626-635.
- CRUMP, M. L., 1986. Homing and site fidelity in a neotropical frog, *Atelopus varius* (Bufonidae). **Copeia**, **1986** (2): 438-414.
- CURRIE, W. e E. D. BELLIS, 1969. Home range and movements of the Bulfrog, *Rana catesbeiana* Shaw, in an Ontario Pond. **Copeia**, **1969** (4): 688-692.
- DAVISON, G. W. H., 1984. Foot-flagging display in Bornean frogs. **J. Sarawak Mus.**, **33** (54): 177-178.
- DENTON, J. S. e T. J. C. BEEBEE, 1993. Density-related features of natterjack toad (*Bufo calamita*) populations in Britain. **J. Zool. Lond.**, **229**: 105-119.
- DEVELEY, P. F., 1997. **Ecologia de bandos mistos de aves de mata atlântica na Estação Ecológica Juréia-Itatins, Brasil**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 75 p.
- DOLE, J. W. e P. DURANT, 1974b. Courtship behavior in *Colostethus collaris* (Dendrobatidae). **Copeia**, **1974** (4): 988-990.
- DONNELLY, M. A., 1989. Reproductive phenology and age structure of *Dendrobates pumilio* in Northeastern Costa Rica. **J. Herpetol.**, **23** (4): 362-367.
- DREWRY, G., 1974. Ecology of *Eleutherodactylus coqui* Thomas in montane rain forest of eastern Puerto Rico (abstract). 54th Annual Meeting. **Am. Soc. Ichthyol. Herpetol.**, p. 5.
- DUELLMAN, W. E., 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. **Herpetologica**, **22** (3): 217-221.
- , 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. **Ann. Miss. Bot. Gard.**, **75**: 79-104.

- DUELLMAN, W. E. e A. H. SAVITZKY, 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. **Herpetologica**, **32** (4): 401-404.
- DUELLMAN, W. E. e L. TRUEB, 1986. **Biology of Amphibians**. McGraw-Hill Book Co., New York. 670 p.
- DURAN, P e J. M. DOLE, 1975. Aggressive behavior in *Colostethus* (= *Prostherapis*) *collaris* (Anura: Dendrobatidae). **Herpetologica**, **31**: 23-26.
- EMERSON, S. B. e R. F. INGER, 1992. The comparative ecology of voiced and voiceless bornean frogs. **J. Herpetol.**, **26** (4): 482-490.
- EMLLEN, S. T., 1968. Territoriality in the Bullfrog, *Rana catesbeiana*. **Copeia**, **1968**: 240-243.
- FARIA, D. M.; L. L. CASAIS E SILVA E M. T. RODRIGUES, 1993. Nota sobre a reprodução de *Hylodes phyllodes* (Anura: Leptodactylidae). **III Congresso Latino-Americano de Herpetologia**. Campinas, São Paulo.
- FITZINGER, L., 1826. Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften. Museums zu Wien. Viena. 66p.
- FROST, D., 1995 (ed.) **Amphibian Species of the World**. Lawrence Kansas: Assoc. Syst. Coll. (versão atualizada em diskete).
- GABOR, C. R. e R. G. JAEGER, 1995. Resource quality affects the agonistic behavior of territorial salamanders. **Anim. Behav.**, **49**: 71-79.
- GIARETTA, A. A. e A. J. CARDOSO, 1995. Reproductive behavior of *Cycloramphus dubius* Miranda-Ribeiro (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Rev. Bras. Zool.**, **12** (2): 233-237.
- GOODMAN, D. E., 1971. Territorial behavior in a neotropical frog, *Dendrobates granuliferus*. **Copeia**, **1971** (2): 365-370
- GOSNER, K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification, **Herpetologica**, **16**: 183-190.
- GOUVEA, E., 1979. Uma nova espécie de Elosííneo da Serra do Itatiaia (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Rev. Bras. Biol.**, **39** (4): 855-859.
- HADDAD, C. F. B. e I. SAZIMA, 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi. **IN**: L. P. C. Morellato, (org.), **História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. p. 188-211. Editora da UNICAMP, Campinas.

- HADDAD, C. F. B.; J. P. Jr. POMBAL e R. P. BASTOS, 1996. New species of *Hylodes* from the Atlantic Forest of Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). **Copeia**, **1996** (4): 965-969.
- HARDING, K. A., 1982. Courtship display in a Bornean frog. **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **95** (3): 621-624.
- HARESTAD, A. S. e F. L. BUNNEL, 1979. Home range and body weight - a reevaluation. **Ecology**, **60** (2): 389-402.
- HAYNE, D. W., 1949. Calculation of size of home range. **J. Mammal.**, **30** (1): 1-18.
- HERO, J. M., 1989 A simple code for toe clipping anurans. **Herpetol. Rev.**, **20**: 66-67.
- HEYER, W. R.; R. W. McDIARMID e D. I. WEIGMANN, 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, **7**: 100-111.
- HEYER, W. R., 1982. Two new species of the frog genus *Hylodes* from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). **Proc. Biol. Soc. Wash.** **95** (2): 377-385.
- HEYER, W. R.; A. S. RAND; C. A. G. CRUZ; O. L. PEIXOTO e C. E. NELSON, 1990. Frogs of Boracéia. **Arq. Zool. São Paulo**, **31** (4): 231-410.
- HEYER, W. R.; A. S. RAND; C. A. G. CRUZ e O. L. PEIXOTO, 1988. Decimations, extinctions and colonizations of frogs population in Southeast Brazil and their evolutionary implications. **Biotropica**, **20** (3): 230-235.
- HEYER, W. R. e R. B. COCROFT, 1986. Descriptions of two new species of *Hylodes* from the Atlantic forests of Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). **Proc. Biol. Soc. Wash.**, **99** (1): 100-109.
- HÖDL, W., 1990. Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. **Fortschr. Zool.**, **38**. New York.
- HOWARD, R. D., 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. **Ecology**, **59** (4): 789-798.
- , 1983. Sexual selection and variation in reproductive success in a long-lived organism. **Am. Nat.**, **122** (3): 301-325.
- JAMESON, D. L., 1954. Social patterns in the leptodactylid frogs *Syrhophus* and *Eleutherodactylus*. **Copeia**, **1954**: 36-38.
- JENRICH, R. I. e F. B. TURNER, 1969. Measurement of non-circular home range. **J. Theor. Biol.**, **22**: 227-237.

