Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"
Centro de Energia Nuclear na Agricultura

Organização acústica e microespacial de agregações reprodutivas de anfíbios anuros da Mata Atlântica: competição ou confusão?

Lucas Rodriguez Forti

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Ciências. Área de concentração: Ecologia Aplicada

Piracicaba
2013

Lucas Rodriguez Forti
Biólogo

Organização acústica e microespacial de agregações reprodutivas de anfíbios anuros da Mata Atlântica: competição ou confusão?

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador: Prof. Dr. **JAIME BERTOLUCI**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Ciências. Área de concentração: Ecologia Aplicada

Piracicaba
2013

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - ESALQ/USP

Forti, Lucas Rodriguez
Organização acústica e microespacial de agregações reprodutivas de anfíbios anuros da Mata Atlântica: competição ou confusão? / Lucas Rodriguez Forti. - - versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011. - - Piracicaba, 2013.
106 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 2013.

1. Comunidades 2. Diferenciação de nicho 3. Anura 4. Bioacústica 5. Modelos nulos I. Título

CDD 597.6
F741o

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

Para produzir uma tese é necessário fé, força e paciência, as principais virtudes que vejo em meu pai (Luiz Antônio Forti), a quem dedico este trabalho.

Também dedico a toda a minha família e à minha noiva
Anna Bárbara

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Jaime Bertoluci pela orientação, apoio e amizade. Ainda sou grato a ele por diversas coisas. Nossas conversas me deram suporte para um raciocínio biológico mais evolutivo, que certamente foi essencial para a formulação de minha tese. Nossa convivência também fez amadurecer o início de minha carreira como docente. Também agradeço pelas nossas preciosas discussões, que sempre foram além da Biologia, por muitas vezes passamos por Dostoievski, Faulkner e acabamos em Woody Allen. Grande aprendizado, meu caro!

Ao Prof. Dr. Flávio Bertin Gandara Mendes e ao Prof. Dr. Hilton Tadeu Zarate pelas valiosas sugestões feitas ao projeto que gerou essa tese. Ao amigo Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva pelo apoio e críticas feitas a uma versão preliminar da tese.

Sou grato a minha família pelo apoio, em especial a minha mãe Maria Concepción Rodriguez Forti e meu pai Luiz Antônio Forti, que, sem sombra de dúvida, representaram minha fortaleza durante toda minha formação humana e profissional.

Agradeço minha noiva, Anna Bárbara Bella Sanchez, pelo carinho, pelo amor, pelo apoio e por encher meu coração de felicidade e desafiar-me na vontade de querer ir mais longe!

Ao amigo Fabio Miguel Martins por simplesmente ter sido meu braço direito perante os quase cinco meses de duração de meu trabalho de campo. Agradeço pelo esforço, dedicação e lealdade. Foram 53 noites “alimentando os pernilongos” nos brejos por ai e aproximadamente 5500 km rodados pelas estradas paulistas! Serei eternamente grato pelo teu suporte!

Ao grande amigo Leonardo Ramos Adriano (Vakulão) pelo apoio em diversas fases de meu doutorado. Aos amigos Vitor Hugo de Campos Fonseca (Votor), Thais Petrochelli Banzato (Tatá), Gabriel Gomes Marcos (Guela), Leonardo Caviola (Pinguim), João Afrânio (Jokão), Lucas Souza Delitti (Bodão) e Daniel Bonatto pelo auxílio nos trabalhos de campo.

Agradeço também aos amigos e parceiros de pós-graduação Rodrigo de Jesus da Silva, Thiago Simon Marques (Salmão), Vívian Maria de Faria Nasser Vilela (Vilinha), Miguel Angel Quimbayo Cardona (Colômbia) e Claudiney Bardini Júnior pelo convívio frutífero.
Ao amigo Dr. Victor G. Dill Orrico por auxílio na identificação de alguns espécimes.
Agradeço ainda a uma lista grande de pessoas, que não caberia aqui e por isso não foram mencionadas, mas contribuíram de alguma forma com meu trabalho e deram suporte durante esse período de minha vida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa de doutorado e auxílio financeiro para realização da pesquisa que gerou essa tese.

Ao Instituto Chico Mendes e Instituto Florestal pelo suporte e concessão de licença para realização do projeto de pesquisa referente a essa tese.

À todos os gestores e pessoal que deram suporte à esse trabalho das unidades de conservação Estação Biológica de Boracéia (Universidade de São Paulo), Parque Estadual Intervales, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Parque Estadual da Serra

do Mar – Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Ilha do Cardoso e Estação Ecológica Juréia-Itatins.

Ao Programa Interunidades de Ecologia Aplicada e nossa dedicada secretária Mara Casarin!

SUMÁRIO

RESUMO 9
ABSTRACT 11
LISTA DE FIGURAS 13
LISTA DE TABELAS 19
1 INTRODUÇÃO 21
2 MATERIAL E MÉTODOS 25
2.1 Área de estudo 25
2.2 Coleta de dados 28
2.3 Análise de dados 28
3 RESULTADOS 33
3.1 Espécies registradas 33
3.2 Padrão de ocupação do ambiente acústico 35
3.3 A divergência em propriedades acústicas pode facilitar a distinção de espécies em ambientes reprodutivos com ricas agregações? 37
3.4 Padrão de ocupação do gradiente vertical como sítios de vocalização 38
4 DISCUSSÃO..... 43
4.1 Espécies registradas 43
4.2 Padrão de ocupação do ambiente acústico 43
4.3 A divergência em propriedades acústicas pode facilitar a distinção de espécies em ambientes reprodutivos com ricas agregações 47
4.4 Padrão de ocupação do gradiente vertical como sítios de vocalização 48
5 CONCLUSÕES 51
REFERÊNCIAS 53
APÊNDICES 65

RESUMO

Organização acústica e microespacial de agregações reprodutivas de anfíbios anuros da Mata Atlântica: competição ou confusão?

A competição interespecífica pode representar uma força importante na determinação da distribuição e da abundância de organismos na natureza. Comunidades naturais compostas por espécies que utilizam o mesmo recurso de forma semelhante supostamente são estruturadas pela competição interespecífica. Tal força interativa no decorrer da evolução pode ter levado à diferenciação de nicho entre os competidores no passado, sendo esse fator relevante para explicar a coexistência de espécies ecologicamente similares. As comunidades reprodutivas de anuros tropicais são caracterizadas por alta diversidade e grande sobreposição espacial de espécies, por isso representam um ótimo modelo de estudo para avaliar o papel da competição em escala local. Nessas comunidades reprodutivas a alta densidade de machos de diferentes espécies em atividade de vocalização poderia causar problemas de comunicação intraespecífica por interferência acústica. Por essa razão, considerando a hipótese de que o ambiente acústico pudesse ser partilhado, os pesquisadores vêm avaliando, na grande maioria das vezes de forma empírica, estratégias que as espécies de anuros podem empregar para reduzir a competição por canais acústicos no interior da comunidade, como a separação espectral (uso de diferentes faixas de frequência) e a diferenciação de uso espacial e/ou temporal. Nesse contexto, no presente trabalho estudei agregações de anuros formadas em 16 ambientes reprodutivos de seis localidades de Mata Atlântica do estado de São Paulo, com o principal objetivo de testar, por meio de modelos nulos, se ocorre partilha de nicho acústico e espacial entre as espécies. Foram gravados os cantos de anúncio dos machos de cada espécie presente nos ambientes reprodutivos, e seus sítios de vocalização foram caracterizados quanto à natureza e altura do substrato. Os testes por modelos nulos não evidenciaram qualquer padrão, tanto na ocupação do ambiente acústico como na distribuição no gradiente vertical. A propriedade acústica temporal “duração de canto” não reduziu a sobreposição espectral das espécies no ambiente reprodutivo, e é possível que as fêmeas, da grande maioria das espécies, localizem seus parceiros em agregações heteroespecíficas com base na frequência dominante e não sofram prejuízo com a interferência acústica. Contudo, essa é uma hipótese que ainda deve ser testada dentro das agregações reprodutivas de anuros da Mata Atlântica. Os resultados, de maneira geral, corroboraram a ideia de que fatores abióticos, heterogeneidade ambiental e diversidade filogenética podem ser mais importantes para explicar a ocorrência de espécies nas ricas agregações de anuros na Mata Atlântica.

Palavras-chave: Comunidades: Diferenciação de nicho; Anura; Bioacústica; Modelos nulos

ABSTRACT

Acoustic and micro-spatial organization of reproductive anurans aggregations from Atlantic forest: competition or confusion?

Interspecific competition may represent a relevant force determining the distribution and abundance of organisms in nature. Natural communities composed by species that use the same resource in a similar fashion are, supposedly, structured by interspecific competition. This interactive force in the course of evolution may have led to niche differentiation among competitors in the past, and this is a relevant factor to explain the coexistence of ecologically similar species in the same habitat. Reproductive aggregations of tropical frogs are characterized by high diversity and large spatial species overlap, therefore they represent an excellent model to evaluate the importance of competition on local scale. In these communities the high density of breeding males of different species in calling activity could cause a masking effect on intraspecific acoustic communication. Therefore, considering the hypothesis that the acoustic environment could be shared, researchers have been evaluating, in most cases empirically, strategies employed by frogs to reduce competition for acoustic channels within the community, as the spectral separation (using different frequency bands) and spatial and/or temporal segregation. In this context, this paper studied the formation of anuran reproductive aggregations in 16 aquatic breeding sites belonging to six localities in the Atlantic Forest in the state of São Paulo, with the main objective of testing, using null models, whether niche partitioning occurs between species, considering spectral and spatial occupancy. It were recorded the advertisement calls of males from each species present in breeding sites, and their calling sites were characterized by their nature and height of the calling substrate. Tests for null models showed absence of significant patterns both on acoustic domain and the distribution on vertical gradient. Call duration did not reduce the species spectral overlap in the breeding sites and it is possible that reproductive females locate their specific males in heterospecific aggregations based on dominant frequency and not suffer with masking effect on acoustic communication. However, this is a hypothesis that should be tested within the anuran breeding aggregations in the Atlantic forest. All results support the idea that other factors, such as abiotic conditions, environmental heterogeneity and phylogenetic diversity, may be more decisive to explain the occurrence of species in the rich aggregations of breeding frogs in the Atlantic forest.

Keywords: Communities; Niche segregation; Anura; Bioacoustics; Null Models

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Ambientes onde as agregações reprodutivas de anuros foram estudadas. Estação Biológica de Boracéia (a, b, c), Parque Estadual Intervales (d, e, f), Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (g, h), Parque Estadual da Ilha do Cardoso (i, j), Estação Ecológica Juréia-Itatins (l, m, n) e Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba (o, p, q). 27

Figura 2 - Tamanho do efeito (força do padrão de ocupação no ambiente acústico) medido para cada agregação de espécies, por data, em diferentes ambientes reprodutivos de seis localidades da Mata Atlântica do estado de São Paulo. A linha vermelha representa o limite de tamanho de efeito para recusar a hipótese nula. As colunas que ultrapassam a linha vermelha são comunidades com padrões estatisticamente significativos (p<0,05) 36

Figura 3 - Interação entre as frequências máxima (1) e mínima (2) e a duração do canto na agregação de 11 espécies formada no dia 15 de janeiro de 2011 em ambiente reprodutivo na Estação Biológica de Boracéia. As letras representam as seguintes espécies: a- *Aplastodiscus leucopigyus*; b- *Dendropsophus elegans;* c- *D. minutus*; d- *Hypsiboas bischoffi*; e- *H. faber;* f- *H. pardalis*; g- *H. polytaenius*; h- *Leptodactylus marmoratus*; i- *Physalaemus cuvieri*; j- *P. olfersi*; l- *Scinax hayii*..... 38

Figura 4 - Tamanho do efeito (força do padrão de ocupação no gradiente vertical) medido para cada agregação, por data, em diferentes ambientes reprodutivos de seis localidades da Mata Atlântica do estado de São Paulo. A linha vermelha representa o limite de tamanho de efeito para recusar a hipótese nula. As colunas que ultrapassam a linha vermelha são comunidades com padrões estatisticamente significativos (p<0,05)..... 39

Figura 5 - Efeito do comprimento rostro-cloacal (CRC) médio sobre a altura máxima atingida como sítio de vocalização no gradiente vertical, considerando 28 diferentes espécies de anuros da família Hylidae registradas nos 16 ambientes reprodutivos estudados 50

Figura 6 – Macho de *Rhinella icterica* e sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 92 %. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; (C) Espectro de intensidade 67

Figura 7 – Macho de *Rhinella ornata* e sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 92 %. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; (C) Espectro de intensidade 68

Figura 8 – Macho de *Aplastodiscus eugenioi* (Ilha Bela) e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 25˚C; umidade relativa do ar = 93 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 69

Figura 9 – Macho de *Aplastodiscus leucopygius* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 21˚C; umidade relativa do ar = 95 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 70

Figura 10 – Macho de *Bokermannohyla hylax* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 20˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 71

Figura 11 – Macho de *Dendropsophus berthalutzae* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Peruíbe, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 72

Figura 12 – Macho de *Dendropsophus elegans* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 73

Figura 13 – Macho de *Dendropsophus giesleri* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17.5˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 74

Figura 14 – Macho de *Dendropsophus microps* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17.5˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 75

Figura 15 – Macho de *Dendropsophus minutus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar =

17˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 76

Figura 16 – Macho de *Dendropsophus* sp. e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Ilha do Cardoso, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 24˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 77

Figura 17 – Macho de *Dendropsophus werneri* e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita em Peruíbe, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 78

Figura 18 – Macho de *Hypsiboas albomarginatus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 79

Figura 19 – Macho de *Hypsiboas albopunctatus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 16.5˚C; umidade relativa do ar = 95 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 80

Figura 20 – Macho de *Hypsiboas bischoffi* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 81

Figura 21 – Macho de *Hypsiboas faber* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 82

Figura 22 – Macho de *Hypsiboas pardalis* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 76 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 83

Figura 23 - Macho de *Hypsiboas polytaenius* e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Bilógica de Boracéia, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 9˚C; umidade relativa do ar = 70 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 84

Figura 24 – Macho de *Hypsiboas semilineatus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Peruíbe, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 22.5˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 85

Figura 25 – Macho de *Itapotihyla langsdorffii* e, pela primeira vez apresentada, a sequência de notas (barras verticais no sonograma) do canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 20˚C; umidade relativa do ar = 88 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 86

Figura 26 – Macho de *Phyllomedusa distincta* e o canto de anúncio da espécie (as três notas marcadas com as flechas); gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 87

Figura 27 – Macho de *Scinax* aff. *alter* 1 e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Ilha do Cardoso, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 88

Figura 28 – Macho de *Scinax* aff. *alter* 2 e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 89

Figura 29 – Macho de *Scinax crospedospilus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 19˚C; umidade relativa do ar = 85 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 90

Figura 30 – Macho de *Scinax fuscovarius* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 91

Figura 31 – Macho de *Scinax hayii* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 92

Figura 32 – Macho de *Scinax perpusillus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 93

Figura 33 – Macho de *Scinax rizibilis* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 94

Figura 34 – Macho de *Scinax humilis* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 95

Figura 35 – Macho de *Sphaenorhynchus caramaschii* e o canto de anúncio da espécie (flecha aponta a nota do tipo 2 apresentada pela primeira vez); gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 19˚C; umidade relativa do ar = 85 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 96

Figura 36 – Macho de *Physalaemus cuvieri* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17.5˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 97

Figura 37 – Macho de *Physalaemus olfersii* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 92%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 98

Figura 38 – Macho de *Physalaemus spiniger* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 15.5˚C; umidade relativa do ar = 91%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 99

Figura 39 – Macho de *Leptodactylus bokermanni* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Cananéia, Ilha do Cardoso, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 23.5˚C; umidade relativa do ar = 92%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 100

Figura 40 – Macho de *Leptodactylus latrans* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 25.5˚C;

umidade relativa do ar = 91%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 101

Figura 41 – Macho de *Leptodactylus marmoratus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 102

Figura 42 – Macho de *Leptodactylus notoaktites* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 24˚C; umidade relativa do ar = 82%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 103

Figura 43 – Macho de *Paratelmatobius* sp.e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 21.5˚C; umidade relativa do ar = 94%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade 104

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espécies de anuros registradas em atividade de vocalização nos 16 ambientes aquáticos lênticos amostrados na Mata Atlântica do estado de São Paulo e suas referidas proporções (%) de utilização dos sítios de vocalização. Siglas das localidades: Estação Biológica de Boracéia – EBB; Parque Estadual da Ilha do Cardoso – PEIC; Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR; Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba) – PESM; Estação Ecológica Juréia-Itatins – EEJI; Parque Estadual Intervales – PEI 33

Tabela 2 – Índice de Pianka para a sobreposição acústica entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 11 de novembro de 2010 no Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP) 36

Tabela 3 – Índice de Pianka para sobreposição acústica entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 6 de dezembro de 2010 na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP) 37

Tabela 4 – Índice de Pianka para sobreposição no gradiente vertical entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 09 de dezembro de 2010 na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP) 40

Tabela 5 – Índice de Pianka para sobreposição no gradiente vertical entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 23 de janeiro de 2011 no Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP) 40

Tabela 6 – Proporção (%) de utilização do gradiente vertical como sítio de vocalização das espécies de anuros nos 16 ambientes reprodutivos estudados ao longo de 48 noites de amostragem em seis localidades de Mata Atlântica do estado de São Paulo 41

1 INTRODUÇÃO

Compreender os fatores que levam à estruturação das comunidades biológicas pode significar uma grande contribuição ao planejamento da conservação de organismos em paisagens naturais (BOURNE; YORK, 2001; FIGUEIREDO; SILVA; SOUZA, 2006). Dessa maneira, muitos pesquisadores vêm estudando organismos no nível de comunidade (KREBS, 2009). Em ecologia de comunidades, os padrões de distribuição, abundância e diversidade de espécies, de forma geral, são resultado da interação de processos em escalas locais e regionais (MENGE; OLSON, 1990). Nesse contexto, é fundamental compreender que as diferenças em características ecológicas e morfológicas entre espécies que coocorrem em uma comunidade de mesmo grupo taxonômico resultaram de modificações evolutivas a partir de um ancestral comum (WEBB et al., 2002). Contudo, tais espécies evoluíram sob a influência de condições abióticas, fatores históricos, diversidade filogenética, condições biogeográficas e interações biológicas, que representam os principais determinantes da forma com que elas se organizam na natureza (BEGON; HARPER; TOWNSEND, 1986; LAWTON, 1999; HIROSHI; KOSUKE; KOHEI, 2005; CAVENDER-BARES et al., 2009; CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Dentro do conjunto de interações biológicas como determinantes de padrões em comunidades naturais, a predação e a competição interespecífica se destacam e têm sido historicamente consideradas forças evolutivas relevantes para a estrutura das comunidades (HUTCHINSON, 1959; PAINE, 1974; HUITU; NORRDAHL; KORPIMAKI, 2004).