- JORDÃO, R. S., 1997. **Estudo comparativo da alimentação e reprodução de *Waglerophis merremii* e de *Xenodon neuwiedii* (Serpentes: Colubridae).** Dissertação de Mestrado. Instituto de biociências. Universidade de São Paulo.
- JUNCÁ, F. A., 1994. **Ecologia e biologia reprodutiva de duas espécies simpátricas de *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) da região de Manaus, Amazônia Central.** Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 84 p.
- JUNCÁ, F. A.; R. ALTIG e C. GASCON, 1994. Breeding biology of *Colostethus stepheni*, a Dendrobatid frog with a nontransported nidicolous tadpole. **Copeia**, 1994 (3): 747-750.
- KAUFFMANN, J. H., 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. **Biol. Rev.**, 58: 1-20.
- KLEEGERGER, S. R. e J. K. WERNER, 1982. Home range and homing behavior of *Plethodon cinereus* in northern Michigan. **Copeia**, 1982 (2): 409-415.
- KLUGE, A. G., 1981. The life, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Misc. Publ. Zool. Univ. Mich.**, 160: 1-170.
- LEMCKERT, F. L. e R. SHINE, 1993. Costs of reproduction in a population on the frog *Crinia signifera* (Anura: Myobatrachidae) from Southeastern Australia. **J. Herpetol.**, 27 (4): 420-425.
- LINDQUIST, E. D. e T. E. HETHERINGTON, 1996. Field studies on visual and acoustic signaling in the "earless" Panamanian Golden Frog, *Atelopus zeteki*. **J. Herpetol.**, 30 (3): 347-354.
- LIZANA, M.; R. MARQUES e R. MARTIN-SANCHEZ, 1994. Reproductive biology of *Pelobates cultripes* (Anura: Pelobatidae) in Central Spain. **J. Herpetol.**, 28 (1): 19-27.
- LÜDDECKE, H. 1976. Einige Ergebnisse aus Feldbeobachtungen an *Phyllobates palmatus* (Amphibia, Ranidae) in Kolumbien. **Mitt. Inst. Colombo-Aleman Invest. Cien.**, 8: 157-163.
- LYNCH, J. D., 1971. Evolutionary Relationships, Osteology and Zoogeography of Leptodactyloid Frogs. **Misc. Publ. Univ. Kansas**, 53. Mus. Nat. Hist. Lawrence Kansas.
- , 1973. The transition from archaic to advanced frogs. **IN: J. L. Vial (ed.), Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems.** Columbia: Univ. Missouri Press. p. 133-182.

- , 1979. A new genus for *Elosia duidensis* Rivero (Amphibia, Leptodactylidae) from Southern Venezuela. **Am. Mus. Novit.**, **2680**. New York.
- MAHER, C. R. e D. F. LOTT, 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. **Anim. Behav.**, **49**: 1581-1597.
- MANTOVANI, V., 1993. **Estrutura e Dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape-SP**. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. 126 p.
- MARTINS, M e C. F. B. HADDAD, 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, **9**: 49-60.
- MARTINS, M., 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). **Rev. Brasil. Biol.**, **48** (4): 969-977.
- MATHIS, A., 1991. Territories of male and female terrestrial salamanders: costs, benefits, and intersexual spatial associations. **Oecologia**, **86**: 433-440.
- McNAB, B. K., 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. **Am. Nat.**, **894** (47): 133-140.
- MOHR, C. O., 1947. Table of Equivalent Populations of North American Small Mammals. **Am. Midl. Nat.**, **37**: 223-249.
- MORRIS, M. R., 1989. Female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*: the importance of identifying the scale of choice. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, **25**: 275-281.
- NETER, J.; W. WASSERMAN; C. J. NACHTSHEIM e M. H. KUTNER, 1996. **Applied Linear Statistical Models**. 4^a ed. Times Mirror Higher Education Group. 1408 p.
- OVASKA, K. e W. HUNTE, 1992. Male mating behavior of the *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. **Herpetologica**, **48**: 40-49.
- OVASKA, K., 1992. Short- and long-term movements of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. **Copeia**, **1992**: 569-573.
- PARKER, W. S., 1974. Home range, growth, and population density of *Uta stansburiana* in Arizona. **J. Herpetol.**, **8** (2): 135-139.

- PEIXOTO, A. L., 1991. **Vegetação da Costa Atlântica. Floresta Atlântica**. Ed. Alumbamento, Livroarte Editora. Rio de Janeiro. 188 p.
- PENGILLEY, R. K., 1971. Calling and associated behaviour of some species of *Pseudophryne* (Anura: Leptodactylidae). **J. Zool. Lond.**, **163**: 73-92.
- POMBAL, J. P. Jr.; I. SAZIMA e C. F. B. HADDAD, 1994. Breeding behaviour of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). **J. Herpetol.**, **28**: 516-519.
- RAIMUNDO, S. e P. MATUSCELLI, 1994. A Praia do Juquiazinho Uma caracterização ambiental. **laudo**, Instituto Florestal. Secretaria Meio Ambiente.
- RICHARDS, S. J. e C. JAMES, 1992. Foot-flagging displays of some Australian frogs. **Mem. Qd. Mus.**, **32**: 302.
- ROBERTSON, J. G. M., 1986. Female choice, mate strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. **Anim. Behav.**, **34**: 773-784.
- , 1990. Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevis*. **Anim. Behav.**, **39**: 639-645.
- ROITHMAIR, M. E., 1992. Territoriality and male mating success in the Dart-poison Frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). **Ethology**, **92**: 331-343.
- RYAN, M. J., 1983. Sexual selection and communication in a Neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. **Evolution**, **37**: 261-271.
- SALTHER, S. N. e J. S. MECHAM, 1974. Reproductive and courtship patterns. **IN**: B. Lofts, (ed.), **Physiology of the Amphibia**. Academic Press, New York. Vol. II, p. 309-521.
- SCHIESARI, L. C.; F. A. JUNCÁ e G. M. ACCACIO, 1995. *Hylodes phyllodes* (NCN) Predation. **Herpetol. Rev.**, **26** (1): 30-31.
- SCHIESARI, L. C., 1996. **Territorialidade em *Eleutherodactylus fenestratus* (Steindachner) (AMPHIBIA; ANURA; LEPTODACTYLIDAE)**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 96 p.
- SCOTT, N. J. Jr., 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. **Biotropica**, **8**: 41-58.
- SEBER, G. A. F., 1973. **The Estimation of animal Abundance and Related Parameters**. Griffin, 654 p.

- SETZ, E. A. F., 1991. Métodos de quantificação de comportamento de primatas em estudos de campo. **A Primatologia no Brasil**, **3**: 411-435.
- SEXTON, O. J., 1960. Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid frog *Prostherapis trinitatis*. **Ecology**, **41** (1): 107-115.
- SHINE, R., 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. **Copeia**, **1979**: 297-306.
- SMITH, D. C., 1985. Home range and territory in the striped plateau lizard (*Sceloporus virgatus*). **Anim. Behav.**, **33**: 417-427.
- STEBBINS, R. C. e N. W. COHEN, 1995. **A Natural History of Amphibians**. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey. 316 p.
- STEWART, M. M. e A. S. RAND, 1991. Vocalizations and the defense of retreat sites by male and female frogs, *Eleutherodactylus coqui*. **Copeia**, **1991**: 1013-1024.
- SULLIVAN, B. K. e S. H. HINSHAW, 1992. Female choice and selection on male calling behaviour in the grey treefrog. *Hyla versicolor*. **Anim. Behav.**, **44**: 733-744.
- SULLIVAN, M. S., 1994. Mate choice as an information gathering process under time constraint: implications for behaviour and signal design. **Anim. Behav.**, **47** (1): 141-151.
- TELFORD, S. R. e J. VAN SICKLE, 1989. Sexual selection in an african toad (*Bufo gutturalis*): the roles of morphology, amplexus displacement and chorus participation. **Behaviour**, **110** (1-4): 62-75.
- TEST, F. H., 1954. Social aggressiveness in amphibian. **Science**, **120**: 140-141.
- TOWNSEND, D. S., 1986. The costs of male parental care and its evolution in a neotropical frog. **Behav. Ecol. Sociobiol.**, **19** : 187-195.
- , 1989. Sexual selection, natural selection, and a fitness trade-off in a tropical frog with male parental care. **Am. Nat.**, **133** (2): 265-272.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. **IN**: B. Campbell (ed.) **Sexual Selection and the Descent of Man**. Aldine Publ. Comp. p. 136-180.
- VERREL, P. A., 1993. Sexual selection: What has been learned from ectotherms? Quite a lot!. **Herpetol Rev.**, **24** (4): 132-135.

- WAGNER, W. E. e B. K. SULLIVAN, 1995. Sexual selection in the Gulf Coast toad, *Bufo valliceps*: female choice based on variable characters. **Anim. Behav.**, **49**: 305-319.
- WELLS, K. D., 1977a. The Social Behavior of Anuran Amphibians. **Anim. Behav.**, **25**: 666-693.
- , 1977b. The courtship of frogs. **IN**: Taylor, D. H. e S. I. Guttman, (eds), **The Reproductive Biology of Amphibians**. Plenum Press, New York. p. 233-262.
- , 1977c. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). **Ecology**, **58**: 750-762.
- , 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. **Anim. Behav.**, **26**: 1051-1063.
- , 1980a. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colosthetus inguinalis*). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, **6**: 199-209.
- , 1980b. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colosthetus trinitatis*). **Herpetologica**, **36** (2): 189-199.
- WEVERS, E., 1988. Enige opmerkingen over de pijlgifkikker *Dendrobates parvulus*. **Lacerta**, **46**: 51-53.
- WEYGOLDT, P. 1986. Beobachtungen zur Ökologie und Biologie von Froschen an einem neotropischen Bergbach. **Zool. Jb. Syst. Oekol.**, **113**: 429-454.
- , 1989. Changes in the composition of mountain stream frog communities in the atlantic mountains of Brasil: frogs as indicators of environment deterioration? **Stud. Neotrop. Fauna Environ.**, **234** (4): 249-255.
- WEYGOLDT, P. e S. P. C. CARVALHO E SILVA, 1992. Mating and oviposition in the hylodine frog *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Leptodactylidae). **Amphibia-Reptilia**, **13**: 35-45.
- WHITE, G. C. e R. A. GARROT, 1990. Home range estimation. **IN**: G. C. White e R. A. Garrot, (eds.) **Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data**. Academic Press, New York, p. 145-182.
- WIJNGAARDEN, R. e S. GOOL, 1994. Site fidelity and territoriality in the dendrobatid frog *Dendrobates granuliferus*. **Amphibia-Reptilia**, **15**: 171-181.
- WINTER, J. e K. R. McDONALD, 1986. Eungella: the land of the cloud. **Aust. Nat. Hist.**, **22**: 39-43.

- WILSON, E. O., 1975. **Sociobiology: The New Synthesis**. Cambridge, Massachussetts: Harvard University Press.
- WOODRUFF, D. S., 1976a. Courtship, reproductive rates, and mating system in three Australian *Pseudophryne* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Copeia**, 1976: 445-449.
- ZIMMERMAN, E. 1990, Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae. **IN:** W. Hanke (hrsg). **Biology and Physiology of Amphibians**. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York. p. 62-73.

APÊNDICES

APÊNDICE A. Esquema da ficha de campo utilizada durante as observações. Eram anotados a data, hora e local do primeiro encontro com o indivíduo; código de marcação permanente dado pelo corte de dígitos, cor da miçanga e da linha utilizada no anel pélvico para a marcação provisória, sexo, comprimento rostro-anal, peso, comprimento da tíbia e as coordenadas (x,y) de recaptura.

FICHA INDIVIDUAL (<i>Hylodes</i> sp.n. - JURÉIA)					
DATA: _____		HORA: _____			
LOCAL: _____					
Nº: _____		COR ANEL: _____			
DEDOS:					
SEXO:	M F	adulto	sb	jovem	girino
	vocaliz		amplexo	ovos	
TAMANHO CRA: _____ mm			PESO: _____ g		
TÍBIA: _____ mm					
RECAPTURAS _____ _____ _____ _____ _____			OBSERVAÇÕES _____ _____ _____ _____ _____		

APÊNDICE B

Tabela 1. Posição no riacho, sexo, comprimento rostro-anal (CRA), comprimento da tíbia, peso e código de marcação permanente e provisória para os adultos de *Hylodes* sp.n., capturados entre outubro de 1994 e dezembro de 1995, na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP).