De forma geral, quando a competição interespecífica é importante, a diferenciação de nicho é a forma convencional para explicar a convivência entre as espécies em comunidades caracterizadas por alta diversidade (PIANKA, 1973; KNEITEL; CHASE, 2003). Na teoria o processo evolutivo teria levado à redução na sobreposição de dimensões de nicho entre espécies simpátricas, com a diminuição da competição e a consequente convivência de um maior número de espécies em determinados habitats (GOTELLI; GRAVES, 1996). Nesse sentido, acredita-se que o processo evolutivo moldou as espécies dentro de determinadas comunidades em um modelo de equilíbrio com limites de similaridade no uso de recursos (MACARTHUR; LEVINS, 1967). A importância de fatores biológicos, como a competição, na estrutura de comunidades pode-se tornar aparente e aceitável como um padrão em estudos de escalas locais (MENGE; OLSON, 1990)

ou que enfoquem a semelhança ecológica e funcional das espécies que compõem uma determinada agregação dentro da natureza (BOWERS; BROWN, 1982). Todavia, a importância da competição na estruturação de comunidades tem sido alvo de críticas e calorosas discussões; a principal crítica é a de que as suposições utilizadas para explicar os padrões de comunidades com base na competição são questionáveis, e mesmo quando há demonstração da influência da competição, esta consiste de evidências indiretas ou circunstanciais (CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; CONNEL, 1980; ROUGHGARDEN, 1983; STONE; ROBERTS, 1992). Apesar disso, são muitos os estudos com espécies simpátricas que vêm resultando em padrões não-aleatórios, em que as comunidades aparentemente são estruturadas de forma significativa pela competição (BALLANCE; PITMAN; REILLY, 1997; BOURNE; YORK, 2001; MORRIS; LEWIS; GODFRAY, 2004; BOSCHILIA; OLIVEIRA; THOMAZ, 2008; KUNTE, 2008; KRUGER; CARVALHO; RIBEIRO, 2010; RAZGOUR; KORINE; SALTZ, 2011) e apenas alguns outros mostram o resultado oposto (e.g., LAWTON; STRONG, 1981; CHEK; BOGART; LOUGHEED, 2003; FRANÇA; ARAUJO, 2007).

Assim, as comunidades reprodutivas de anuros tropicais representam um ótimo modelo de estudo para direcionar as ideias mencionadas acima, pois considera-se, empiricamente, que as espécies convivem em altos níveis de sobreposição (e.g., HEYER *et al.*, 1990; DONNELLY; GUYER, 1994; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002a; CONTE; MACHADO, 2005; POMBAL JR.; HADDAD, 2005; JUNCÁ, 2006).

Nos ambientes reprodutivos, os machos das diferentes espécies de anuros fazem uso do sinal acústico na comunicação intraespecífica, com a principal intenção de atrair parceiras para seu sítio particular de reprodução (*sensu* WELLS, 1977; KANAMADI et al., 1993; DUELLMAN; TRUEB, 1994; WELLS, 2007). Para completar esse panorama, em zonas tropicais não-sazonais, grande parte das espécies de anuros pode vocalizar e se reproduzir o ano inteiro (e.g., AICHINGER, 1987), enquanto nas localidades de clima sazonal a estação reprodutiva das espécies está fortemente associada ao período mais quente e chuvoso do ano (BERTOLUCI, 1998; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002b; CANELAS; BERTOLUCI, 2007). Desta maneira é possível imaginar, que a existência de machos de muitas espécies em atividade simultânea de vocalização no mesmo ambiente reprodutivo pode causar problemas de comunicação (WELLS, 2007). Nesse contexto, os cantos de diferentes espécies constituem um ruído (interferência acústica), que pode obscurecer a vocalização de coespecíficos (WELLS, 2007), e, adicionalmente, cantos similares de espécies diferentes podem confundir as fêmeas no momento de selecionarem

os machos da mesma espécie, levando, algumas vezes, à formação de casais heteroespecíficos (HÖDL, 1977; WELLS; SCHWARTZ, 2007) e hibridação (WOODRUFF, 1978; HADDAD; POMBAL JR.; BATISTIC, 1994; SULLIVAN, 1995; YANCHUKOV et al., 2006; GUERRA et al., 2011). Em contrapartida, para evitar tais problemas são apontados alguns mecanismos em que a interferência acústica entre as espécies pode ser minimizada nas agregações reprodutivas (WELLS, 2007), incluindo a estratificação espectral, em que cada espécie da comunidade utiliza uma faixa de frequência diferente da utilizada pelas demais (DUELLMAN; PILES, 1983; SILVA; MARTINS; ROSSA-FERES, 2008), a diferenciação na ocupação espacial, em que machos de diferentes espécies ocupam sítios de vocalização distintos (BOURNE; YORK, 2001; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002a; VASCONCELOS; ROSSA-FERES, 2008; NARVAES, BERTOLUCI; RODRIGUES, 2009), e a segregação temporal da vocalização, em que machos de diferentes espécies vocalizam em períodos variados (LÜDDECKE et al., 2000; WELLS, 2007) ou com sobreposição apenas parcial das suas temporadas de vocalização (BERTOLUCI, 1998; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002b; CANELAS; BERTOLUCI, 2007). Em adição, é necessário ter em mente que o canto de anúncio dos anuros é uma expressão acústica multidimensional (GERHARDT, 2012), e alguns autores defendem a ideia de que diferenças em características temporais da vocalização, tais como a duração e o número de notas do canto, também podem ajudar a reduzir a competição acústica entre as espécies de uma da comunidade reprodutiva, evitando assim a formação de casais heteroespecíficos (HÖDL, 1977; HEYER et al., 1990; PREININGER; BÖCKLE; HÖDL, 2007).

Do ponto de vista evolutivo, a estrutura do canto de anúncio apresentada pelas diferentes espécies de anuros é um sinal filogenético (GOICOECHEA; DE LA RIVA; PADIAL, 2009), e a evolução divergente é o resultado de pressões seletivas variadas (ERDTMANN; AMÉZQUITA, 2009), que devem certamente ir além da competição espectral nas agregações reprodutivas em que esses sinais são utilizados. Por isso, muitos fatores, como a diferença em condições ambientais e estruturais de diferentes habitats, a preferência de fêmeas, a presença de predadores acusticamente orientados e até mesmo processos estocásticos podem modificar a expressão do sinal acústico das espécies em uma comunidade (RYAN;

COCROFT; WILCZYNSKI, 1990; BOUL et al., 2007; PAGE; RYAN, 2008; KAEFER; LIMA, 2012).

A partir do final da década de 1980, diversos trabalhos foram desenvolvidos com comunidades de anuros tropicais enfocando pelo menos um ciclo anual, principalmente em localidades do sudeste do Brasil (CARDOSO; ANDRADE; HADDAD, 1989; BERTOLUCI, 1998; BERTOLUCI; RODRIGUES 2002a,b; GRANDINETTI; JACOBI, 2005; PRADO; UETANABARO; HADDAD, 2005; BERNARDE, 2007; CANELAS; BERTOLUCI, 2007; ZINA et al., 2007, NARVAES; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2009), mas poucos testaram se os padrões de ocupação de nicho entre as espécies são estatisticamente significativos (WELLS, 2007; HSU; KAM; FELLERS, 2006). Além disso, são raros os estudos que relacionam a utilização de recursos na comunidade, em termos de amplitude e sobreposição de nicho, com a ocorrência e os padrões de uso de habitat (ERNST; RÖDEL, 2006).

Desse modo, e em consideração ao possível papel da competição sobre a estrutura de comunidades, o principal objetivo deste trabalho foi avaliar o padrão de utilização dos ambientes acústico e espacial pelas espécies de anuros dentro das comunidades (daqui pra frente serão tratadas como agregações reprodutivas) formadas a cada noite de estudo em 16 ambientes reprodutivos na Mata Atlântica do estado de São Paulo, testando, pelo emprego de modelos nulos, se os mesmos são significativos;

Objetivos acessórios:

Objetivos específicos incluem (1) calcular a média do número de espécies que mantém atividades reprodutivas em ambientes lênticos a cada noite; (2) elaborar uma lista de espécies registradas nos 16 ambientes reprodutivos estudados; (3) caracterizar e calcular a proporção de utilização dos sítios de vocalização pelas diferentes espécies nos ambientes de reprodução; (4) analisar se a divergência em propriedades acústicas pode facilitar a distinção de espécies em ambientes reprodutivos com ricas agregações; e (5) testar se o tamanho do corpo em espécies da família Hylidae determina a variação na altura máxima de poleiros utilizados nos ambientes reprodutivos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O presente estudo foi conduzido em 16 ambientes reprodutivos localizados em seis unidades de conservação do estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Todas as localidades pertencem à Serra do Mar, caracterizada por altos níveis de precipitação e vegetação perenifólia, incluindo palmeiras, samambaias, bambus, helicônias, orquídeas e bromeliáceas. As seis localidades são concisamente descritas abaixo:

(1) *Estação Biológica de Boracéia (EBB)* (23º38' S, 45º52' W): trata-se de uma unidade de conservação com 16.450 ha, pertencente à Universidade de São Paulo e usada principalmente para propósitos científicos. A área é banhada por partes das bacias dos rios Tietê e Paraná (HEYER et al., 1990; RIBEIRO et al., 2006). O clima da região é do tipo Aw de Köppen, com estação chuvosa entre setembro e março (BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002b).

(2) *Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC):* está localizado na costa sul do estado de São Paulo (25º24'S, 47º55' W) e pertence ao complexo estuarino de Iguape-Cananéia-Paranaguá, sendo considerado uma das maiores áreas de Mata Atlântica preservadas do estado de São Paulo (ROMANINI, 2006). De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo Af, sem déficit hídrico ao longo do ano, temperatura anual média de 21.2 C° e precipitação anual de cerca de 3000 mm (FUNARI; DE VUONO; SALUM, 1987; CRUZ-BARROS; CORRÊA; MAKINO-WATANABE, 2006).

(3) *Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR):* está localizado no sul do estado de São Paulo (24°31' S, 48°41' W) e inclui parte da bacia do rio Iguape (FERRARI; HIRUMA; KARMANN, 1998). O clima da região é do tipo Af de Köppen, sem estação seca definida; a precipitação anual é de 1800 mm e a temperatura média anual é de 23.8°C (AIDAR et al., 2001; CEPAGRI, 2012).

(4) *Parque Estadual da Serra do Mar (PESM) – Núcleo Picinguaba:* está localizado na porção norte da costa do estado de São Paulo (23º21' S, 44º49' W) e, apesar de sua importância para a preservação de vários táxons (PINHEIRO; GEISE, 2008), a área tem sofrido forte pressão antrópica (MACHADO; SILVA; NASSAR, 2007). O clima é do tipo Af de Köppen, com temperaturas elevadas e sem estação seca definida (MACHADO; NASSAR, 2007).

(5) *Estação Ecológica Juréia-Itatins (EEJI):* está localizada na costa sul do estado de São Paulo (24°18' - 24° 32' S, 47°00' - 47° 30' W). O clima da região é do tipo Aw

de Köppen, sem estação seca e com níveis mais elevados de chuva durante os meses de janeiro e fevereiro (TARIFA, 2004). A temperatura média anual atinge 24.5°C (CEPAGRI, 2012).

(6) *Parque Estadual Intervales (PEI)*:está localizado no sudeste do estado de São Paulo (24º16' S, 48º25' W). O clima é do tipo Cwa de Köppen, sem estação seca definida. No entanto, a precipitação é menor durante os meses de maio e setembro; A temperatura média anual atinge 20.1 ºC (CEPAGRI, 2012; PASSOS et al., 2003).

Apesar de os ambientes reprodutivos de estudo estarem sempre dentro de unidades de conservação (descritas acima), todos os ambientes amostrados (Figura 1) mostraram algum grau de perturbação humana, especificamente no local ou no entorno, como supressão de vegetação, represamento de corpos d´água, atividade agrícola e desenvolvimento urbano. Para mais detalhes descritivos sobre os ambientes reprodutivos onde as agregações reprodutivas de anuros foram estudadas, ver o apêndice B.

Figura 1 – Ambientes onde as agregações reprodutivas de anuros foram estudadas. Estação Biológica de Boracéia (a, b, c), Parque Estadual Intervales (d, e, f), Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (g, h), Parque Estadual da Ilha do Cardoso (i, j), Estação Ecológica Juréia-Itatins (l, m, n) e Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Picinguaba (o, p, q)

2.2 Coleta de dados

Cada ambiente reprodutivo foi visitado de duas a quatro vezes durante a estação chuvosa no período compreendido entre outubro de 2010 e fevereiro de 2011. Em cada visita aos ambientes reprodutivos foi aplicado um esforço amostral de cinco horas/dia de investigação. Nos locais de amostragem (ambientes reprodutivos) foram gravados os cantos dos machos em atividade de vocalização de cada espécie de anuro encontrada. Cada indivíduo encontrado a até 4 m da margem principal do corpo d'água, além da gravação de sua vocalização, teve seu sítio de vocalização caracterizado em termos de sua natureza (vegetação adjacente, vegetação emergente, superfície (solo) ao lado do corpo d' água e espelho d'água) e altura do substrato (medida com fita métrica com precisão de 1 cm). Após a gravação, os indivíduos foram capturados para a medição do comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa, utilizando, respectivamente, paquímetro digital (com precisão de 0.1 mm) e dinamômetro Pesola® (com precisão de 0.1 g). Alguns indivíduos foram coletados como material-testemunho, mortos em uma atmosfera de CO_2 e fixados em formalina 10 % (autorização de coleta do ICMBio número 23799-1). Os espécimes foram depositados na coleção de vertebrados do Departamento de Ciências Biológicas da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiróz, Universidade de São Paulo, e receberam numeração seguindo o acrônimo VESALQ.

A vocalização de cada macho foi gravada com gravador Marantz PMD660 e microfone direcional YOGA EM 9600, posicionado entre 50 e 100 cm dos machos emissores. Para cada indivíduo gravado, uma sequência de 10 cantos foi analisada no programa Raven 1.3 para Windows (*Cornell Lab of Ornithology*), usando FFT (*Fast Fourier Transformation*) = 256 e *Overlap* = 50. A análise bioacústica teve como objetivo obter as seguintes variáveis espectrais: frequências mínima e máxima (para caracterizar a faixa de frequência ocupada por cada indivíduo) e duração do canto (variável temporal). A temperatura e umidade do ar foram medidas no momento da gravação com o auxílio de um termo-higrômetro digital (Instrutherm).