Os números com asterisco indicam que o mesmo código de corte de dígitos foi utilizado por engano em dois indivíduos.

anel pélvico#: os números representam os códigos atribuídos às cores das miçangas utilizadas na confecção do anel pélvico; lm = linha marrom; lb= linha branca.

Posição no riacho	sexo	CRA (mm)	tíbia (mm)	peso (g)	código	anel pélvico#
-6	M	24,5	12,5	1,5	5081	10b lm
-6	F	29,4	14,7	2,75 (ovos)	060	lb
-3	M	26,0	13,0	1,7	003*	9/3 lm
0	M	24,5	13,1	1,7	010*	10/6 lm
0	M	24,9	12,9	1,5	3061	8/3 lm
3	F	28,9	14,8	1,9	X02	/
4	M	25,9	13,2	1,8	045	10b-2b lm
6	F	29,1	13,8	2,0	038	3/7 lm
7	F	27,5	13,7	2,0	112	6/10 lm
8	F	27,4	14,3	2,2	223	7/7 lb
8	F	27,5	14,4	2,4	129	10/8 lb
9	M	24,4	12,7	1,5	032	3/9b lb
11	F	25,0	13,1	1,6	039	3/10 lb
12	M	25,0	13,4	/	014	2b/7 lm
12	M	24,7	13,1	1,5	809	6/1 lb
13	M	24,7	12,9	1,7	029	6/10b lm
13	F	25,7	14,1	1,6	122	9/1 lm
14	M	24,6	12,7	1,9	019	10/4 lm
14	F	25,8	13,4	1,8	042	1/6 m
17	F	28,2	14,4	1,9	047	1/7 lm
19	F	24,5	12,7	1,3	209	7/1 lb
20	F	28,5	14,6	2,0	516	3 lm

20	M	25,3	13,4	1,7	4051	9b lm
20	F	26,7	14,0	1,8	1051	10/7 lb
20	M	26,0	13,1	1,8	076	9/3 lb
24	F	25,5	13,5	2,0	022	10b lm
25	M	25,0	13,0	1,5	062	9/10 lm
25	F	27,7	14,3	2,2	049	3/6 lb
28	M	24,8	12,6	1,6	X04	6/8 lm
28	M	26,1	13,1	1,5	X05	7/7 lm
30	F	26,4	14,1	1,6	011	9b-2b lm
31	M	24,5	12,0	1,7	336	6/10 lb
31	M	25,5	13,2	1,7	020	9/1 lb
31	M	25,8	13,6	1,6	3042	10/9 lb
32	F	28,5	15,0	1,9	1040*	8/3 lm
32	M	24,7	13,3	1,6	132	3/1 lm
32	M	26,0	13,6	1,8	608	7/10 lm
32	M	26,4	13,8	1,9	006	10/10 lm
32	M	24,7	12,7	1,6	418	7 lb
32	M	24,0	13,3	1,6	307*	9b-10b lm
37	F	27,5	14,0	2,2	080*	8 lm
41	M	25,0	/	1,4	X01	/
45	M	25,8	13,2	1,6	1040*	10b/9 lm
45	F	26,7	14,6	1,8	1021	3/8 lb
46	M	25,4	13,0	1,7	070	8/8 lm
48	F	26,8	13,8	1,7	4059	7/6 lb
52	M	25,7	13,2	1,7	405	6/1 lm
52	M	25,0	12,9	1,7	406	8/6 lm
55	M	25,8	12,9	1,8	1050	10/10 lb
55	M	26,8	13,3	1,8	026*	6/3 lb
55	F	28,3	14,3	/	1090	4/1 lm
55	M	24,1	12,7	1,5	X06	9/9 lb
56	M	24,4	13,0	1,6	080*	10/1 lb
56	F	24,5	13,1	1,5	509	10/1 lm
56	F	25,5	14,1	1,4	034	3/9 lm
56	F	25,1	13,2	1,9	118	10b/6 lm
56	F	24,4	13,2	1,5	213	6/10 lm

56	M	25,9	13,2	2,0	638	8/3 lb
57	F	24,9	13,0	1,8	1080	7 lm
57	F	27,5	14,5	2,0	091	/
58	F	27,9	14,4	2,1	096	1/10 lm
58	M	25,2	13,3	1,4	J01	/
58	M	25,0	13,3	1,6	307*	4/9 lm
59	F	27,9	14,4	2,3 (ovos)	5071	10 lm
59	F	27,9	14,5	2,5 (ovos)	003*	8/7 lb
60	M	24,5	13,0	1,5	090	9b/8 lb
60	M	24,7	13,0	1,6	203	6/3 lm
60	M	24,3	12,7	1,6	099	3/1 lb
60	M	25,6	13,7	1,8	X07	3 lb
60	F	26,1	14,3	1,8	6091	9b/1 lm
60	F	24,4	13,4	1,5	507	6/6 lb
60	M	24,5	13,0	1,6	090	9/9 lb
61	F	26,9	14,2	2,4	102	10/3 lm
62	F	27,6	14,2	1,7	407	1/10b lm
62	F	27,0	13,8	2,3	073	3 lm
64	F	26,1	14,3	1,7	X03	8/8 lb
64	F	26,7	14,1	1,7	031	/
64	F	28,3	15,0	2,5 (ovos)	018	8/7 lm
66	F	27,3	14,6	1,9	495	3/8 lm
68	F	28,0	14,0	2,2	708	10/8 lm
68	F	29,0	15,0	2,0	3059	3/7 lb
68	F	25,1	13,4	1,4	069	1/9b lb
68	F	25,1	14,3	/	095	3/10b lm
71	M	25,7	13,6	1,7	055	9b/10 lb
74	F	26,5	14,5	/	087	10b/9b lm
76	M	24,8	13,1	1,6	4063	6/6 lb
78	F	27,1	13,6	2,0	305	6 lm
78	M	24,8	13,1	1,5	705	9/10 lb
79	F	27,1	14,4	/	089	10b/8 lm
80	M	24,4	13,3	1,8	052	3/3 lb
80	M	25,0	13,1	1,6	506	/
85	M	24,5	12,5	1,4	D01	6/8 lb

88	F	27,0	14,9	2,3	074	1/1 lm
89	M	25,1	13,0	1,4	067	2b lm
93	M	24,8	12,7	1,7	2036	1/3 lb
95	F	24,8	13,4	1,5	314	1 lb
95	F	26,1	14,0	1,9	207	8/10b lm
95	M	25,0	13,2	1,5	024	6 lb
96	M	25,1	13,4	1,6	1020	9 lm
97	F	27,0	13,8	1,7	526	9b/3 lm
100	M	24,4	12,6	1,5	2031	7/10 lb
100	F	26,5	13,8	1,9	4079	4/8 lb
100	M	25,8	13,1	1,8	233	10b/7 lm
101	M	25,4	13,1	1,4	027	10/10b lm
101	F	27,6	14,3	1,9	425	7/9 lm
104	M	23,8	12,9	1,5	001	9/7 m
104	M	24,0	13,1	1,6	103	6/6 m
106	F	26,2	14,2	1,9	010*	8/6 lb
106	F	27,7	14,1	2,0	104	1/1lb
108	M	24,5	13,2	1,7	324	9b/9b lb
108	M	24,9	13,3	1,5	X08	10/9 lm
109	M	25,6	13,2	1,5	1070	1/4 lm
110	M	24,6	12,9	1,6	017*	8 lb
113	M	25,2	13,0	1,6	1031	9b/9b lm
115	M	26,8	13,1	1,7	536	9 lb
115	M	24,7	13,1	1,5	075	9/9 lm
116	M	25,2	13,5	1,6	1032	7 lb
116	F	24,4	12,5	1,6	097	6/6 lb
118	M	26,2	13,3	1,8	3051	4/8 lm
119	F	26,2	13,3	1,8	004	1/9b lm
120	M	26,8	13,5	1,7	106	2 lm
120	F	26,0	13,5	1,6	098	1/9 lb
120	M	25,7	13,6	1,8	086	4/6 lm
121	M	25,0	13,0	1,6	537	4 lb
124	F	27,0	14,0	1,6	82	10b/3 lm
126	M	25,5	13,6	1,8	017*	/
128	M	24,5	12,7	1,6	2051	10/3 lb

128	M	25,9	13,4	1,7	1042	1/6 lb
128	M	27,0	13,2	1,9	4053	7/6 lm
131	M	26,0	12,5	1,6	064	4/5 lm
136	M	26,5	/	2,0?	013	/
136	F	27,1	/	2,0	066	/
136	F	28,8	/	2,5	304	/
136	F	27,9	/	2,1	015	/
143	F	28,5	/	2,5	021	/
143	F	28,3	/	2,1	012	/
143	M	26,9	13,3	1,5	026*	2b/10 lb

APÊNDICE D

Distribuição das frequências das atividades realizadas por 32 indivíduos de *Hylodes* sp.n., num período de uma hora de observação, na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP).

Código	Atividade																			
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T
6	28.2	8.7	0.0	12.6	17.5	0.0	1.0	0.0	2.9	1.0	1.9	1.9	0.0	1.0	0.0	0.0	2.9	11.7	7.8	1.0
20	8.8	0.0	0.0	0.0	0.0	8.8	2.9	0.0	0.0	0.0	5.9	0.0	2.9	2.9	0.0	0.0	8.8	23.5	29.4	5.9
29	82.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.3	2.6	5.1
32	69.9	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.7	0.0	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.2	9.6	5.5
70	91.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.2	2.8	1.4
103	11.5	10.7	0.0	4.1	5.7	0.0	0.0	0.0	8.2	0.0	32.8	0.0	5.7	0.0	1.6	0.8	0.0	6.6	8.2	4.1
106	26.7	15.0	0.0	0.8	2.5	0.0	0.0	0.0	3.3	2.5	18.3	0.0	0.0	2.5	0.0	0.8	3.3	10.8	10.0	3.3
132	20.8	35.8	0.0	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.3	5.7	18.9
203	8.5	19.8	0.9	0.9	3.8	3.8	0.9	1.9	5.7	3.8	13.2	0.0	1.9	0.9	0.0	0.9	3.8	19.8	9.4	0.0
324	7.8	13.3	0.0	5.6	3.3	0.0	0.0	0.0	11.1	2.2	18.9	0.0	0.0	1.1	0.0	3.3	2.2	17.8	8.9	4.4
405	25.6	26.3	0.0	6.8	6.0	0.0	0.0	0.0	8.3	0.8	2.3	3.8	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	10.5	4.5	4.5
406	42.2	3.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.0	0.0	1.6	0.0	1.6	1.6	26.6	9.4	12.5
418	34.1	7.4	0.7	1.5	2.2	1.5	0.0	0.0	6.7	0.0	16.3	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	16.3	9.6	3.0
608	10.5	8.3	5.2	13.5	13.1	1.7	0.0	4.8	2.6	0.9	11.8	0.4	0.9	0.0	0.4	0.9	3.1	11.4	6.1	4.4
J01	61.5	3.8	0.0	6.4	5.1	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.0	6.4	2.6
X01	6.5	11.5	4.6	18.8	8.0	5.7	0.0	0.0	11.9	2.7	11.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.4	11.9	6.5	0.0
X06	88.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.3	1.9	0.0
X07	37.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	0.0	35.6	16.9	8.5
017a	14.0	8.0	9.3	1.3	4.7	0.0	0.0	0.0	8.0	0.7	8.7	0.0	0.0	2.0	0.0	0.7	5.3	17.3	16.7	3.3
017b	95.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	1.3	0.0
003	14.7	13.6	0.3	6.4	12.2	0.0	0.0	0.3	4.2	1.9	29.4	0.0	0.3	0.8	0.0	0.0	0.0	6.7	6.9	2.2
3042	60.2	4.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	4.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	12.5	8.0	6.8
080a	33.6	31.9	0.0	3.4	0.8	0.0	0.0	0.0	3.4	0.0	7.6	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.9	7.6	4.2
AA	84.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.3	0.0	7.7	5.1	1.3
CC	51.5	4.4	0.0	5.9	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.5	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	25.0	4.4	4.4
DD	97.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	0.0	0.0
JJ	40.5	6.9	0.0	1.2	0.6	3.5	0.0	0.0	1.2	1.2	20.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14.5	3.5	6.4
KK	7.8	9.1	0.0	3.9	2.6	1.3	2.6	0.0	1.3	0.0	2.6	9.1	0.0	0.0	0.0	1.3	3.9	28.6	11.7	14.3
LL	17.9	19.6	0.0	5.4	3.6	0.0	0.0	0.0	1.8	3.6	8.9	1.8	0.0	1.8	0.0	0.0	1.8	21.4	3.6	8.9
MM	37.9	12.1	0.8	1.6	0.8	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	1.6	0.8	2.4	0.0	0.0	0.8	0.8	23.4	7.3	8.9
PP	53.5	7.0	0.0	9.3	5.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.2	2.3	4.7	0.0	0.0	0.0	0.0	10.5	3.5	2.3
QQ	22.4	13.8	0.0	12.1	7.8	0.0	0.0	0.0	1.7	0.9	22.4	0.0	1.7	0.0	0.0	0.9	0.0	6.0	5.2	5.2