2.3 Análise de dados

Para avaliar se os padrões apresentados pelas agregações reprodutivas em relação à ocupação de nicho acústico das espécies não são aleatórios foram realizadas análises por modelos nulos utilizando o programa EcoSim 7.0 (GOTELLI; ENTSMINGER, 2009). Essa análise tinha a hipótese inicial, seguindo a teoria da competição, de que a média observada de sobreposição acústica entre os pares de espécie seria menor do que a

média de sobreposição das agregações reprodutivas geradas ao acaso, ou seja, um padrão significativo de partilha do espaço acústico. O teste foi realizado para cada agregação reprodutiva formada em cada noite de amostragem, considerando que a competição é um fator pontual, que deveria organizar a ocorrência das espécies a cada noite em cada ambiente reprodutivo. Dessa maneira, foi possível verificar se a média observada de sobreposição de nicho acústico pelas espécies foi significativamente menor do que a média esperada pelo efeito do acaso. Para isso foi caracterizada a faixa de frequência de cada espécie cujo canto foi gravado. Para a caracterização do nicho acústico, usando as frequências máximas e mínimas de cada indivíduo, as classes de frequências foram classificadas de acordo com a regra de Sturges para a escolha de número de classes (STURGES, 1926), seguindo a seguinte fórmula: $\mathbf{k = 1 + 3{,}319 \times \log(n)}$, onde ‘k’ é o número de classes de Sturges e ‘n’ é o número de observações (cantos analisados) totais para cada agregação formada.

O cálculo da amplitude das classes (intervalo) foi feito pela seguinte fórmula: w = Max_freq – Min_freq/k, onde ‘w’ é a amplitude das classes, ‘Max_freq’ é a maior frequência registrada e ‘Min_freq’ é a menor frequência registrada.

Na matriz de dados, os nichos acústicos foram representados por essas categorias nas faixas de frequência (Hz) descritas acima, e a ocupação por cada espécie foi determinada pelo número de indivíduos ocupando determinadas faixas de frequência no gradiente. O programa EcoSim pode calcular mais de 1000 iterações por meio de quatro algoritmos de aleatorização alternativos, determinadas pela largura de nicho (retidas ou livres) e condições de zeros (retidos ou embaralhados). Todavia, o algoritmo usado para a aleatorização foi o RA4 (largura de nicho retida e condições de zeros retidos) (BEGON; HARPER; TOWNSEND, 1986), pois essa é a condição mais rigorosa na geração de modelos nulos. Esse algoritmo foi escolhido também porque a faixa de frequência em que os indivíduos de uma dada espécie vocalizam é filogeneticamente determinada (e não uma característica comportamental plástica, que poderia ser modificada devido à presença de outras espécies), sendo alterada apenas durante o processo evolutivo por seleção natural (ROBILLARD; HOBEL; GERHARDT, 2006; GOICOECHEA; DE LA RIVA; PADIAL, 2009). As propriedades espectrais da vocalização são importantes para o reconhecimento específico, e por esse motivo

são geralmente estáticas e variam muito pouco, tanto nível individual como no nível específico (GERHARDT, 1991; GERHARDT; HUBER, 2002).

O programa EcoSim gera uma matriz com índices de sobreposição de nicho para cada par de espécies da comunidade. Os índices de sobreposição de nicho disponíveis são os de Pianka ou de Czechanowski, ambos simétricos (GOTELLI; GRAVES, 1996; KREBS, 1998). No presente trabalho, usamos apenas o índice de Pianka, calculado pela fórmula:

$$O_{21} = O_{12} = \frac{\sum_{i=1}^{n} p_{2i} p_{1i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} p_{2i} \sum_{i=1}^{n} p_{1i}}}$$

onde *pxi* é a proporção de utilização do recurso na condição *i* pela espécie *x*.

Para analisar se a divergência em propriedades acústicas pode facilitar a distinção de espécies em ambientes reprodutivos com ricas agregações foram elaborados dois gráficos com a interação das propriedades acústicas espectrais (1) frequência máxima e (2) frequência mínima com a propriedade acústica temporal (3) duração do canto. Os pontos do gráfico foram identificados com as letras que representam as espécies da agregação de 11 membros (espécies) formada no dia 15 de janeiro de 2011, em um dos ambientes reprodutivos da Estação Biológica de Boracéia.

O mesmo procedimento de elaboração de classes e análises por modelos nulos foi empregado para avaliar se os padrões de ocupação espacial no gradiente vertical dentro das agregações formadas a cada noite foram significativos. A única diferença é que o algoritmo utilizado para aleatorização dessas matrizes nulas foi o RA2 (largura de nicho livre e condições de zero retidas) (BEGON; HARPER; TOWNSEND, 1986), que é menos conservador, considerando que o deslocamento no gradiente vertical é perfeitamente possível para espécies equipadas com discos adesivos em uma situação de competição (aumento do nicho estrutural).

Em adição, foi feita uma análise de regressão linear considerando-se todas as espécies da família Hylidae, para testar se o tamanho do corpo (CRC) pode determinar a variação na altura máxima dos sítios de vocalização em cada ambiente reprodutivo. Para

essa análise foi considerada a hipótese de que quanto maior o tamanho do corpo (CRC) da espécie maior será a altura do poleiro utilizado durante a emissão do canto nupcial.

Todas as análises estatísticas consideraram o nível de significância de 5 %. As análises que não foram feitas no programa EcoSim 7.0 foram executadas no programa estatístico Systat 12.

3 RESULTADOS

3.1 Espécies registradas

Trinta e oito espécies de anuros pertencentes a quatro famílias foram registradas nos 16 ambientes reprodutivos lênticos estudados. O número médio de espécies registradas nos ambientes reprodutivos por noite de amostragem foi nove (amplitude 4-13). A lista de espécies encontradas nos ambientes reprodutivos das diferentes localidades e a proporção de utilização de seus referidos sítios de vocalização estão mostradas na Tabela 1.

Tabela 1 – Espécies de anuros registradas em atividade de vocalização em 16 ambientes aquáticos lênticos amostrados em seis localidades de Mata Atlântica do estado de São Paulo e suas referidas proporções (%) de utilização dos sítios de vocalização. Localidades: Estação Biológica de Boracéia – EBB; Parque Estadual da Ilha do Cardoso – PEIC; Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR; Parque Estadual da Serra do Mar (Núcleo Picinguaba) – PESM; Estação Ecológica Juréia-Itatins – EEJI; Parque Estadual Intervales – PEI.

Famílias	Espécies	Localidades	Vegetação marginal	Vegetação emergente	Superfície ao lado do corpo d'água	Espelho d'água
Bufonidae	*Rhinella icterica* (Spix, 1824)	EBB, PEI e PETAR****	0	0	75	25
	Rhinella ornata (Spix, 1824)	EBB e PESM	0	0	100	0
Hylidae	*Aplastodiscus eugenioi* (Carvalho-e-Silva e Carvalho-e-Silva, 2005)	PESM	100	0	0	0
	Aplastodiscus leucopygius (Cruz e Peixoto, 1985)	EBB	100	0	0	0
	Bokermannohyla hylax (Heyer, 1985)	EBB	100	0	0	0
	Dendropsophus berthalutzae (Bokermann, 1962)	PEIC, PESM e EEJI	64	36	0	0
	Dendropsophus elegans (Wied-Neuwied, 1824)	EBB, PETAR, PESM e EEJI	19	77	4	0
	Dendropsophus giesleri (Mertens, 1950)	PEI	100	0	0	0
	Dendropsophus microps (Peters, 1872)	EBB, PETAR e PEI	50	50	0	0
	Dendropsophus minutus (Peters, 1872)	EBB, PESM, PETAR e PEI	21	79	0	0

Tabela 1 – Continuação.

Famílias	Espécies	Localidades	Vegetação marginal	Vegetação emergente	Superfície ao lado do corpo d'água	Espelho d'água
	Dendropsophus sp.	PEIC	100	0	0	0
	Dendropsophus werneri (Cochran, 1952)	PETAR e EEJI	0	100	0	0
	Hypsiboas albomarginatus (Spix, 1824)	EBB, PESM, PETAR, EEJI e PEIC	50	50	0	0
	Hypsiboas albopunctatus (Spix, 1824)	EBB e PEI	50	50	0	0
	Hypsiboas bischoffi (Boulenger, 1887)	EBB e PEI	94	6	0	0
	Hypsiboas faber (Wied-Neuwied, 1821)	EBB, PEIC, PETAR, PESM, EEJI* e PEI	45.5	36	4.5	14
	Hypsiboas pardalis (Spix, 1824)	EBB e PEI	20	40	40	0
	Hypsiboas polytaenius (Cope, 1870)	EBB	67	33	0	0
	Hypsiboas semilineatus (Spix, 1824)	EEJI	0	100	0	0
	Itapotihyla langsdorffii (Duméril e Bibron, 1841)	PESM	80	20	0	0
	Phyllomedusa distincta Lutz, 1950	PEI	100	0	0	0
	Scinax aff. *alter* 1	PEIC e EEJI	60	40	0	0
	Scinax aff. *alter* 2	EBB, PETAR e PESM e EEJI	33.3	58.3	8.3	0
	Scinax crospedospilus (Lutz, 1925)	EBB e PEI	82	18	0	0
	Scinax fuscovarius (Lutz, 1925)	PETAR	62.5	37.5	0	0
	Scinax hayii (Barbour, 1909)	EBB , PEI e PESM	50	0	50	0
	Scinax perpusillus (Lutz e Lutz, 1939)	EBB, PEIC****, PETAR**	100	0	0	0
	Scinax rizibilis (Bokermann, 1964)	PETAR e PEI	50	50	0	0

Tabela 1 – Continuação.

Famílias	Espécies	Localidades	Vegetação marginal	Vegetação emergente	Superfície ao lado do corpo d'água	Espelho d'água
	Scinax humilis (A. Lutz e B. Lutz, 1954)	PESM	100	0	0	0
	Sphaenorhynchus caramaschii Toledo, Garcia, Lingnau, e Haddad, 2007	PETAR e PEI	10	70	0	20
Leiuperidae	*Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826	EBB e PETAR	0	0	67	33
	Physalaemus olfersii (Lichtensten and Martens, 1856)	EBB, PEI*** e PETAR***	0	0	100	0
	Physalaemus spiniger (Miranda-Ribeiro, 1926)	PEIC, PETAR e PEI	0	0	80	20
Leptodactylidae	*Leptodactylus bokermanni* Heyer 1973	PEIC	0	0	100	0
	Leptodactylus latrans (Steffen, 1815)	EBB*, PEIC*, PESM e EEJI	0	0	50	50
	Leptodactylus marmoratus (Steindachner, 1867)	EBB e PETAR**	0	0	100	0
	Leptodactylus notoaktites Heyer, 1978	PETAR	0	0	100	0
	Paratelmatobius sp.	PEI	0	0	100	0

* Ouvido em outro ambiente reprodutivo, não incluído entre os pontos amostrais selecionados; ** Gravado fora dos pontos amostrais; *** Apenas registrado, sem atividade de vocalização; **** Em atividade esporádica de vocalização, mas não gravado.

3.2 Padrão de ocupação do ambiente acústico

Ao contrário do que se esperava a ocupação do ambiente acústico tendeu a ser aleatória em vez de partilhada. Em nenhuma noite de amostragem foi relatado padrão significativo de partilha acústica entre espécies das agregações reprodutivas formadas. Em 21% das agregações reprodutivas constituídas (10 das 48 noites) ocorreu padrão significativo de alta sobreposição (a sobreposição entre as espécies foi maior do que a sobreposição gerada pelos modelos nulos). No restante das noites (79%) não houve padrão significativo, ou seja, a sobreposição observada não diferiu significativamente da sobreposição gerada pelo acaso (Tamanho do efeito < 1,75; Figura 2).

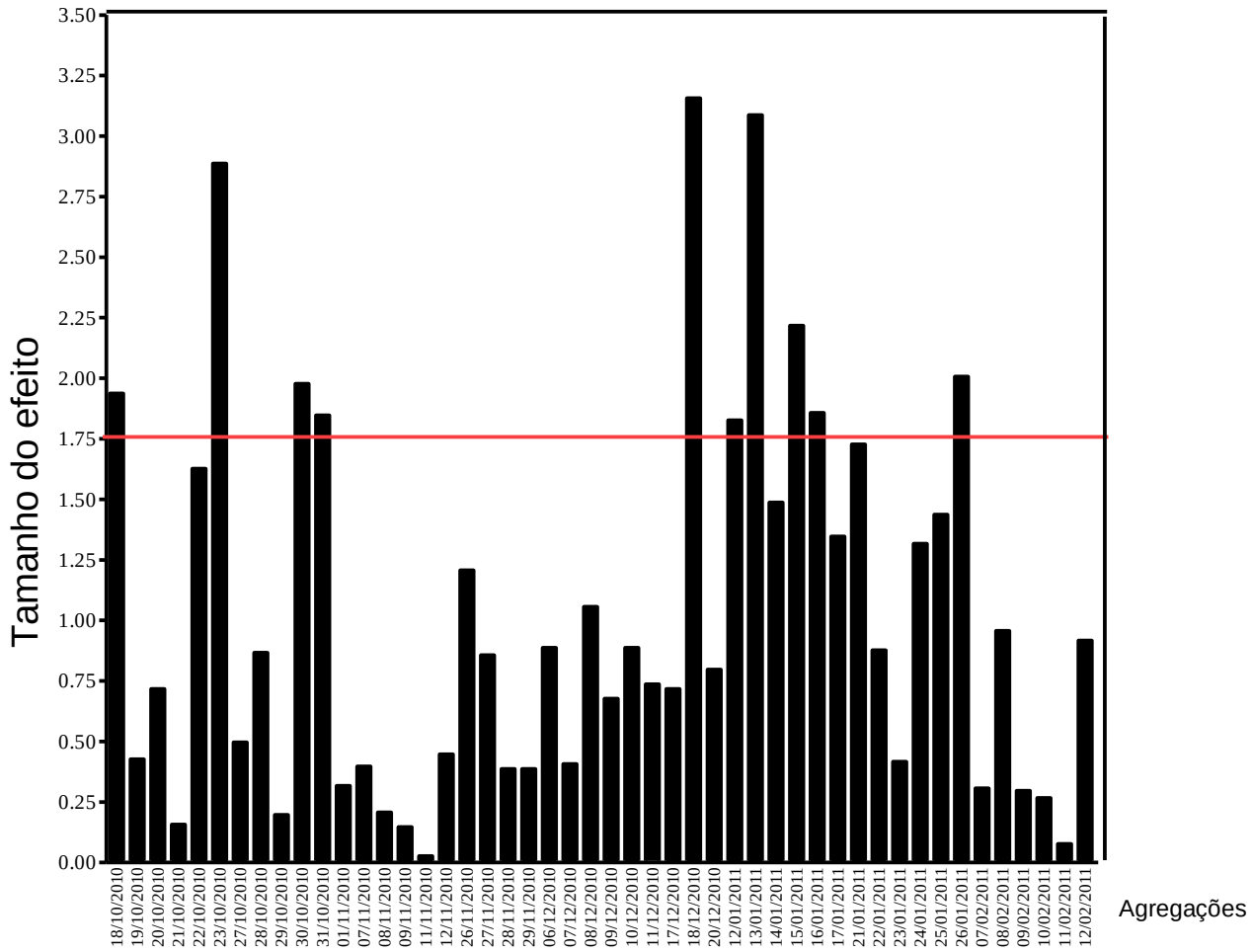

Figura 2 - Tamanho do efeito (força do padrão de ocupação no ambiente acústico) medido para cada agregação de espécies, por data, em diferentes ambientes reprodutivos de seis localidades da Mata Atlântica do estado de São Paulo. A linha vermelha representa o limite de tamanho de efeito para recusar a hipótese nula. As colunas que ultrapassam a linha vermelha são comunidades com padrões estatisticamente significativos (p>0,05)

A maior sobreposição acústica observada entre espécies ocorreu na comunidade do dia 11 de novembro de 2010 em um ambiente reprodutivo do Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP), com média do índice de Pianka de 0,63 (desvio padrão de 0,26). A Tabela 2 mostra o índice de Pianka para cada par de espécies dessa comunidade.

Tabela 2- Índice de Pianka para a sobreposição acústica entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 11 de novembro de 2010 no Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP)

Espécies	*Itapotihyla langsdorffii*	*Dendropsophus elegans*	*Scinax* aff. *alter* 2
Hypsiboas albomarginatus	0.97	0.41	0.42
Itapotihyla langsdorffii	–	0.51	0.51
Dendropsophus elegans	–	–	0.98

A menor sobreposição acústica observada entre espécies ocorreu na comunidade do dia 6 de dezembro de 2010 em um ambiente reprodutivo da Estação Ecológica Juréia-Itatins, com média do índice de Pianka de 0,24 (desvio padrão de 0,26). A Tabela 3 mostra o índice de Pianka para cada par de espécies dentro dessa comunidade.

Tabela 3 – Índice de Pianka para sobreposição acústica entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 6 de dezembro de 2010 na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP)

Espécies	*Leptodactylus latrans*	*Scinax* aff. *alter* 1	*Dendropsophus werneri*
Hypsiboas albomarginatus	0,5	0,6	0
Leptodactylus latrans	–	0	0
Scinax aff. *alter* 1	–	–	0,31

3.3 A divergência em propriedades acústicas pode facilitar a distinção de espécies em ambientes reprodutivos com ricas agregações?