Observação: as letras maiúsculas representam indivíduos não identificados.

APÊNDICE C

Trecho extraído de uma observação com 2 horas de duração sobre atividade de um macho de *Hylodes* sp.n. que realizava *displays* visuais (indivíduo não identificado). (VL) vocalização longa; (PD) elevação da pata direita; (PE) elevação da pata esquerda, (DD) movimentação dos dedos das patas posteriores; as letras separadas por um traço indicam que os comportamentos foram realizados concomitantemente.

hora	atividade
11h13m04s	vocalização longa - elevação pata direita e esquerda
11h13m28s	PD-VL
11h13m42s	DD
11h13m48s	VL-PD-PE
11h14m12s	PE-PD
11h14m52s	DD; VL
11h15m24s	PD-PE-VL
11h15m38s	DD
11h15m42s	PD-PE-VL
11h16m05s	DD; VL-PD-PE
11h16m23s	dá um pequeno salto; PD-PE-VL
11h16m37s	DD;
11h16m47s	PE-PD-VL
11h17m14s	PD-VL
11h17m34s	DD; PE-PD-VL
11h17m49s	DD; se vira para a esquerda; VL-PD-PE
11h18m14s	DD; PD-PE-VL
11h18m40s	DD; PD-PE-VL
11h19m03s	DD; se ajeita na pedra; VL-PE-PD
11h19m19s	PE-PD-VL; DD; se move para a direita; VL-PE
11h19m20s	PD-PE-VL
11h21m07s	VL; dá um giro de 180° para a esquerda
11h21m24s	PE-PD-VL
11h21m39s	DD; VL-PD-PE
11h22m13s	DD; PE-PD-VL
11h22m30s	PE-VL
11h22m43s	DD
11h22m50s	PE-PD-VL
11h23m13s	PD-PE-VL

11h23m?	DD; se vira 90° para a direita
11h23m35s	PD-PE-VL
11h23m48s	PD; dá um “chute” com a pata esquerda posterior; VL
11h24m09s	PE-VL
11h24m32s	DD; PD-VL
11h24m49s	DD
11h25m01s	PE-PD-VL
11h25m20s	DD; VL-PD
11h25m32s	dá “socos” no ar com as duas patas anteriores
11h25m48s	PD-VL
11h26m12s	VL
11h26m37s	PD-PE-VL
11h27m01s	PD-VL
11h27m22s	VL
11h27m37s	DD
11h27m44s	PE; VL
11h28m06s	PD-VL
11h28m23s	se vira 90° para direita
11h28m46s	se vira 90° para a esquerda
11h28m53s	VL
11h29m04s	DD
11h29m21s	PD-PE-VL
11h29m53s	se vira 90° para a direita; PE-VL
11h30m26s	VL
11h30m56s	VL
11h31m50s	VL
11h32m16s	pula à frente (sumiu de vista)
11h37m12s	avistado na borda de uma pedra, próximo a água
11h37m44s	sobe mais na pedra; VL
11h38m20s	VL
11h38m48s	VL
11h39m19s	VL
11h39m07s	indivíduo desaparece novamente
11h43m22s	avistado na mesma pedra, com o dorso na água
11h45m25s	desapareceu novamente
11h50m27s	reaparece na mesma pedra
11h51m03s	sobe mais na pedra e pula para a pedra onde estava vocalizando
11h51m20s	VL

11h51m36s	VL
11h52m06s	VL
11h52m27s	VL
11h52m37s	DD
11h52m46s	DD; VL
11h52m58s	DD; VL
11h53m17s	VL
11h53m34s	VL
11h54m02s	VL-PD
11h54m17s	VL
11h54m39s	DD
11h54m43s	PD-VL
11h54m57s	se vira 180° para a direita; VL-PE
11h55m24s	PE-VL
11h55m39s	PD-PE-VL
11h56m15s	VL
11h56m43s	se ajeita, caminha a frente, pula para outra pedra
11h56m59s	VL
11h57m27s	mergulha na água e entra em uma pequena toca submersa
12h00m?	reaparece
12h01m52s	mergulha novamente
12h04m46s	retorna à pedra
12h06m27s	VL (vocaliza bem baixinho)
12h07m08s	mergulha novamente
12h09m?	retorna
12h11m42s	mergulha
12h17m30s	retorna
12h19m04s	mergulha
12h24m24s	retorna
12h26m02s	se vira 90° para a esquerda
12h26m16s	mergulha
12h31m05s	retorna à pedra
12h33m01s	mergulha
12h35m50s	retorna
12h36m08s	sobe mais na pedra; VL
12h36m28s	VL
12h37m13s	se vira em direção à água
12h37m20s	mergulha

12h45m45s	retorna à pedra
12h46m06s	DD; VL
12h46m18s	DD; retorna para a pedra inicial
12h46m30s	VL
12h46m42s	VL. A partir daqui o indivíduo retoma suas vocalizações e exibições visuais até as 13h07m55s, quando novamente se dirige para sua toca submersa.

APÊNDICE E

Seqüência cronometrada dos comportamentos exibidos por um casal de *Hylodes* sp.n., que levou à desova. Trata-se do macho 017 que manteve sua área domiciliar na altura do ponto 110 do riacho (CRA = 24,6 mm ;Tíbia = 12,9 mm; AD = 1,58 m²) e da fêmea 089, cuja área domiciliar se localizava na altura do ponto 79 do riacho (CRA = 27,1 mm.; Tíbia = 14,4 mm; AD = 0,92 m²).

(VL) vocalização longa; (PD) elevação da pata direita; (PE) elevação da pata esquerda, (DD) movimentação dos dedos das patas posteriores; (Ho) sentido horário e (AH) anti-horário; as letras separadas por um traço indicam que os comportamentos foram realizados concomitantemente.

hora	atividade
13h16m57s	na altura o ponto 110m, macho abre as patas para trás; DD
13h17m03s	DD
13h17m08s	se ergue nas quatro patas; dá um passo a frente; dá um giro de 90° Ho
13h18m05	VL
13h18m24s	dá um passo 45° Ho
13h18m?	estende as patas posteriores e recolhe-as
13h18m30s	PD-VL
13h18m59s	VL
13h19m36s	VL
13h20m11s	uma fêmea aparece nas proximidades do macho
13h20m16s	dá um passo a frente
13h21m24s	VL
13h22m00s	a fêmea se vira em direção ao macho (90° Ho)
13h23m50s	fêmea se vira 45° AH
13h23m?	fêmea salta 20 cm (direção 45° AH), se aproximando do macho
13h24m01s	VL (a fêmea está na frente do macho)
13h24m08s	a fêmea dá um passo a frente
13h24m15s	o macho se vira para ela; DD
13h24m?	fêmea dá mais um passo a frente, subindo o riacho
13h24m28s	a fêmea sobe mais 20 cm e se vira 90° AH; o macho vocaliza
13h24m42s	macho dá dois passos para trás, eleva a região posterior do corpo 3 vezes
13h24m46s	salta (25 cm) para a pedra onde está a fêmea; VL-PD
13h24m54s	fêmea dá mais um passo subindo o riacho
13h25m01s	fêmea salta 90° Ho; o macho sobe atrás dela
13h25m31s	fêmea se vira 90° AH

13h25m35s	VL
13h26m02s	macho abre as patas posteriores para trás e dá um passo a frente
13h26m05s	macho salta 10cm a frente
13h26m09s	sobe na pedra onde está a fêmea (direção 135° AH)
13h26m30s	VL
13h26m39s	macho dá mais um passo a frente; VL
13h26m50s	macho se vira 90° AH; VL
13h27m01s	PE (a fêmea está atrás do macho, mas não está muito visível)
13h27m10s	macho dá um passo a frente e VL-PE
13h27m27s	macho se vira 90° Ho
13h27m32s	macho se vira 45° Ho, mais 45o Ho
13h27m39s	macho se vira 135° AH
13h27m44s	macho dá um passo 90° AH; PE-VL-PE
13h27m57s	DD
13h28m01s	PE
13h28m03s	VL
13h28m19s	macho dá dois passos para trás; VL-PE-PD
13h28m30s	DD
13h28m39s	DD
13h28m42s	macho eleva a região posterior do corpo
13h28m46s	macho se vira 45° AH
13h28m48s	macho dá um passo; VL-PE-PD
13h29m08s	PE-VL-PD
13h29m34s	a fêmea dá um passo a frente e fica mais visível
13h29m37s	o macho se aproxima da fêmea e vocaliza duas vezes, bem próximo a ela
13h29m40s	vocaliza mais duas vezes seguidas
13h30m06s	VL
13h30m11s	macho vai mais a frente, mais próximo à fêmea e vocaliza duas vezes seguidas
13h30m23s	vai mais à frente, VL
13h30m36s	macho se vira 135° Ho
13h30m39s	VL
13h30m54s	vai para perto da fêmea
13h30m58s	se afasta da fêmea, sentido 45° AH; PE
13h31m02s	DD
13h31m09s	VL-PE-PD (virado 45° Ho)
13h31m19s	DD
13h31m28s	se vira 45° Ho; DD

13h31m32s	PE-PD
13h31m39s	caminha direção 45° Ho; VL-PD-PE
13h31m48s	se vira 90° AH
13h31m51s	se vira 90° AH; VL-PE
13h32m11s	PD
13h32m24s	PE-VL-PD
13h32m42s	PE
13h32m53s	PD-VL
13h33m01s	PD
13h33m06s	DD
13h33m14s	a fêmea salta a frente
13h33m15s	PE-VL-PD
13h33m28s	fêmea dá mais um passo
13h33m39s	macho vai em direção à fêmea
13h33m43s	macho salta e fica atrás da fêmea a 5 cm de distância
13h33m48s	vai caminhando perto da fêmea ; VL-PD-PE
13h34m16s	PE; VL
13h34m40s	macho dá um passo para trás
13h34m50s	PE-VL
13h35m12s	macho se vira 90° Ho
13h35m28s	VL
13h35m44s	macho se vira 45° Ho
13h35m54s	macho se vira 45° AH; VL-PD
13h36m02s	macho se vira 90° AH em direção à fêmea
13h36m18s	macho eleva a região posterior do corpo e senta novamente
13h36m20s	VL-PE
13h36m35s	macho eleva a região posterior do corpo; dá dois passos pequenos
13h36m44s	macho pula por cima da fêmea e fica acima dela a 5cm de distância
13h36m53s	VL
13h37m11s	macho se vira 90° Ho, e vai descendo próximo a ela
13h37m13s	vocaliza muito próximo à fêmea (no focinho dela)
13h37m36s	VL
13h37m52s	VL
13h38m06	VL
13h38m17s	macho dá um passo para trás
13h38m18s	VL
13h38m45s	se eleva um pouco sobre as patas; VL (ainda bem próximo à fêmea)
13h39m08s	se mexe um pouco para trás