Pela análise dos dois gráficos gerados na interação de frequência máxima e mínima com duração do canto na agregação de 11 espécies formada no dia 15 de janeiro de 2011 (Figura 3) não é possível perceber a separação evidente das espécies de acordo com as propriedades acústicas consideradas, com exceção do caso de *Physalaemus olfersi* (j) e (parcialmente) de *Physalaemus cuvieri* (i) e *Hypsiboas polytaenius* (g). As outras oito espécies mostram grande sobreposição nos gráficos, e sua distinção não é possível utilizando uma propriedade espectral (frequência mínima ou máxima) e uma temporal (duração do canto).

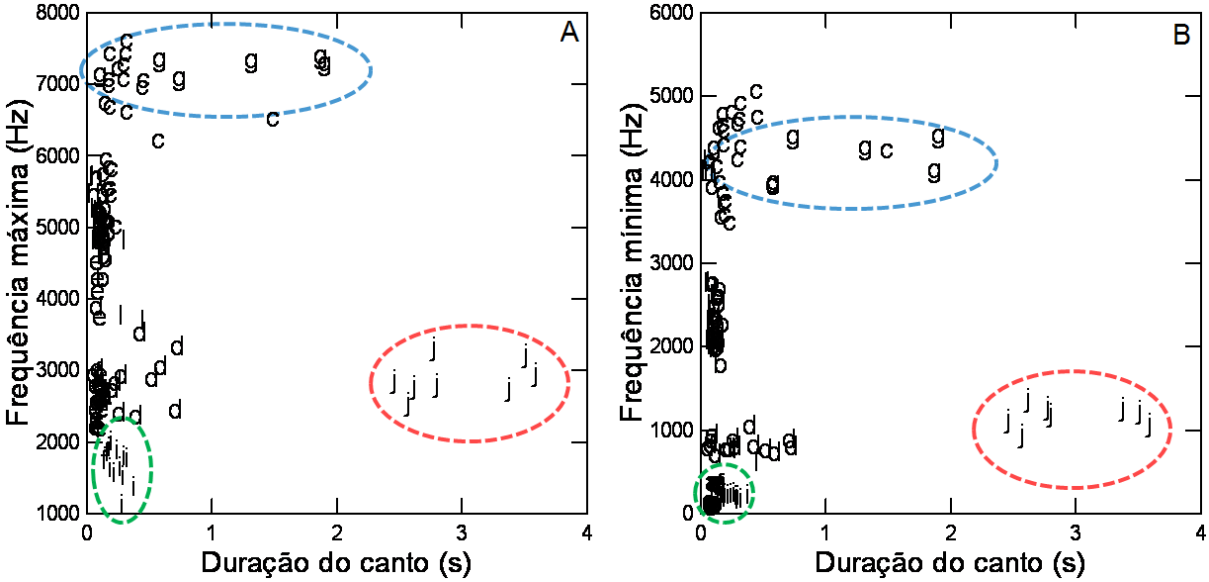

Figura 3 - Interação entre as frequências máxima (1) e mínima (2) e a duração do canto na agregação de 11 espécies formada no dia 15 de janeiro de 2011 em ambiente reprodutivo na Estação Biológica de Boracéia. As letras representam as seguintes espécies: a- *Aplastodiscus leucopigyus*; b- *Dendropsophus elegans*; c- *D. minutus*; d- *Hypsiboas bischoffi*; e- *H. faber*; f- *H. pardalis*; g- *H. polytaenius*; h- *Leptodactylus marmoratus*; i- *Physalaemus cuvieri*; j- *P. olfersi*; l- *Scinax hayii*

3.4 Padrão de ocupação do gradiente vertical como sítios de vocalização

Da mesma maneira que no ambiente acústico a ocupação dos sítios de vocalização no gradiente vertical tendeu a ser aleatória em vez de partilhada. Em nenhuma noite de amostragem foi encontrado padrão significativo de partilha de sítios de vocalização no gradiente vertical entre as espécies das agregações formadas. Em 40% das agregações constituídas (19 das 48 noites) ocorreu padrão significativo de alta sobreposição, em que a média de sobreposição observada entre as espécies foi maior que a média de sobreposição gerada pelos modelos nulos. No restante das noites (60%) não houve padrão significativo, ou seja, a média de sobreposição observada não diferiu significativamente da média da sobreposição gerada pelo acaso (Tamanho do efeito < 1,70; Figura 4).

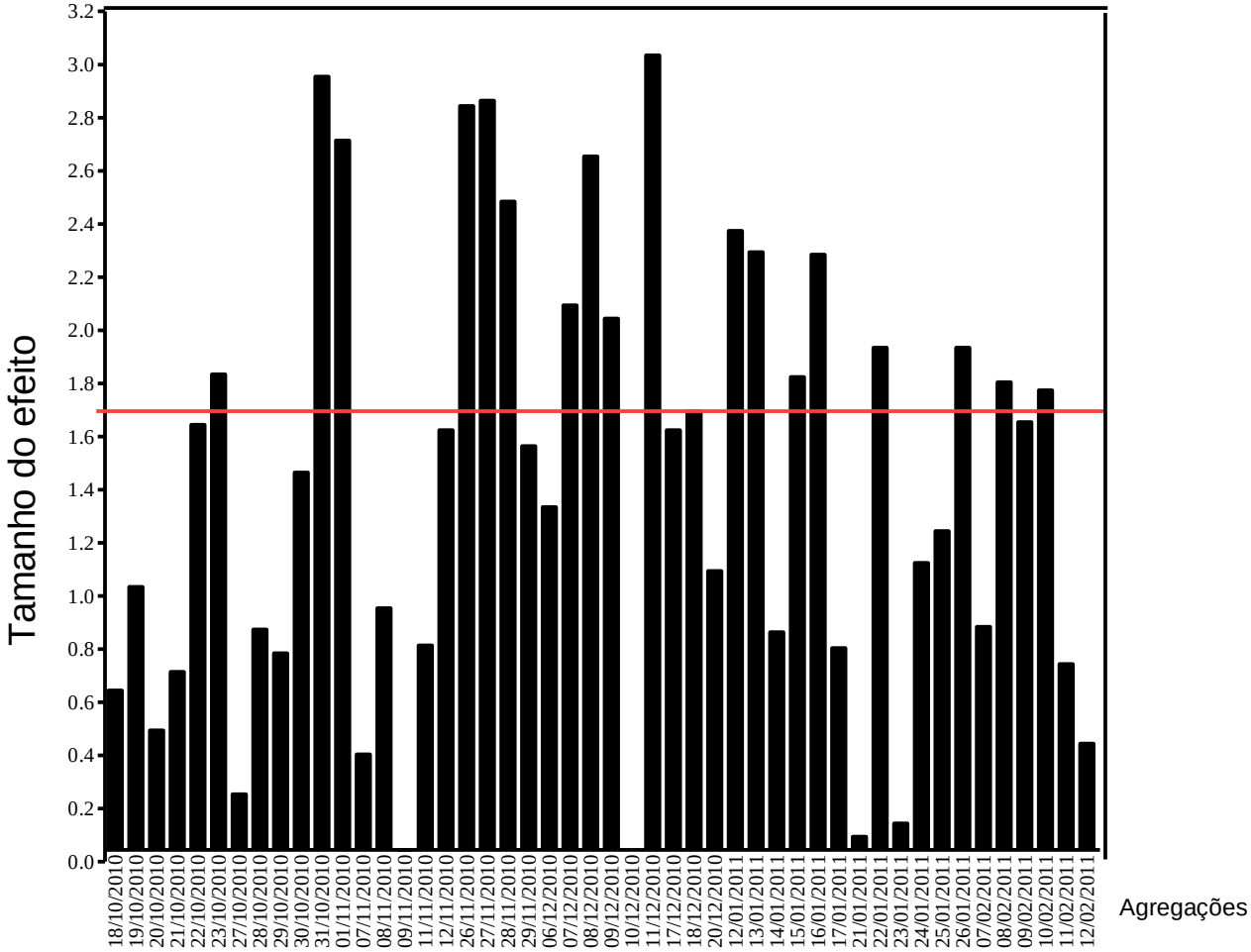

Figura 4 - Tamanho do efeito (força do padrão de ocupação no gradiente vertical) medido para cada agregação, por data, em diferentes ambientes reprodutivos de seis localidades da Mata Atlântica do estado de São Paulo. A linha vermelha representa o limite de tamanho de efeito para recusar a hipótese nula. As colunas que ultrapassam a linha vermelha são comunidades com padrões estatisticamente significativos ($p<0,05$)

A maior média de sobreposição no gradiente vertical observada entre as espécies ocorreu na agregação do dia 9 de dezembro de 2010 em um ambiente reprodutivo da Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP), com média do índice de Pianka de 0,86 (desvio padrão de 0,09). A Tabela 4 mostra o índice de Pianka para cada par de espécies dentro dessa agregação reprodutiva.

Tabela 4 - Índice de Pianka para sobreposição no gradiente vertical entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 09 de dezembro de 2010 na Estação Ecológica Juréia-Itatins (Peruíbe-SP)

Espécies	*Dendropsophus berthalutzae*	*Hypsiboas albomarginatus*	*Scinax* aff. *alter* 1	*Scinax* aff. *alter* 2
Dendropsophus werneri	0.97	0.83	0.97	0.89
Dendropsophus berthalutzae	-	0.7	0.98	0.82
Hypsiboas albomarginatus	-	-	0.73	0.83
Scinax aff. *alter* 1	-	-	-	0.89

A menor média de sobreposição no gradiente vertical observada entre espécies ocorreu na agregação do dia 23 de janeiro de 2011 em um ambiente reprodutivo do Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP), com média do índice de Pianka de 0,28 (desvio padrão de 0,28). A Tabela 5 mostra o índice de Pianka para cada par de espécies dentro dessa comunidade.

Tabela 5 – Índice de Pianka para sobreposição no gradiente vertical entre pares de espécie em uma agregação reprodutiva formada no dia 23 de janeiro de 2011 no Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP)

Espécies	*Leptodactylus latrans*	*Scinax perpusillus*	*Hypsiboas albomarginatus*
Hypsiboas faber	0.64	0.27	0.62
Leptodactylus latrans	-	0	0.18
Scinax perpusillus	-	-	0

A Tabela 6 mostra a proporção de utilização dos sítios de vocalização no gradiente vertical para todas as espécies registradas nas diferentes agregações.

Tabela 6 – Proporção (%) de utilização do gradiente vertical como sítio de vocalização das espécies de anuros nos 16 ambientes reprodutivos estudados ao longo de 48 noites de amostragem em seis localidades de Mata Atlântica do estado de São Paulo

Famílias	Espécies	Gradiente de altura (cm acima do solo ou da água)								
		0 a 33.8	**33.8 a 67.7**	**67.7 a 101.6**	**101.6 a 135.5**	**135.5 a 169.4**	**169.4 a 203.3**	**203.3 a 237.2**	**203.3 a 271.1**	**271.1 a 305**
Bufonidae	*Rhinella icterica*	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Rhinella ornata	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Hylidae	*Aplastodiscus eugenioi*	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	50.0
	Aplastodiscus leucopygius	0.0	33.3	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	16.7	33.3
	Bokermannohyla hylax	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0
	Dendropsophus berthalutzae	28.6	57.1	14.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Dendropsophus elegans	28.0	36.0	32.0	4.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Dendropsophus giesleri	16.7	33.3	33.3	16.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Dendropsophus microps	26.3	47.4	15.8	10.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Dendropsophus minutus	71.4	21.4	3.6	0.0	0.0	3.6	0.0	0.0	0.0
	Dendropsophus sp.	33.3	33.3	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Dendropsophus werneri	26.7	46.7	20.0	6.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Hypsiboas albomarginatus	7.4	48.1	33.3	3.7	3.7	0.0	0.0	3.7	0.0
	Hypsiboas albopunctatus	16.7	33.3	0.0	16.7	16.7	16.7	0.0	0.0	0.0
	Hypsiboas bischoffi	12.5	43.8	6.3	25.0	6.3	0.0	0.0	6.3	0.0
	Hypsiboas faber	33.3	4.8	9.5	23.8	9.5	14.3	0.0	4.8	0.0
	Hypsiboas pardalis	50.0	0.0	25.0	25.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Hypsiboas polytaenius	16.7	33.3	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Hypsiboas semilineatus	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Itapotihyla langsdorffii	0.0	0.0	40.0	60.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Phyllomedusa distincta	0.0	0.0	0.0	33.3	0.0	33.3	33.3	0.0	0.0
	Scinax aff. *alter* 1	36.4	50.0	9.1	4.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Scinax aff. *alter* 2	25.0	66.7	0.0	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Scinax crospedospilus	20.0	20.0	10.0	20.0	30.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Scinax fuscovarius	30.8	38.5	7.7	7.7	7.7	7.7	0.0	0.0	0.0
	Scinax hayii	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Scinax humilis	0.0	50.0	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Scinax perpusillus	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Scinax rizibilis	66.7	33.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Sphaenorhynchus caramaschii	50.0	10.0	20.0	10.0	0.0	10.0	0.0	0.0	0.0
Leiuperidae	*Physalaemus cuvieri*	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Physalaemus olfersii	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Physalaemus spiniger	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Leptodactylidae	*Leptodactylus latrans*	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Leptodactylus bokermanni	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Leptodactylus marmoratus	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Leptodactylus notoaktites	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
	Paratelmatobius sp.	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

4 DISCUSSÃO

4.1 Espécies registradas

As seis localidades visitadas no presente estudo são bem conhecidas em relação à composição de espécies de anuros, pois já foram alvo de estudos prévios (HEYER et al., 1990; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002a,b; POMBAL JR.; GORDO, 2004; NARVAES; BERTOLUCI; RODRIGUES, 2009; ARAUJO et al., 2010; HARTMANN; HARTMANN; HADDAD, 2010; VILELA; BRASSALOTI; BERTOLUCI, 2011; ZINA et al., 2012). O presente estudo adiciona o registro de algumas espécies às listas publicadas pelos autores citados acima, como é o caso de *Hypsiboas albomarginatus* e *Dendropsophus elegans* na Estação Biológica de Boracéia, *Dendropsophus giesleri*, *Hypsiboas albomarginatus*, *H. albopunctatus*, *Sphaenorhynchus caramaschii* (considerado anteriormente como *S. surdus* com base na recente descrição de TOLEDO et al., 2007) e *Physalaemus spiniger* no Parque Estadual Intervales, *Dendropsophus elegans*, *Scinax* aff. *alter* 1 e *Scinax* aff. *alter* 2 (reconhecimento de duas espécies relacionadas a *Scinax alter*) na Estação Ecológica Juréia-Itatins, *Scinax humilis* no Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba, *Scinax* aff. *alter* no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR) e uma espécie indeterminada de *Dendropsophus* no Parque Estadual da Ilha do Cardoso. A adição destas espécies às listas de tais localidades pode ser devida a vários fatores, como colonizações recentes (migração diretamente influenciada pela mudança na paisagem ou via transporte humano), flutuações populacionais naturais e até mesmo equívocos na determinação.

4.2 Padrão de ocupação do ambiente acústico

Diante de um resultado oposto ao que se esperava é necessário perguntar-se: como o padrão quase que predominantemente aleatório é gerado dentro dessas agregações? A princípio, e seguindo a teoria da competição (MACARTHUR; LEVINS, 1967; PIANKA, 1973; KNEITEL; CHASE, 2003), o fato da partilha não ter sido o padrão comum dentro das agregações nos leva a imaginar que, em escala local, a competição interespecífica por canais acústicos não tem sido importante para organizar a colonização dos ambientes reprodutivos pelas espécies de anuros na Mata Atlântica. Em qualquer ecossistema, as interações biológicas devem se tornar relevantes quando a produtividade (recursos) do habitat é baixa, já que o estresse fisiológico das espécies é maior quando a

produtividade é menor (MENGE; OLSON, 1990). De forma específica, a competição ocorre sob condições de disputa por recursos limitados (BEGON; HARPER; TOWNSEND, 1986); portanto, no presente trabalho, apesar de o ambiente acústico estar sempre disponível para utilização, é completamente razoável imaginar que a ocupação do gradiente acústico somente se torna limitante à medida que diferentes espécies passam a fazer uso desse recurso. Nesse sentido o recurso (espaço acústico) é inesgotável, porém pode tornar-se limitado no período noturno, quando a maioria das espécies está vocalmente ativa. Em oposição ao resultado da presente pesquisa, SCHMIDT et al. (2012), estudando a comunidade acústica de grilos em uma floresta tropical, encontrou padrão de forte partilha espectral entre as espécies, sugerindo que a segregação de nicho acústico é um resultado da competição por canais de frequência para comunicação. Essa conclusão foi reforçada pelo fato de os mesmos autores terem notado que as espécies tendem a ocupar uma amplitude maior de canais de frequência para comunicação intraespecífica quando o espaço acústico está mais disponível (SCHMIDT et al., 2012), um ponto de vista que poderia ser explorado na realidade do presente trabalho sob a seguinte questão: “A amplitude espectral do canto de certas espécies é menor em populações que se reproduzem em habitats com ambiente acústico mais disputado?”, lembrando que as propriedades espectrais do canto dos anuros são filogeneticamente determinadas e apresentam pequena plasticidade (ROBILLARD; HOBEL; GERHARDT, 2006; GOICOECHEA; DE LA RIVA; PADIAL, 2009). Por isso, o teste sugerido acima, se realizado, deve considerar a evolução das características espectrais do canto dentro de uma mesma espécie, avaliando diferentes populações em situações de presença e ausência de fortes competidores.