13h39m19s	macho vai mais para perto da fêmea e vocaliza
13h39m42s	se aproxima mais da fêmea
13h39m59s	toca a fêmea com o focinho 4 a 4 vezes seguidas
13h40m05s	fica próximo a ela
13h40m?	se afasta um pouco da fêmea em direção 45° AH
13h40m26s	VL
13h40m44s	VL
13h41m20s	VL
13h41m51s	macho salta 40 cm a frente e se vira 45° AH
13h42m16s	macho se vira 90° AH
13h42m23s	VL
13h42m34s	PE
13h42m39s	a fêmea salta na pedra onde está o macho
13h43m06s	a fêmea se aproxima mais do macho
13h43m19s	macho salta 20cm à frente, subindo o rio
13h43m24s	continua subindo o rio
13h43m38s	a fêmea se vira para o macho
13h43m55s	a fêmea salta atrás do macho e fica a 1cm de distância atrás dele
13h44m24s	a fêmea dá mais um pequeno passo atrás do macho
13h45m19s	o macho se vira para a fêmea
13h45m30s	o macho toca a fêmea mais duas vezes e se vira novamente olhando à montante
13h45m40s	macho dá um passo a frente
13h45m43s	macho salta uns 15cm à frente; a fêmea segue o macho
13h45m53s	macho se vira 45° Ho
13h46m33s	fêmea dá um passo à frente
13h46m51s	PE
13h46m53s	fêmea pula na pedra logo atrás do macho, a 2cm de distância
13h48m36s	macho dá um passo a frente
13h48m44s	macho sobe mais o rio
13h48m49s	VL (vocaliza por apenas 1 segundo)
13h49m05s	a fêmea segue o macho bem de perto
13h50m55s	o macho pula para a água
13h51m02s	a fêmea pula para a água atrás do macho
13h51m41s	ambos estão próximos embaixo d'água
13h51m56s	a fêmea segue o macho embaixo d'água, contornando uma pedra
13h52m09s	o macho segue à frente embaixo d'água e é seguido pela fêmea
13h52m39s	ficam um virado de frente para o outro

13h52m56s	o macho segue em frente, e a fêmea segue atrás, ele entre numa fresta, embaixo de uma pedra
13h54m59s	a fêmea está atrás dele, e entra também na fresta
13h55m55s	FUI BUSCAR UM COPO PARA PODER VISUALIZÁ-LOS MELHOR SUBMERSOS
13h57m40s	a fêmea está do lado de fora da fresta; o macho sai um pouco e cava com as patas posteriores, a fêmea espera do lado de fora
13h58m20s	o macho entra na fresta e a fêmea entra um pouco atrás dele
13h58m55s	ambos estão no interior do possível ninho
14h23m25s	após 24 min e 30 seg submersos ambos aparecem fora do ninho, um em cima do outro, aparentemente o macho saiu debaixo da fêmea, a fêmea se afasta um pouco
14h23m48s	o macho se volta para a entrada do ninho
14h24m13s	macho tenta entrar na fresta novamente; a fêmea está próxima à entrada
14h24m20s	macho tenta entrar na fresta
14h24m39s	macho tenta entrar novamente
14h24m55s	a fêmea se afasta mais da entrada
14h25m06s	o macho se vira de costas para a entrada do ninho
14h25m20s	macho se vira novamente para a entrada
14h25m34s	macho tenta entrar novamente pela fresta
14h25m47s	o macho fica de lado para a entrada
14h25m57s	macho tenta cavar com as patas
14h26m02s	macho se vira de costas para a entrada
14h26m08s	macho cava, aparentemente tentando fechar a entrada do ninho
14h26m20s	se vira para a entrada
14h26m25s	tenta entrar no ninho
14h26m40s	fica bem de frente para a abertura do ninho
14h27m00s	tenta entrar novamente
14h27m05s	se vira de costas para a entrada
14h27m15s	se vira novamente e tenta entrar de novo
14h27m34s	tenta entrar de novo
14h27m40s	se vira de lado
14h27m45s	empurra areia e pedrinhas com as patas
14h28m50s	se vira para a entrada
14h29m04	tenta entrar
14h29m?	fica de lado para a entrada
14h29m35s	tenta entrar
14h29m45s	a fêmea não está mais visível na água

14h29m59s	tenta entrar
14h30m22s	tenta entrar
14h30m34s	cava de costas para a entrada, empurrando pedrinhas
14h30m45s	continua cavando com as patas anteriores e traseiras
14h30m50s	se vira para a entrada
14h30m59s	tenta entrar
14h31m13s	se vira de costas
14h31m15s	vai cavando, empurrando pedrinhas para a entrada
14h31m28s	cava com as patas anteriores bem rápido
14h31m30s	cava com as patas anteriores de novo, uma de cada vez
14h31m35s	cava com as patas posteriores, fechando a entrada
14h31m42s	cava com patas anteriores e traseiras
14h31m51s	se afasta da entrada
14h32m01s	tenta entrar novamente
14h32m09s	fica de frente para a entrada
14h32m33s	fica de lado
14h32m39s	eleva a região posterior do corpo, ainda de lado para a entrada
14h32m43s	se vira de costas para a entrada e cava com patas anteriores e traseiras
14h32m52s	se vira de lado
14h33m03s	se afasta um pouco (a correnteza quase o arrasta)
14h33m56s	tenta entrar novamente
14h34m11s	tenta entrar
14h34m17s	se vira de costas, cava com as patas anteriores e traseiras
14h34m37s	tenta entrar de novo
14h35m19s	a fêmea sai da água e fica próximo a mim
14h35m34s	macho está de frente para a entrada
14h36m28s	a fêmea é coletada e foi observado que desovou, sendo solta logo em seguida
14h36m39s	macho fica de costas para a entrada do ninho
14h38m27s	se vira de lado
14h38m31s	se vira de frente
14h38m44s	se vira de lado
14h38m49s	cava com a pata dianteira tentando ainda fechar a entrada do ninho
14h38m53s	se vira de costas, cava novamente com as patas posteriores
14h39m09s	se afasta da entrada (é quase carregado novamente pela correnteza)
14h39m24s	se volta para a entrada
14h39m43s	tenta entrar
14h39m47s	se vira de costas
14h39m52s	cava bem rápido com as patas anteriores empurrando areia para a entrada

14h39m57s	cava bem rápido novamente
14h39m59s	cava com as patas posteriores
14h40m00s	cava novamente com as patas posteriores, empurrando pedrinhas para a entrada
14h40m	se afasta da entrada. A partir daqui, o macho permanece tentando fechar a entrada do ninho submerso, onde ocorreu a desova até 14h49m00s, quando sai da água e permanece nas proximidades vocalizando (VL), mexendo os dedos (DD) e dando pequenos giros no local, até 15h25m.