Outra forma de dimensionar o uso do recurso acústico nos ambientes de reprodução consiste em quantificar a intensidade sonora do local (nível de pressão acústica) com o uso de um decibelímetro. Tal ferramenta poderia melhorar a interpretação da forma com que o recurso sonoro está sendo utilizado pelas espécies da agregação em um dado ambiente reprodutivo. Em adição sabe-se que altos níveis de ruído de fundo podem inibir o canto dos anuros (WELLS, 2007) e, portanto, nesse caso a competição pode ser importante. Essa informação é fundamental porque em algumas situações durante a coleta de dados no presente estudo haviam de seis a oito espécies em atividade de vocalização nos ambientes de reprodução, mas muitas dessas espécies apresentavam poucos machos ativos, que não chegavam a formar um coro intraespecífico. Portanto, os cantos heteroespecíficos ficavam espaçados por intervalos de tempo bem evidentes, sem

saturação. Dessa forma, mesmo que haja uma agregação com muitas espécies, se não há formação de coros a utilização do ambiente acústico não deve ser limitada pela competição.

Apesar de tudo, e qualquer que seja o resultado observado, a longa discussão sobre o papel da competição na organização das comunidades naturais tem mostrado que é muito difícil avaliar o peso de interações biológicas apenas analisando padrões de coocorrência (CONNELL, 1980), e tais ideias, para alguns cientistas, acabam não passando de pura especulação. Para resolver essa situação, o passo seguinte é lançar mão de estudos experimentais (e.g., exclusão de espécies e monitoramento das demais; HAIRSTON 1980a, b, 1987), com intenção de testar hipóteses sobre o que, de fato, gera os padrões observados. No entanto, a melhor hipótese que consigo imaginar para tentar explicar tanto os padrões de alta sobreposição como as ocupações aleatórias é que as agregações são constituídas a cada dia por indivíduos fisiologicamente preparados para a reprodução naquele local, sem que nenhuma restrição de competição acústica prévia impeça sua presença e a busca por parceiros por meio da vocalização no ambiente reprodutivo. Como o estabelecimento no espaço acústico é efêmero, ou seja, é ocupado durante pouco tempo (uma noite, ou pouco menos do que isso, dependendo da espécie) não há tempo para a competição atuar no sentido de organizar a utilização espectral nas agregações, gerando uma ocupação aleatória ou padrão de alta sobreposição acústica. Como um contraponto, vale a pena perscrutar a ideia da ação da competição ao longo do tempo vista em comunidades de besouros coprófagos; esses besouros se organizam temporalmente de maneira que, no momento em que o recurso se torna disponível, há uma intensa colonização de espécies, e, nos dias que seguem ocorre uma redução significativa delas, em que algumas espécies suplantam outras e o recurso vai se modificando em associação com a mudança na composição de espécies, como uma típica sucessão heterotrófica (KOSKELA; HANSKI, 1977). Esse mesmo padrão poderia se revelar nas agregações reprodutivas de anuros se o espaço acústico fosse se esgotando ou se modificando a cada dia devido à sua utilização pelas espécies, mas, como destacado anteriormente, trata-se de um recurso inesgotável.

Para trazer novos elementos para essa discussão, é possível postular que a organização da comunidade seja influenciada pela segregação temporal ao longo da noite, como observado por vários autores (CARDOSO; ANDRADE;

HADDAD, 1989; HEYER et al., 1990; POMBAL JR., 1997; FORTI, 2009), mas que ainda carece de teste estatístico em comunidades de anuros tropicais. Para isso seria necessário o estudo detalhado do turno de vocalização de cada espécie dentro de cada agregação. Em uma outra escala temporal, HSU; KAM; FELLERS (2006) mostraram que a composição de espécies das agregações de anuros nos ambientes reprodutivos de uma floresta de Taiwan varia diariamente, sugerindo uma organização temporal que regula a atividade reprodutiva e equilibra a competição.

Uma questão importante em toda essa discussão seria: "A sobreposição das espécies no espaço acústico pode atrapalhar o processo de encontro de parceiros coespecíficos?" Essa dúvida nos leva a supor que a poluição sonora causada pela emissão de vocalização de diferentes espécies no ambiente reprodutivo causaria um problema para as fêmeas localizarem seus parceiros coespecíficos (GERHARDT; BEE, 2007; WELLS, 2007), o que também justifica a premissa do padrão de partilha esperado. No entanto, ao que parece, a fonotaxia positiva em relação aos coespecíficos se dá por uma característica mais específica do canto, conhecida como frequência dominante (faixa de frequência com maior intensidade sonora) (RYAN, 1983), e as fêmeas são mais sensíveis à frequência do canto de machos de sua própria espécie (WILCZYNSKI; ZAKON; BRENOWITZ, 1984; RYAN; RAND, 1993 (a)). O teste por modelos nulos empregado por BOURNE; YORK (2001), utilizando frequência dominante, gerou padrão de partilha significativo em agregações reprodutivas de anuros na Guiana. Essa é uma grande evidência de que a partilha poderia se revelar quando há utilização de uma característica, de forma geral, mais diretamente associada ao reconhecimento específico. Se essa hipótese se confirmar toda argumentação acima para explicar a ocorrência aleatória nas agregações do presente trabalho se tornará inútil, pois claramente as espécies, mesmo em grandes agregações, não estariam sujeitas à limitações acústicas dentro do ambiente reprodutivo.

De forma similar ao presente trabalho, CHEK; BOGART; LOUGHEED (2003) estudaram 11 diferentes comunidades de anuros tropicais e evidenciaram que a maioria delas não apresentou padrão de partilha do ambiente acústico. Os mesmos autores definiram no artigo que a partilha, possivelmente, seria mais visível em características relacionadas às preferências das fêmeas e/ou que se revelasse pelas diferenças no turno de vocalização entre as espécies (como citado acima). CHEK; BOGART; LOUGHEED (2003) também apontaram para uma instabilidade na composição das comunidades, o que impediria um empacotamento acústico. De certa forma, como já foi dito, nosso trabalho também aponta para essa explicação, mas até o momento nada disso é conclusivo.

Para fechar essa parte da discussão é necessário reforçar que, apesar de a estrutura acústica do canto de anúncio das espécies de anuros ser um sinal filogenético (ROBILLARD; HOBEL; GERHARDT, 2006; GOICOECHEA; DE LA RIVA; PADIAL, 2009), a evolução divergente do sinal acústico é o resultado da influência de muitos fatores, os quais vão além da competição por canais de frequência dentro de agregações reprodutivas, e também sofrem efeito da preferência das fêmeas coespecíficas (RYAN; RAND, 1993b; KAEFER; LIMA, 2012), de características ambientais de diferentes habitats (RYAN; COCROFT; WILCZYNSKI;, 1990; BOUL et al., 2007), de processos estocásticos (ERDTMANN; AMÉZQUITA, 2009), da atuação de predadores (PAGE; RYAN, 2008; ALCOCK, 2011) e indiretamente até mesmo de uma pressão seletiva para modificação no tamanho do corpo dos machos emissores (BEE, 2002). Por esses motivos, é muito provável, que as agregações reprodutivas de anuros não sejam essencialmente equilibradas na formação de coros heteroespecíficos para expressarem limites claros de partilha do ambiente acústico.

4.3 A divergência em propriedades acústicas pode facilitar a distinção de espécies em ambientes reprodutivos com ricas agregações?

Alguns autores defendem que características temporais da vocalização devem evitar que fêmeas possam se confundir e ocorrer formação de casais heteroespecíficos em agregações ricas em espécies (HÖDL, 1977; HEYER et al., 1990; PREININGER; BÖCKLE; HÖDL, 2007). Dessa maneira, as propriedades temporais da vocalização assegurariam o reconhecimento específico mesmo sob condições de grande sobreposição na faixa total de frequência utilizada. Essa seria uma possível explicação para alguns padrões significativos de alta sobreposição espectral encontrados nas agregações citadas na seção anterior. No entanto, o presente trabalho não evidenciou uma separação clara entre espécies quando a propriedade temporal “duração do canto” interagiu com as propriedades espectrais “frequência máxima” e “frequência mínima” dentro de uma agregação com 11 espécies. Nesse caso apenas três espécies puderam ser reconhecidas, enquanto oito ficaram completamente sobrepostas. Um resultado similar foi encontrado por AMÉZQUITA et al. (2011) em uma agregação formada por espécies de anuros da família Dendrobatidae, em que houve sobreposição relevante no que os autores chamaram de espaço de reconhecimento.

Apesar de essa avaliação ter sido feita somente com uma agregação e utilizando apenas uma propriedade acústica temporal, o padrão gerado foi tão evidente que dificilmente se revelaria algo diferente diante de outras composições específicas em distintas agregações também ricas em espécies. Em face desse resultado fica a impressão de que a sobreposição em faixas de frequência pelas espécies não impede a formação de ricas agregações, mesmo quando características acústicas temporais também são consideradas. Isso certamente reforça a hipótese de que o reconhecimento e a localização dos indivíduos (fonotaxia positiva) no ambiente reprodutivo com ricas agregações multiespecíficas são determinados mais fortemente pela frequência dominante do canto de anúncio das diferentes espécies do que pela larga faixa ou canal acústico ocupado com a vocalização dos mesmos. O que reforça ainda mais essa ideia é o fato de que as fêmeas são altamente afinadas com a frequência dominante de machos coespecíficos (WILCZYNSKI; ZAKON; BRENOWITZ, 1984; RYAN; RAND, 1993 (a)).

Dentro desse cenário a poluição sonora não causaria prejuízo na comunicação e, portanto, as ricas agregações podem ser formadas por efeito de uma vantagem, ainda mais quando um indivíduo tem proveito ao compor um coro heteroespecífico por razões de probabilidade de sobrevivência, sendo beneficiado pelo efeito da diluição contra predadores acusticamente orientados (PHELPS; RAND; RYAN, 2007; WELLS, 2007). De forma geral e empírica, dentro de um ambiente reprodutivo a agregação com várias espécies começa e para de cantar de forma sincrônica, e essa sincronia sugere que os machos respondem aos cantos heteroespecíficos tornando mais provável o favorecimento por estarem juntos. No entanto, a vantagem da agregação heteroespecífica ainda deve ser testada experimentalmente em várias espécies.

4.4 Padrão de ocupação do gradiente vertical como sítios de vocalização

De forma similar ao ambiente acústico, no ambiente espacial também não houve partilha na ocupação de sítios de vocalização dentro do gradiente vertical pelas espécies. Apesar disso, é claro que algumas espécies possuem preferências ou limitações para a utilização desse gradiente. Contudo, há muita sobreposição, ou seja, muitas espécies possuem proporção de utilização de alturas similares ao se distribuírem pelos sítios de vocalização, mesmo dentro de agregações reprodutivas formadas por poucas espécies. A partilha seria esperada como um provável modelo para reduzir a confusão na propagação do sinal acústico ou até mesmo como um resultado evolutivo da competição por espaço físico. Dessa maneira haveria uma tendência à especialização na ocupação de alturas no

gradiente vertical disponível, algo como um típico padrão de zonação entre-marés (ver DAHL, 1952; JARAMILLO; MCLACHLAN; COETZEE, 1993; JANSSEN; MULDER, 2005). LÜDDECKE et al. (2000), ao contrário do observado no presente trabalho, encontraram um padrão bem evidente de partilha de sítios de vocalização em uma comunidade de anuros de grande altitude na região de Bogotá, na Colômbia.

A competição ainda é controversa por, em alguns casos, gerar padrões diferentes dos inicialmente esperados. BONO et al. (2012) notaram experimentalmente que indivíduos de uma população de vírus bacteriófagos expandiram a largura de nicho ao longo de gerações quando foram expostos à competição intensa. A teoria postula que isso acontece porque tais indivíduos mais generalistas experimentariam uma redução competitiva (COSTA et al., 2008). Dessa maneira, e trazendo essa ideia para o contexto de comunidade de anuros, eu me pergunto: “seria plausível postular que a competição interespecífica pudesse atuar da mesma forma e levar à expansão na ocupação do nicho espacial pelas espécies em vez de reduzi-los?” Com a expansão da ocupação do gradiente vertical o indivíduo, e consequentemente a espécie, poderia se acomodar dentro da comunidade, mesmo que sua altura ótima já esteja ocupada por outra espécie. Segundo essa hipótese alternativa, considerando uma tendência à variabilidade genética e comportamental, seria esperado que o padrão dentro de agregações reprodutivas de anuros fosse de alta sobreposição espacial ou até mesmo que a ocupação fosse aleatória, mas jamais de partilha. Isso pode ser realidade para algumas espécies que realmente apresentam algum grau de plasticidade comportamental e podem exibir até mesmo mudanças em modos reprodutivos em face de situações adversas (TOLEDO et al., 2011). No entanto, esse padrão é esperado em habitats insulares, onde os recursos são mais limitados (MACARTHUR; DIAMOND; KARR, 1972), e já foi confirmado em comunidades herpetofaunísticas por RODDA; DEAN-BRADLEY, 2002.

A realidade é que as agregações reprodutivas de anuros da Mata Atlântica são formadas por espécies de grupos filogenéticos muito distintos, e a hipótese alternativa citada acima poderia ter efeito mais pronunciado em espécies congenéricas, as quais seriam competidoras mais fortes caso a disponibilidade de recursos fosse altamente limitada, pois possuem necessidades ambientais mais parecidas (DARWIN, 1859; FUTUYMA, 1992). Contudo, apenas os representantes

da família Hylidae, dentro do contexto do presente trabalho, conseguiram efetivamente escalar o substrato vertical na intenção de ocupar sítios de vocalização acima da linha do solo ou da água (Tabela 6). É evidente que a evolução de dígitos com aparato aderente (discos adesivos) favoreceu a grande diversificação nessa família em especial. Por isso, é importante lembrar que a maioria das espécies nas comunidades de anuros tropicais pertence a essa família (Duellman 1999). Para tanto, o restante das espécies ocupa apenas o solo ou o espelho d'água, restringindo assim a altura de seus sítios de vocalização (BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002a).

Desta forma, voltando à hipótese original (já que não se trata de animais insulares), seria esperado que a partilha pudesse ocorrer apenas dentro de Hylidae, embora essa hipótese não tenha sido testada. Ao observar a Tabela 6, podemos dizer que também há muita redundância na ocupação do estrato vertical mesmo dentro da família Hylidae, talvez por conta de sua diversificação atrelada à impressionante capacidade de explorar o ambiente vertical. Apesar disso, dentro de Hylidae há um padrão de quanto maior o tamanho da espécie mais alto pode ser a ocupação do gradiente vertical (Figura 5). Mesmo assim, dentro dessa família, essa habilidade não implica necessariamente que possa haver redução na sobreposição no gradiente vertical entre as espécies. E se o tamanho do corpo restringe de fato a altura máxima do poleiro e da faixa de frequência ocupada pela vocalização (BEE, 2002), a tendência é que espécies de pequeno porte ocupem estratos mais baixos e espécies maiores estratos mais altos dentro do ambiente reprodutivo, o que não eliminaria o problema da interferência acústica, pois espécies de tamanhos similares vocalizam em canais acústicos similares e também ocupariam sítios de vocalização com alturas similares. Para avaliar se a competição por canais acústicos é capaz de interferir na altura do sítio de vocalização seria necessário observar se espécies com alta sobreposição acústica deslocam a altura de seu poleiro quando estão em simpatria, como ocorre, por exemplo, em lagartos do gênero *Anolis*, quando há alta similaridade em tamanho do corpo (LISTER, 1976). Como conclusão, aqui também fica claro que não conseguimos inferir o papel da competição na organização espacial das agregações reprodutivas no gradiente vertical.

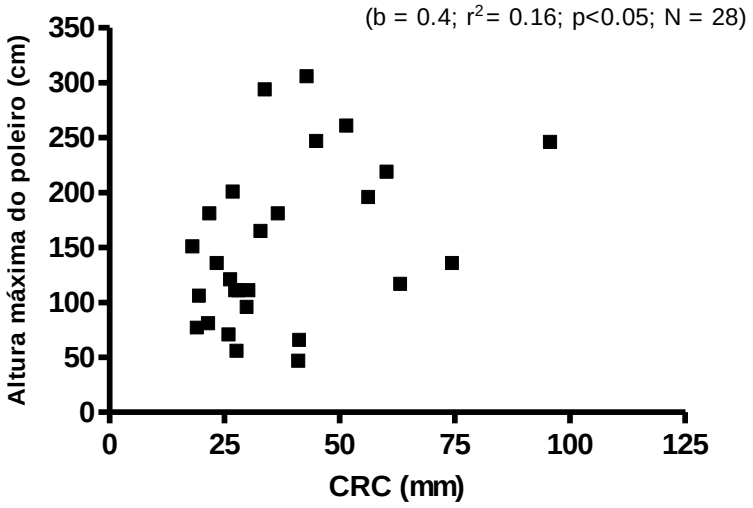

Figura 5 – Efeito do comprimento rostro-cloacal (CRC) médio sobre a altura máxima atingida como sítio de vocalização no gradiente vertical, considerando 28 diferentes espécies de anuros da família Hylidae registradas nos 16 ambientes reprodutivos estudados

5 CONCLUSÕES

O padrão de partilha, esperado inicialmente como um resultado da competição, não ocorreu na ocupação do ambiente acústico e também foi ausente na distribuição vertical dos sítios de vocalização ocupado pelas espécies nas diferentes agregações reprodutivas avaliadas. Ao contrário disso, foram predominantes as ocupações aleatórias e, em algumas agregações, ocorreu padrão significativo de alta sobreposição. De maneira geral, isso não refuta completamente a ideia de que a competição não aconteça entre os pares de espécies. O ambiente reprodutivo é colonizado todas as noites pelas espécies que o utilizam. Minha hipótese é a de que essa colonização tem natureza efêmera, porque a ocupação do ambiente acústico dura apenas o período de uma noite, e muito provavelmente não haveria tempo para a competição agir fortemente para organizar um padrão reconhecível de partilha. Contudo, essa hipótese deve ser testada experimentalmente e o uso do recurso acústico deve ser avaliado com mais detalhes dentro dos ambientes de reprodução.

A hipótese do efeito da poluição sonora no ambiente de reprodução como um possível prejuízo na comunicação intraespecífica também precisa ser testada, já que a propriedade temporal “duração do canto”, quanto interagiu com as propriedades espectrais, também não ajudou a distinguir espécies nas ricas agregações avaliadas. Algumas características do canto, como a frequência dominante, provavelmente são mais determinantes na fonotaxia positiva e reconhecimento da espécie, a percepção específica dessa propriedade pelas fêmeas pode reduzir os problemas de localização de parceiros no ambiente reprodutivo e a sobreposição geral de bandas de frequência entre espécies não deve restringir a busca de machos coespecíficos por parte das fêmeas. Se a habilidade das fêmeas para localizar machos coespecíficos em agregações com muitas espécies for a mesma que em agregações com poucas espécies, coros heteroespecíficos não devem restringir a comunicação intraespecífica e prejudicar a reprodução. Em adição, para completar o panorama de entendimento, algo que ainda deve ser investigado estatisticamente é a formação de turnos de vocalização, que aparentemente também não reflete um possível efeito da competição.

Em relação à ocupação no gradiente vertical, o teste deve ser feito apenas para os hilídeos, que possuem habilidade de escalar a vegetação. Nessa família foi possível concluir que quanto maior o tamanho do corpo mais altos os sítios de vocalização que podem ser explorados. Nesse contexto é preciso testar se espécies com alta sobreposição

acústica deslocam seu sítio de vocalização no gradiente vertical quando estão em simpatria.

Outras análises envolvendo a disponibilidade de recursos nos ambientes de reprodução e testes experimentais para as questões levantadas no presente estudo devem nos ajudar a compreender o papel da evolução e das interações biológicas no contexto da ocupação de espaços ecológicos pelos anuros, o que muito provavelmente fornecerá evidências mais claras de como altas concentrações de espécies são geradas na natureza.

REFERÊNCIAS

AICHINGER, M. Annual activity patterns of anuran in a seasonal neotropical environment. **Oecologia**, Berlin, v. 71, p. 583-592, 1987.

AIDAR, M.P.M.; GODOY, J.R.L.; BERGMANN, J.; JOLY, C.A. Atlantic Forest succession over calcareous soil, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, SP. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 24, n. 4, p. 455-469, 2001.

ALCOCK, J. **Comportamento animal:** uma abordagem evolutiva. 9 ed. Porto Alegre:editora Artmed, 2011. 606p.

AMÉZQUITA, A.; FLECHAS, S.V.; LIMA, A.P.; GASSER, H.; HÖDL, W. Acoustic interference and recognition space within a complex assemblage of dendrobatid frogs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 108, n. 41, p. 17058–17063, 2011.

ARAUJO, C.O.; CONDEZ, T.H.; BOVO, R.P.; CENTENO, F.C.; LUIZ, A.M. Amphibians and reptiles of the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP: an Atlantic Forest remnant of Southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 10, n.4, p. 257-274, 2010.

BALLANCE, L.T.; PITMAN, R.L.; REILLY, S.B. Seabird community structure along a productivity gradient: importance of competition and energetic constraint. **Ecology**, Tempe ,v. 78, n. 5, p. 1502–1518, 1997.

BEE, M.A. Territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*) do not assess fighting ability based on size related variation in acoustic signals. **Behavioral Ecology**, Cary, v. 13, n.1, p. 109–124, 2002.

BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. **Ecology:** Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, 1986. 876p.

BERNARDE, P.S. Ambientes e temporada de vocalização da anurofauna no município de Espigão do Oeste, Rondônia, Sudoeste da Amazônia-Brasil. **Biota Neotropica**,Campinas, v. 7, n. 2, p. 88-92, 2007.

BERTOLUCI, J. Annual patterns of breeding activity in Atlantic rainforest anurans. **Journal of Herpetology**, Athens, v. 32, n. 4, p. 607-611, 1998.

BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M.T. Utilização de hábitats reprodutivos e micro-hábitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 42, n. 11, p. 287–297, 2002a.

BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M.T. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, v. 23, p. 161-167, 2002b.

BERTOLUCI, J.; BRASSALOTI, R.A.; RIBEIRO JR., J.W..; VILELA, V.M.F.N.; SAWAKUSHI, H.O. Species composition and similarities among anuran assemblages of forest sites in southeastern Brazil. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 64, n. 4, p. 364-374, 2007.

BONO, L.M.; GENSEL, C.L.; PFENNIG, D.W.; BURCH, C.L. Competition and the origins of novelty: experimental evolution of niche-width expansion in a virus. **Biology Letters**, London, v. 9, n. 1, p. 1-5, 2012.

BOSCHILIA, S.M.; OLIVEIRA, E.F.; THOMAZ, S.M. 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. **Oecologia**, Berlin, v. 156, n. 1, n. 203-214, 2008.

BOUL, K.E.; FUNK, W.C.; DARST, C.R.; CANNATELLA, D.C.; RYAN, MJ. Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 274, p. 399-406, 2007.

BOURNE, G.R.; YORK, H. Vocal behaviors are related to nonrandom structure of anuran breeding assemblages in Guyana. **Ethology Ecology & Evolution**, Firenze, v. 13, p. 313-329, 2001.

BOWERS, M.A.; BROWN, J.H. Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? **Ecology**, Tempe, v. 63, n. 2, p. 391-400, 1982.

CANELAS, M.A.S.; BERTOLUCI, J. Anurans of the Serra do Caraça, Southeastern Brazil: species composition and phenological patterns of calling activity. **Iheringia, Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 97, n. 1, p. 21-26, 2007.

CARDOSO, A.J.; ANDRADE, G.V.; HADDAD, C.F.B. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 49, n. 1, p. 241-249, 1989.

CAVENDER-BARES, J.; KOZAK, K.H.; FINE, P.V.A.; KEMBEL, S.W. The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, Oxford, v. 12, p. 693–715, 2009.

CEPAGRI (CENTRO DE PESQUISAS METEREOLÓGICAS E CLIMÁTICAS APLICADAS A AGRICULTURA) 2010. Referência eletrônica. Disponível em: http://www.cpa.unicamp.br/. Acesso em: 05 maio 2010. 2010.

CHEK, A.A.; BOGART, J.P.; LOUGHEED, S.C. Mating signal partitioning in multi-species assemblages: a null model test using frogs. **Ecology Letters**, Oxford, v. 6, p. 235-247, 2003.

CIANCIARUSO, M.V.; SILVA, I.A.; BATALHA, M.A. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community ecology. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.

CONNELL, J. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos**, Copenhagen, v. 35, p. 131-138, 1980.

CONNOR, E.F.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? **Ecology**, Tempe, v. 60, p. 1132-1140, 1979.

CONTE, C.E.; MACHADO, R.A. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 22, n. 4, p. 940-948, 2005.

COSTA, G.C.; MESQUITA, D.O.; COLLI, G.R.; VITT, L.J. Niche Expansion and the Niche Variation Hypothesis: Does the Degree of Individual Variation Increase in Depauperate Assemblages? **American Naturalist**, Chicago, v. 172, n. 6, p. 868-877, 2008.

CRUZ-BARROS, M.A.V.; CORRÊA, A.M.S.; MAKINO-WATANABE, H. Estudo polínico das espécies de Aquifoliaceae, Euphorbiaceae, Lecythidaceae, Malvaceae, Phytolaccaceae e Portulacaceae ocorrentes na restinga da Ilha do Cardoso (Cananéia, SP, Brasil). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 1, p. 145-162, 2006.

DAHL, E. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. **Oikos**, Copenhagen, v. 4, p. 1-27, 1952.

DARWIN, C. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggled for Life**. London: John Murray 1859. 502p.

DONNELY, M.A.; GUYER, C. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. **Oecologia**, Berlin, v. 98, p. 291-302, 1994.

DUELLMAN, W.E. (Ed.). **Patterns of distribution of amphibians – a global perspective**. Baltimore:The Johns Hopkins University Press, 1999. 648p.

DUELLMAN, W.E.; PYLES, R.A. Acoustic resource partitioning in anuran communities. **Copeia**, Lawrence, v. 3, p. 639-649, 1983.

DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. 2nd ed. New York: Macgraw-Hill, 1994. 670p.

ERDTMANN, L.; AMÉZQUITA, A. Differential evolution of advertisement call traits in dart-poison frogs (Anura: Dendrobatidae). **Ethology**, Berlin, v. 115, p. 801–811, 2009.

ERNST, R.; RÖDEL, M.O. Community assembly and structure of tropical leaf-litter anurans. **Ecotropica**, Bonn, v. 12, p. 113-129, 2006.

FERRARI, J.A.; HIRUMA, S.T.; KARMANN, I. 1998. Caracterização morfométrica de uma superfície cárstica do Vale do Ribeira, São Paulo (Núcleo Caboclos – PETAR). **Revista IG**, São Paulo, v. 18, n. 1/2, p. 9-17, 1998.

FIGUEIREDO, W.M.B.; SILVA, J.M.C.; SOUZA, M.A. Biogeografia e conservação da biodiversidade; In ROCHA, C.F.D.; BERGALLO, H.G.; SLUYS, M.V.; ALVES, M.A.S.; (Ed.). **Biologia da Conservação:** essências. São Carlos:Editora Rima 2006. p. 135-156.

FORTI, L.R. Temporada reprodutiva, micro-habitat e turno de vocalização de anfíbios anuros em lagoa de Floresta Atlântica, no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz De Fora, v. 11, n. 1, p. 89-98, 2009.

FRANÇA, F.G.R.; ARAÚJO, A.F.B. Are there co-occurrence patterns that structure snake communities in Central Brazil? **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v.67, n. 1, p. 33-40, 2007.

FUNARI, P.L.; DE VUONO, Y.S.; SALUM, S.T. Balanço hídrico de duas áreas de Mata Atlântica: reserva biológica de Paranapiacaba e Parque Estadual da Ilha do Cardoso (Estado de São Paulo). PEREIRA, M.F.A.; MASSEI, M.A.S.(Ed.). In: CONGRESSO DA SOCIEDADE BOTÂNICA DE SÃO PAULO, 6., 1986 São Paulo. **Anais do 6° Congresso da Sociedade Botânica de São Paulo** Campinas:**Sociedade Botânica de São Paulo**, 1987. p. 95-101.

FUTUYMA, D. **Biologia evolutiva**. 2 ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 641p.

GERHARDT, H.C. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. **Animal Behaviour**, London, v. 42, p. 615-635, 1991.

GERHARDT, H.C. Evolution of Acoustic Communication: a Multi-Level Analysis of Signal Variation. **Bioacoustics**, Oxon .v.21, n1, p. 9-11, 2012.

GERHARDT, H.C.; HUBER, F. **Acoustic communication in insects and anurans:** common problems and diverse solutions. Chicago;London:The University of Chicago Press, 2002.531p.

GERHARDT, H.C.; BEE, M.A. Recognition and Localization of Acoustic Signals. In: NARINS, P.M.; FENG, A.S.; FAY, R.R.; POPPER, A.N. (Ed.). **Hearing and sound communication in Amphibians**. New York: Springer, 2007. p. 113-146.

GOICOECHEA, N.; DE LA RIVA, I.; PADIAL, J. M. Recovering phylogenetic signal from frog mating calls. **Zoologica Scripta**, Stockholm, v. 39, p. 141–154, 2010.

GOTELLI, N.J.; GRAVES, G.R. **Null models in ecology**. Princeton Editorial Associates, 1996. 357p.

GOTELLI, N.J.; G.L. ENTSMINGER. **EcoSim:** Null models software for ecology. Version 7. Jericho:Acquired Intelligence . & Kesey-Bear., 2009. VT 05465, Disponível em: http://garyentsminger.com/ecosim.htm. Acesso em: 13 janeiro 2010. 2010.

GRANDINETTI, L.; JACOBI, C.M. 2005. Distribuição estacional e espacial de uma taxocenose de anuros (Amphibia) em uma área antropizada em Rio Acima - MG. **Lundiana**, Belo Horizonte, v. 6, n. 1, p. 21-28, 2005.

GUERRA, C.; BALDO, D.; ROSSET, S.; BORTEIRO, C.; KOLENC, F. Advertisement and release calls in neotropical toads of the *Rhinella granulose* group and evidence of

natural hybridization between *R. bergi* and *R. major* (Anura: Bufonidae). **Zootaxa,** Auckland, v. 3092, p. 26-42, 2011.

HADDAD, C.F.B.; POMBAL-JR., J.P.; BATISTIC, R.F. Natural hybridization between diploid and tetraploid species of Leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). **Journal of Herpetology**, Athens, v. 4, p. 425-430, 1994.

HAIRSTON, N.G. Evolution under interspecific competition: field experiments on terrestrial salamanders. **Evolution**, Lancaster, v. 34, p. 409-420, 1980a.

HAIRSTON, N.G. The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. **Ecology**, Tempe, v. 61, p. 817-826, 1980b.

HAIRSTON, N.G. **Community Ecology and Salamander Guilds.** Cambridge, UK.: Cambridge University Press, 1987. 244p.

HARTMANN, M.T.; HARTMANN, P.A.; HADDAD, C.F.B. Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil. **Iheringia,** Série Zoologia , Porto Alegre, v. 100, n. 3, p. 207-215, 2010.

HEYER, W.R.; RAND, A.S.; CRUZ, C.A.G.; PEIXOTO, O.; NELSON, C.E. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 31, p. 231–410, 1990.

HIROSHI, I.; KOSUKE, H.; KOHEI, K. Biotic and Abiotic Factors Affecting the Structures of Ground Invertebrate Communities in Japanese Cedar Dominant Forests. **Eurasian journal of forest research,** Sapporo, v. 8, n. 1, p. 1-13, 2005.

HÖDL, W. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. **Oecologia**, Berlin, v. 28, p. 351-363, 1977.

HSU, M.Y.; KAM, Y.C.; FELLERS, G.M. Temporal organization of an anuran acoustic community in a Taiwanese subtropical forest. **Journal of Zoology**, London, v. 269, p. 331-339, 2006.

HUITU, O.; NORRDAHL, K.; KORPIMAKI, E. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities. **Ecography**, Copenhagen, v. 27, p. 197-206, 2004.

HUTCHINSON, G.E. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, Chicago, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.

JANSSEN, G.; MULDER, S. Zonation of macrofauna across sandy beaches and surf zones along the Dutch coast. **Oceanologia**, Hong Kong, v. 47, n. 2, p. 265-282, 2005.

JARAMILLO, E.; MCLACHLAN, A.; COETZEE, P. Intertidal zonation patterns of macroinfauna over a range of exposed sandy beaches in south-central Chile. **Marine Ecology Progress Series,** Amelinghausen, v. 101, p. 105-118, 1993.

JUNCÁ, F.A. Diversidade e uso de hábitat por anfíbios anuros em duas localidades de Mata Atlântica, no norte do estado da Bahia. **Biota-Neotropica**, Campinas, v. 6, n. 2, p. 1-17, 2006.

KAEFER I.L.; LIMA A.P. Sexual signals of the Amazonian frog *Allobates paleovarzensis*: geographic variation and stereotypy of acoustic traits. **Behaviour**, Leiden, v. 149, n. 1, p. 15-33, 2012.

KANAMADI, R.D.; SCHNEIDER, H.; HIREMATH, C.R.; JIRANKALI, C.S. Vocalization of the Tree frog *Polypedates maculatus* (Racophoridae). **Journal of Biosciences**, Bangalore, v. 18, n. 2, p. 239-245, 1993.

KNEITEL, J.M.; CHASE, J.M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, Oxford, v. 7, p. 69-80, 2003.

KOSKELA, H.; HANSKI, I. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. **Annales Zoologici Fennici**, Helsinki, v. 14, p. 204-223, 1977.

KREBS, C.J. **Ecological methodology**. 2nd ed. Vancouver: Addison-Wesley Educational Publishers, 1998. 581p.

KREBS, C.J. **Ecology:** The experimental analysis of distribution and abundance. Benjamin Cummings. 6th ed. San Francisco: Pearson, 2009. 655 p.

KRUGER, R.F.; CARVALHO, C.J.B.; RIBEIRO, P.B. Assembly rules in Muscid Fly assemblages in the grasslands Biome of Southern Brazil. **Neotropical Entomology,** Londrina, v. 39, n. 3, p. 345-353, 2010.

KUNTE, K. Competition and species diversity: removal of dominant species increases diversity in Costa Rican butterfly communities. **Oikos**, Copenhagen, v. 117, p. 69-76, 2008.

LAWTON, J.H. Are there general laws in ecology? **Oikos**, Copenhagen, v. 84, p. 177-192, 1999.

LAWTON, J.H.; STRONG, D.R. Community patterns and competition in folivorous insects. **American Naturalist**, Chicago, v. 118, p. 317-338, 1981.

LISTER, B.C. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards I: ecological consequences of reduced competition. **Evolution,** Lancaster, v. 30, p. 659-676, 1976.

LÜDDECKE, H.; AMÉZQUITA, A.; BERNAL, X.; GUZMÁN, F. Partitioning of vocal activity in a Neotropical Highland-frog community. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Lisse, v. 35, p. 185-194, 2000.

MACARTHUR, R.H.; DIAMOND, J.M.; KARR, J.R. Density compensation in island faunas. **Ecology**, Tempe, v. 53, p. 330–342, 1972.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, Chicago, v. 101, p. 377-385, 1967.

MACHADO, G.E.M.; NASSAR, C.A.G. Assembléia de macroalgas de dois manguezais do Núcleo Picinguaba – Parque Estadual da Serra do Mar, São Paulo, Brasil. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 58, n. 4, p. 835-846, 2007.

MACHADO, G.E.M.; SILVA, B.S.O.; NASSAR, C.A.G. Macroalgas marinhas bentônicas do Núcleo Picinguaba – Parque Estadual da Serra do Mar (Ubatuba-SP): Enseada da Fazenda. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 5, n. 2, p. 165-167, 2007.

MENGE, B.A.; OLSON, A.M. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 5, n. 2, p. 52-57, 1990.

MORRIS, R.J.; LEWIS, O.T.; GODFRAY, H.C.J. Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. **Letters to Nature**, London, v. 428, p. 310-313, 2004.

NARVAES, P.; BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M.T. Composição, uso de hábitat e estações reprodutivas das espécies de anuros da floresta de restinga da Estação Ecológica Juréia-Itatins, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, n. 2, p. 117-123, 2009.

PAGE, R.; RYAN, M.J. The effect of signal complexity on localization performance in bats that localize frog calls. **Animal Behaviour**, London, v. 76, p. 761-769, 2008.

PAINE, R.T. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. **Oecologia**, Berlin, v. 15, p. 93-120, 1974.

PASSOS, F.C.; SILVA, W.R.; PEDRO, W.A.; BONIN, M.R. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 20, n. 3, p. 511-517, 2003.

PIANKA, E.R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systemetics**, Palo Alto v. 4, p. 53-74, 1973.

PHELPS, S.M.; RAND, A.S.; RYAN, M.J. The mixed-species chorus as public information: túngara frogs eavesdrop on a heterospecific. **Behavioral Ecology**, Cary, v. 18, n. 1, p. 108-114, 2007.

POMBAL JR., J.P. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 57, n. 4, p. 583-594, 1997.

POMBAL JR., J.P.; GORDO, M. Anfíbios Anuros da Juréia. In: MARQUES, O.A.V.; DULEBA, W. (Ed.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins Ambiente Físico, Flora e Fauna**. Ribeirão Preto, SP: Ed. Holos, 2004. p. 243-256.

POMBAL JR., J.P.; HADDAD, C.F.B. Estratégias e modos reprodutivos de Anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 45, n. 15, p. 201-213, 2005.

PRADO, C.P.A.; UETANABARO, M.; HADDAD, C.F.B. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, v. 26, p. 211-221, 2005.

PREININGER, D.; BÖCKLE, M.; HÖDL, W. Comparison of anuran acoustic communities of two habitat types in the Danum Valley conservation area, Sabah, Malaysia. **Salamandra**, Bonn, v. 43, n. 3, p. 129-138, 2007.

RAZGOUR, O.; KORINE, C.; SALTZ, D. Does interespecific competition drive patterns of habitat use in desert bat communities? **Oecologia**, Berlin, v. 167, p. 493-502, 2011.

RIBEIRO, A.C.; LIMA, F.C.T.; RICCOMINI, C.; MENEZES, N.A. Fishes of the Atlantic rainforest of Boracéia: testimonies of the Quaternary fault reactivation within a Neoproterozoic tectonic province in Southeastern Brazil. **Ichthyological Exploration of Freshwaters**, Munchen, v. 17, n. 2, p. 157-164, 2006.

ROBILLARD, T.; HOBEL, G.; GERHARDT, H.C. Evolution of Advertisement Signals in North American Hylid Frogs: Vocalizations as End-Products of Calling Behavior. **Cladistics**, Westport, v. 22, p. 533-545, 2006.

RODDA, G.H.; DEAN-BRADLEY, K. Excess density compensation of island herpetofaunal assemblages. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 29, p. 623-632, 2002.

ROMANINI, R.P. **A família Orquidaceae no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP**. 2006. 219p. Dissertação de(Mestrado em Biodiversidade vegetal e meio ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, 2006.

RYAN, M.J. Frequency modulated calls and species recognition in a Neotropical frog. **Journal of Comparative Physiology**, Berlin v. 150, n. 217-221, 1982.

RYAN, M.J.; COCROFT, R.B.; WILCZYNSKI, W. The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. **Evolution**, Lancaster, v. 44, p. 1869-1872, 1990.

RYAN, M.J.; RAND, A.S. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. **Evolution**, Lancaster, v. 47, n. 2, p. 647-657, 1993 (a).

RYAN, M.J.; RAND. A.S. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. **Philosophical Transactions of the Royal Society series B**, London, v. 340, p. 187-195, 1993 (b).

ROUGHGARDEN, J. Competition and theory in community ecology. **American Naturalist**, Chicago, v. 122, n. 5, p. 583-601, 1983.

SCHMIDT, A.K.D.; RÖMER, H.; RIEDE, K. Spectral niche segregation and community organization in a tropical cricket assemblage. **Behavioral Ecology**, Cary, p. 470-480, 2012.

SILVA, R.A.; MARTINS, I.A.; ROSSA-FERES, D.C. Bioacústica e sítio de vocalização em taxocenoses de anuros de área aberta no noroeste paulista. **Biota-Neotropica**, Campinas, v. 8, n. 3, p. 123-134, 2008.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, Berlin, v. 85, p. 74-79, 1990.

STURGES, H. The choice of a class-interval. **Journal of the American Statistical Association**, New York, v. 21, p. 65-66, 1926.

SULLIVAN, B.K. Temporal stability in hybridization between *Bufo microscaphus* and *Bufo woodhouse* (Anura: Bufonidae): Behavior and morphology. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 8, p. 233-247, 1995.

TARIFA, J.R. Unidades climáticas dos maciços litorâneos da Juréia-Itatins. p. 42-50. In: MARQUES, O.A.V.; DULEBA, W. (Ed.). **Estação Ecológica Juréia-Itatins Ambiente Físico, Flora e Fauna**. Ribeirão Preto, SP:Ed. Holos, 2004. 383p.

TOLEDO, L.F.; GARCIA, P.C.A.; LINGNAU, R.; HADDAD, C.F.B. A new species of *Sphaenorhynchus* (Anura; Hylidae) from Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 1658, p. 57–68, 2007.

TOLEDO, L.F.; GAREY, M.V.; COSTA, T.R.N.; LOURENÇO-DE-MORAES, R.; HARTMANN, M.T.; HADDAD, C.F.B. Alternative reproductive modes of Atlantic forest frogs. **Journal of Ethology**, Tokyo, v 30, p. 1-6, 2011.

VASCONCELOS, T.S.; ROSSA-FERES, D.C. Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities in Southeastern Brazil. **Phyllomedusa**, Piracicaba, v. 7, n. 2, p. 127-142, 2008.

VILELA, V.M.F.N.; BRASSALOTI, R.A.; BERTOLUCI, J. Anurofauna da floresta de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Sudeste do Brasil: composição de espécies e uso de sítios reprodutivos. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 11, n. 1, p. 83-94, 2011.

WEBB, C.O.; ACKERLY, D.D.; MCPEEK, M.A.; DONOGHUE, M.J. Phylogenies and Community Ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, p. 475–505, 2002.

WELLS, K.D. The social behavior of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, London, v. 25, p. 666-693, 1977.

WELLS, K.D. **The ecology and behavior of amphibians**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 2007. 1148p.

WELLS, K.D.; SCHWARTZ, J.J. The behavioral ecology of anuran communication. In: NARINS, P.M.; FENG, A.S.; FAY, R.R. (Ed.). **Hearing and sound communication in Amphibians**. New York: Springer, 2007. p. 44-86.

WILCZYNSKI, W; ZAKON, H.H.; BRENOWITZ, E.A. Acoustic communication in spring peepers: call characteristics and neurophysiological aspects. **Journal of Comparative Physiology A,** Berlin, v. 155, p. 577-584,1984.

WOODRUFF, D.S. Hybridization between two species of *Pseudophryne* (Anura: Leptodactylidae) in the Sydney basin, Australia. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, Sydney, v. 102, p. 131-147, 1978.

YANCHUKOV, A.; HOFMAN, S.; SZYMURA, J.M.; MEZHZHERIN, S.V.; MOROZOV-LEONOV, S.Y.; BARTON, N.H. ; NÜRNBERGER, B. Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and over time. **Evolution**, Lancaster, v. 60, n. 3, p. 583-600, 2006.

ZINA, J.; ENNSER, J.; PINHEIRO, S.C.P.; HADDAD, C.F.B.; TOLEDO, L.P. Taxocenose de anuros de uma mata semidecídua do interior do estado de São Paulo e comparações com outras taxocenoses do Estado, Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 7, n. 2, p. 49-58, 2007.

ZINA, J.; PRADO, C.P.A.; BRASILEIRO, C.A.; HADDAD, C.F.B. Anurans of the sandy coastal plains of the Lagamar Paulista, State of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 12, n. 1, p. 251-260, 2012.

APÊNDICES

APÊNDICE A – Espécies de anuros estudadas: fotografias e representações acústicas do canto de anúncio

Família **Bufonidae**

Rhinella icterica (Spix, 1824)

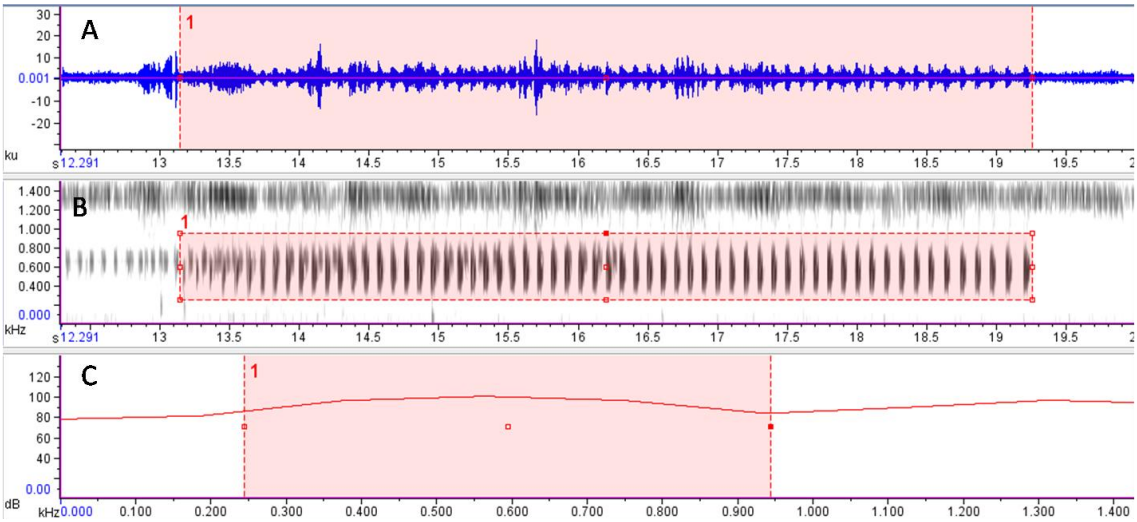

Figura 6 – Macho de *Rhinella icterica* e sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 92 %. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; (C) Espectro de intensidade

Família **Bufonidae**

Rhinella ornata (Spix, 1824)

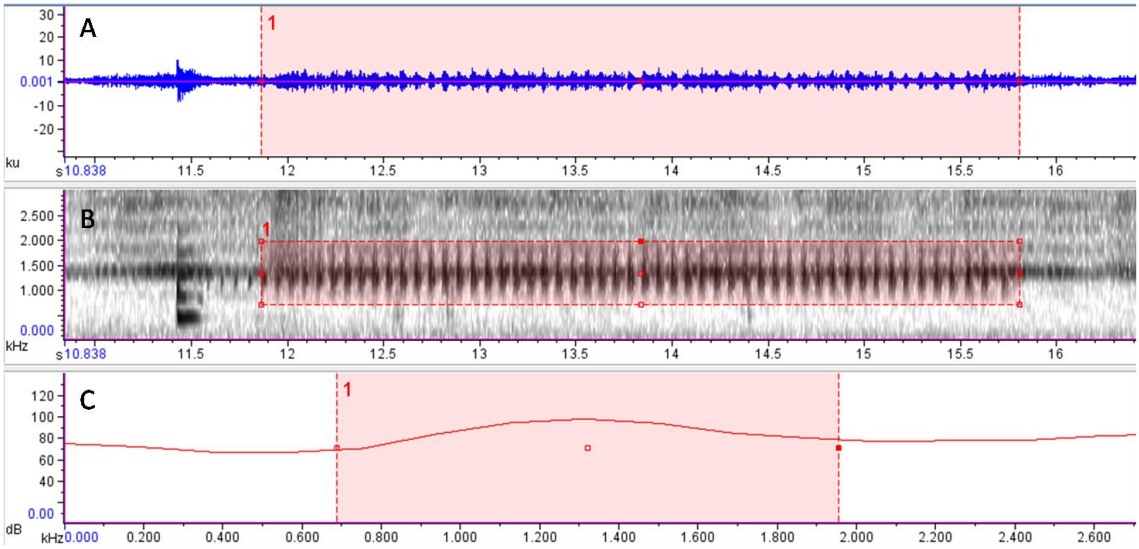

Figura 7 – Macho de *Rhinella ornata* e sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 92 %. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Aplastodiscus eugenioi (Carvalho-e-Silva e Carvalho-e-Silva, 2005)

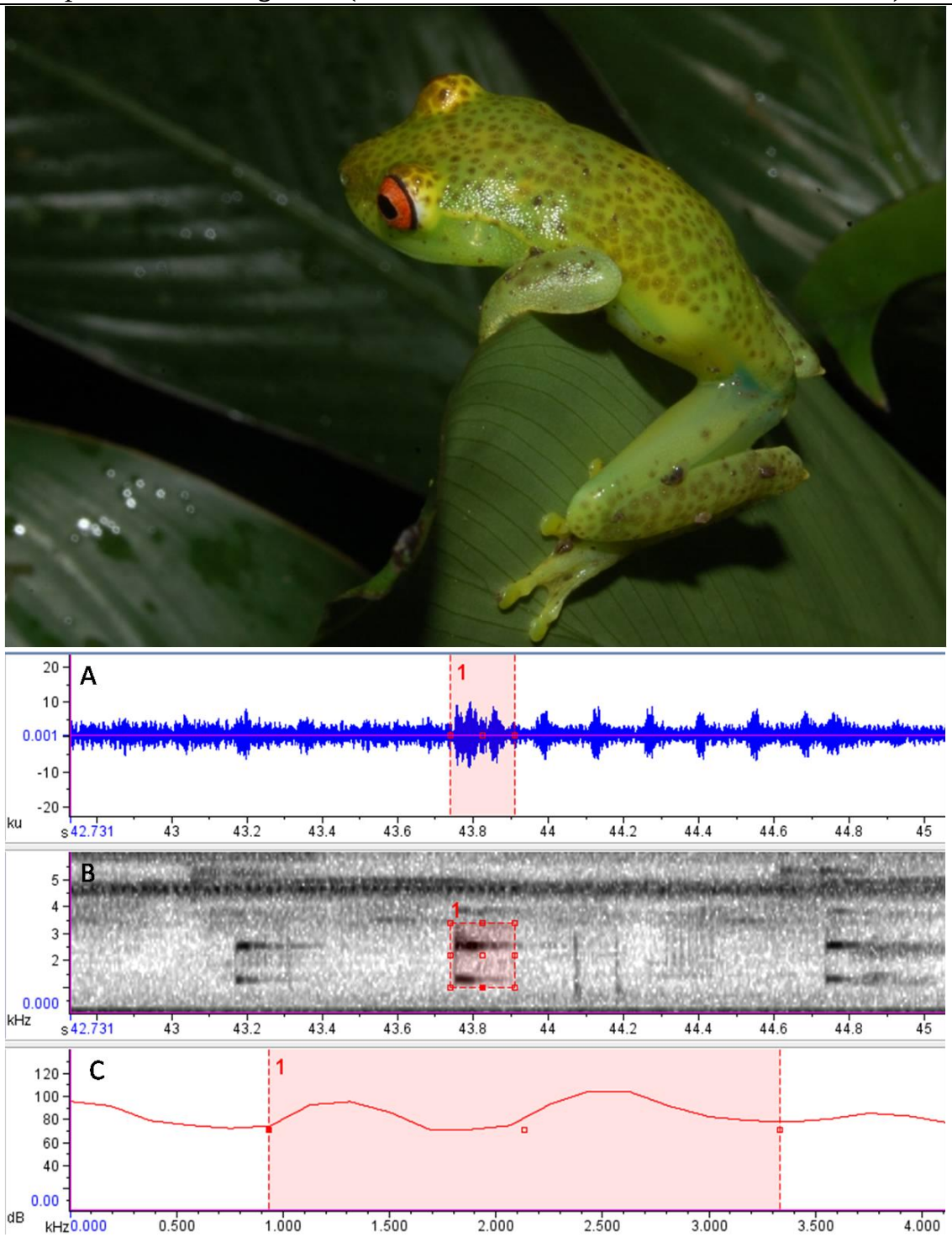

Figura 8 – Macho de *Aplastodiscus eugenioi* (Ilha Bela) e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 25˚C; umidade relativa do ar = 93 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Aplastodiscus leucopygius (Cruz e Peixoto, 1985)

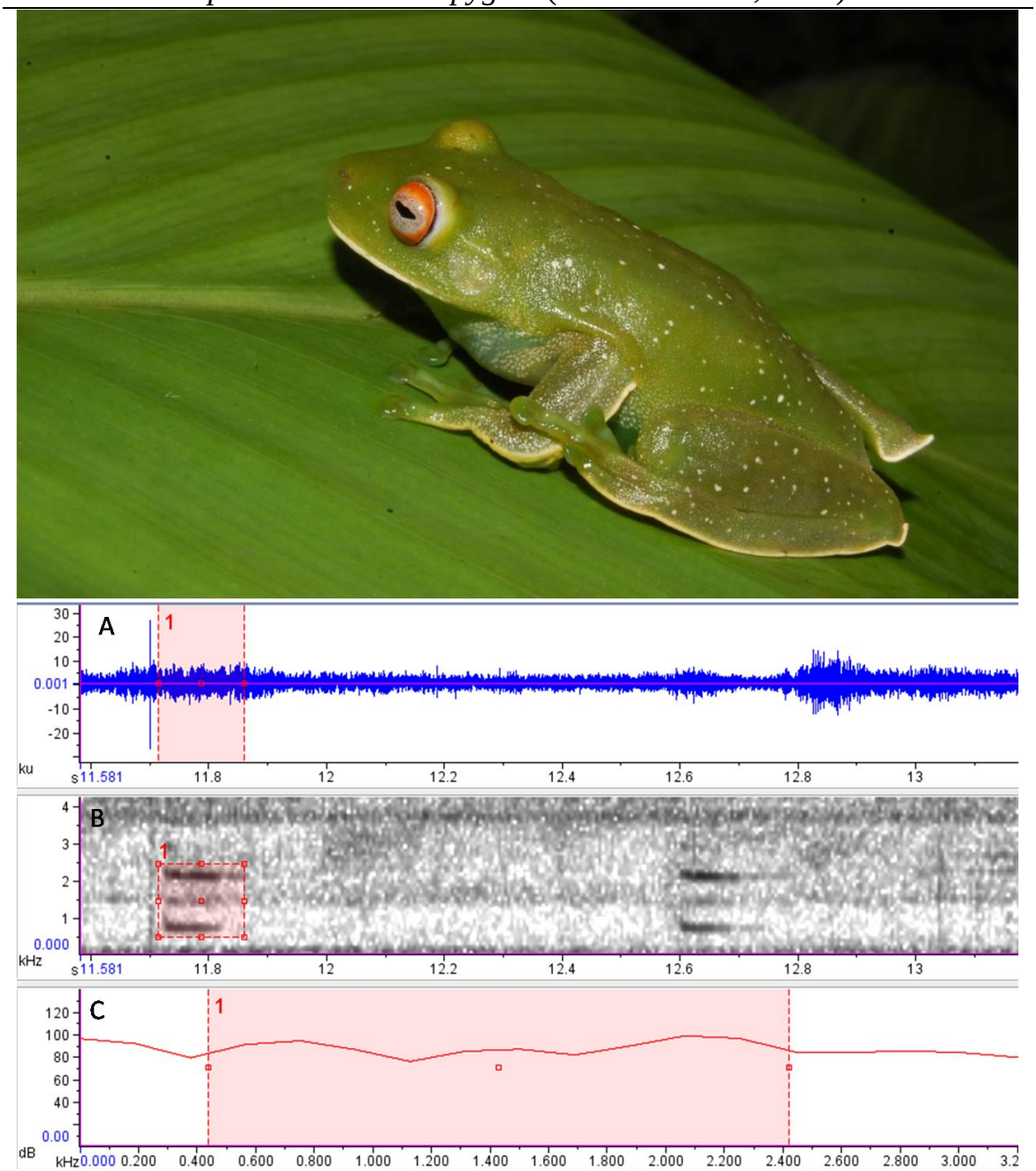

Figura 9 – Macho de *Aplastodiscus leucopygius* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 21˚C; umidade relativa do ar = 95 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Bokermannohyla hylax (Heyer, 1985)

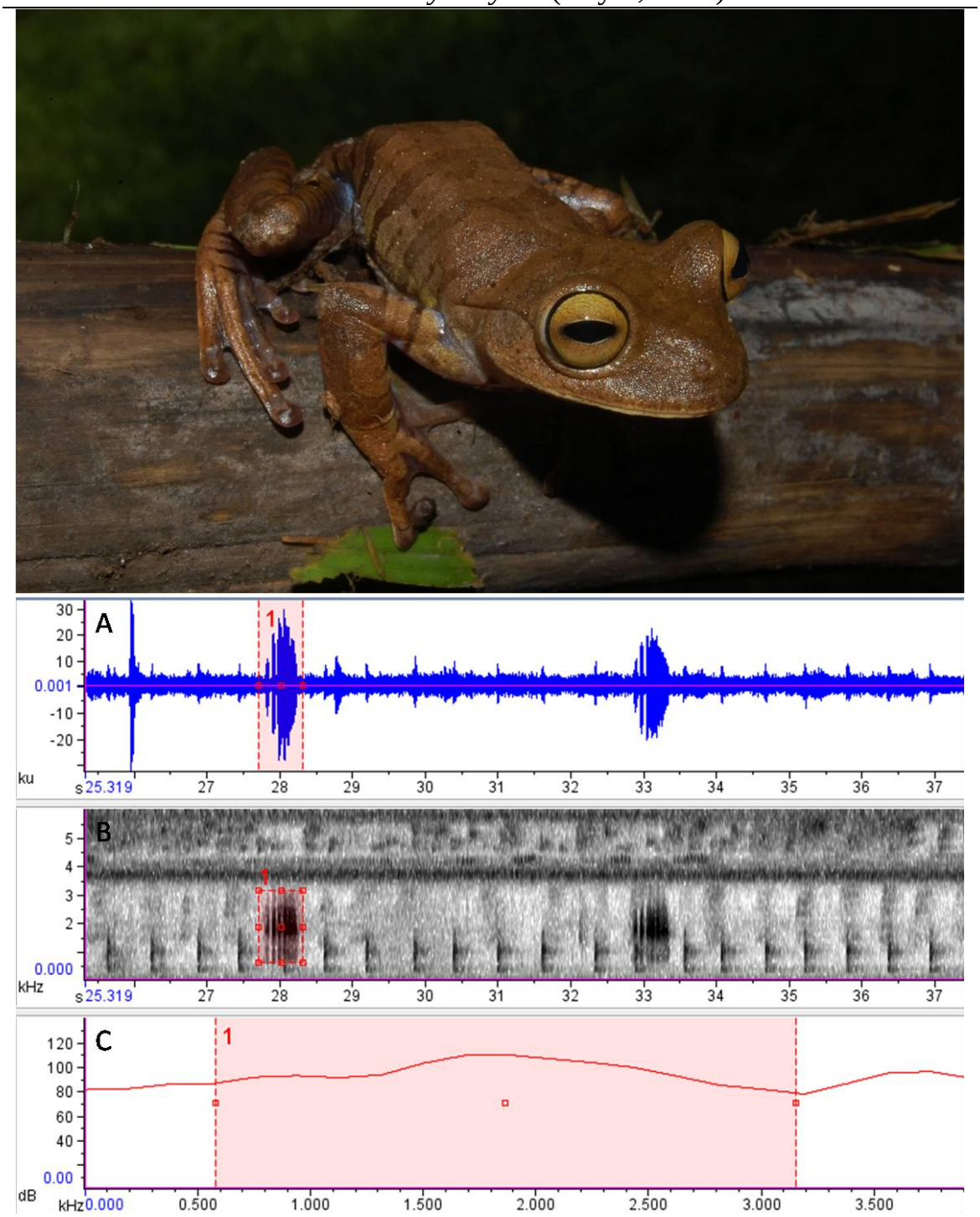

Figura 10 – Macho de *Bokermannohyla hylax* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 20˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus berthalutzae (Bokermann, 1962)

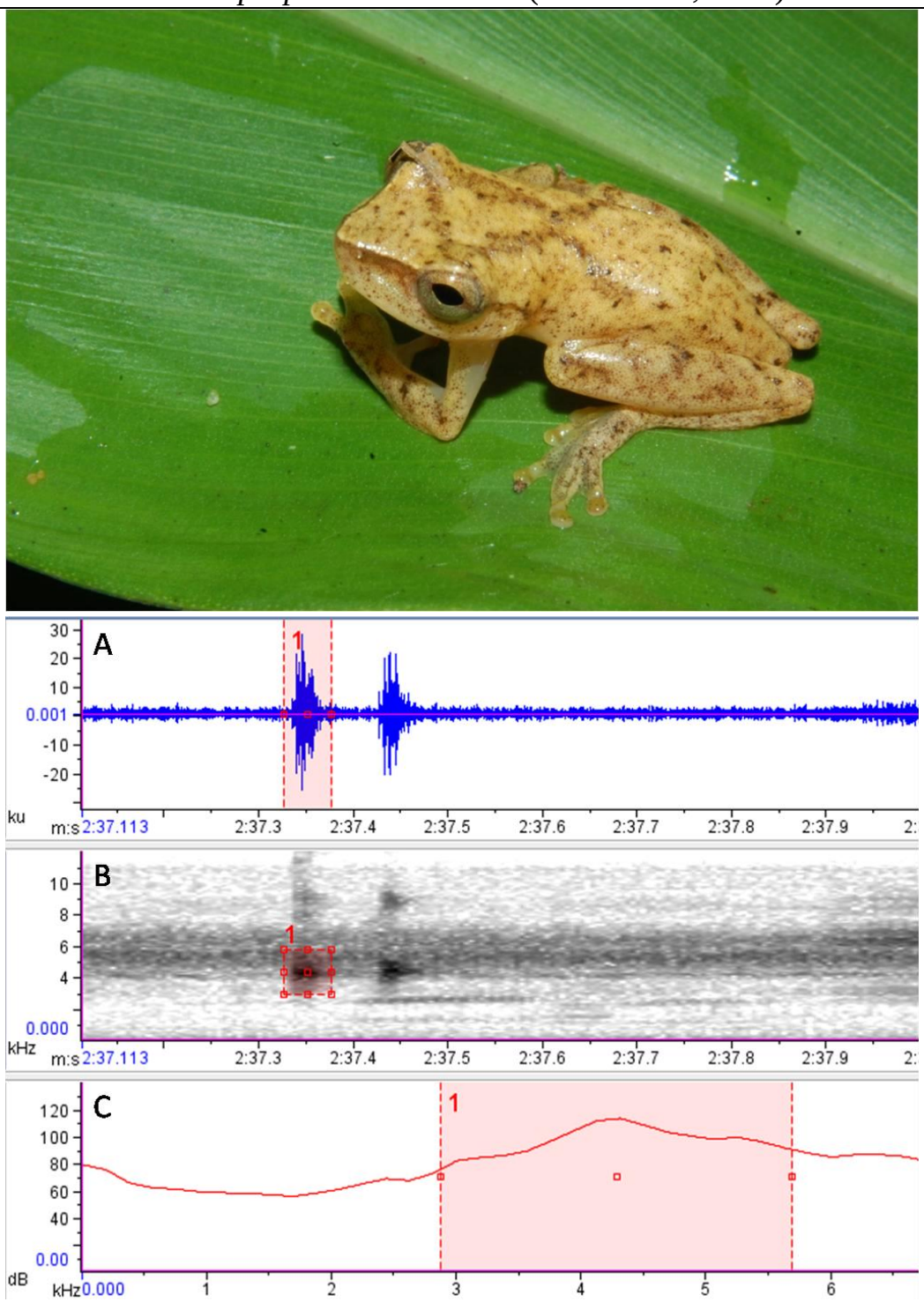

Figura 11 – Macho de *Dendropsophus berthalutzae* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Peruíbe, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus elegans (Wied-Neuwied, 1824)

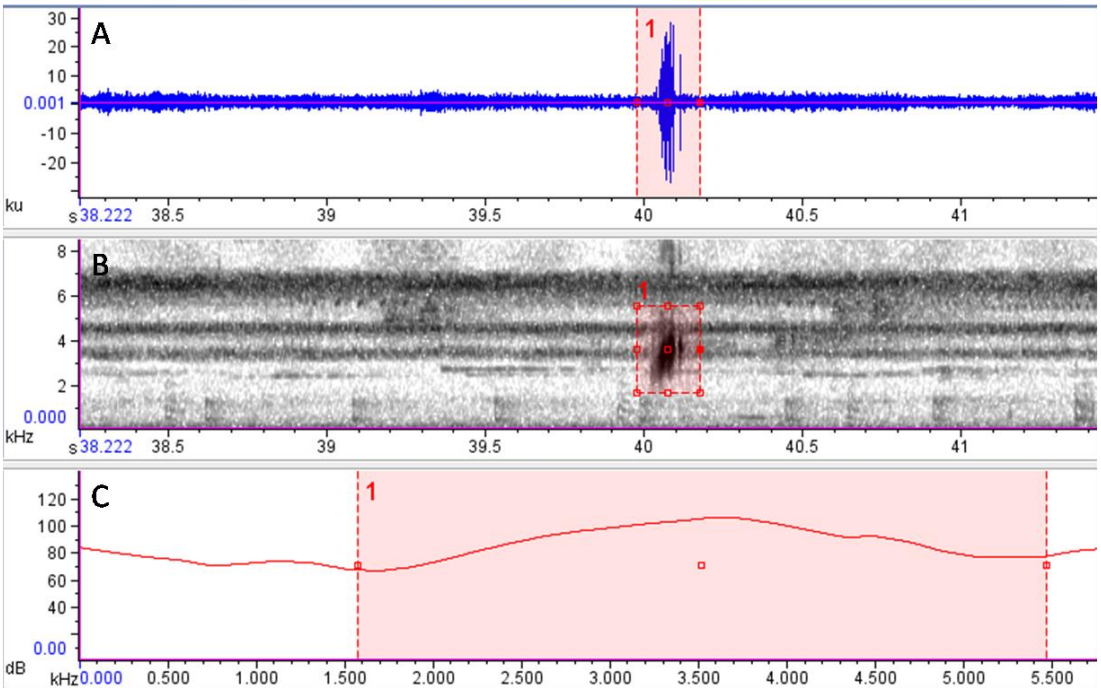

Figura 12 – Macho de *Dendropsophus elegans* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus giesleri (Mertens, 1950)

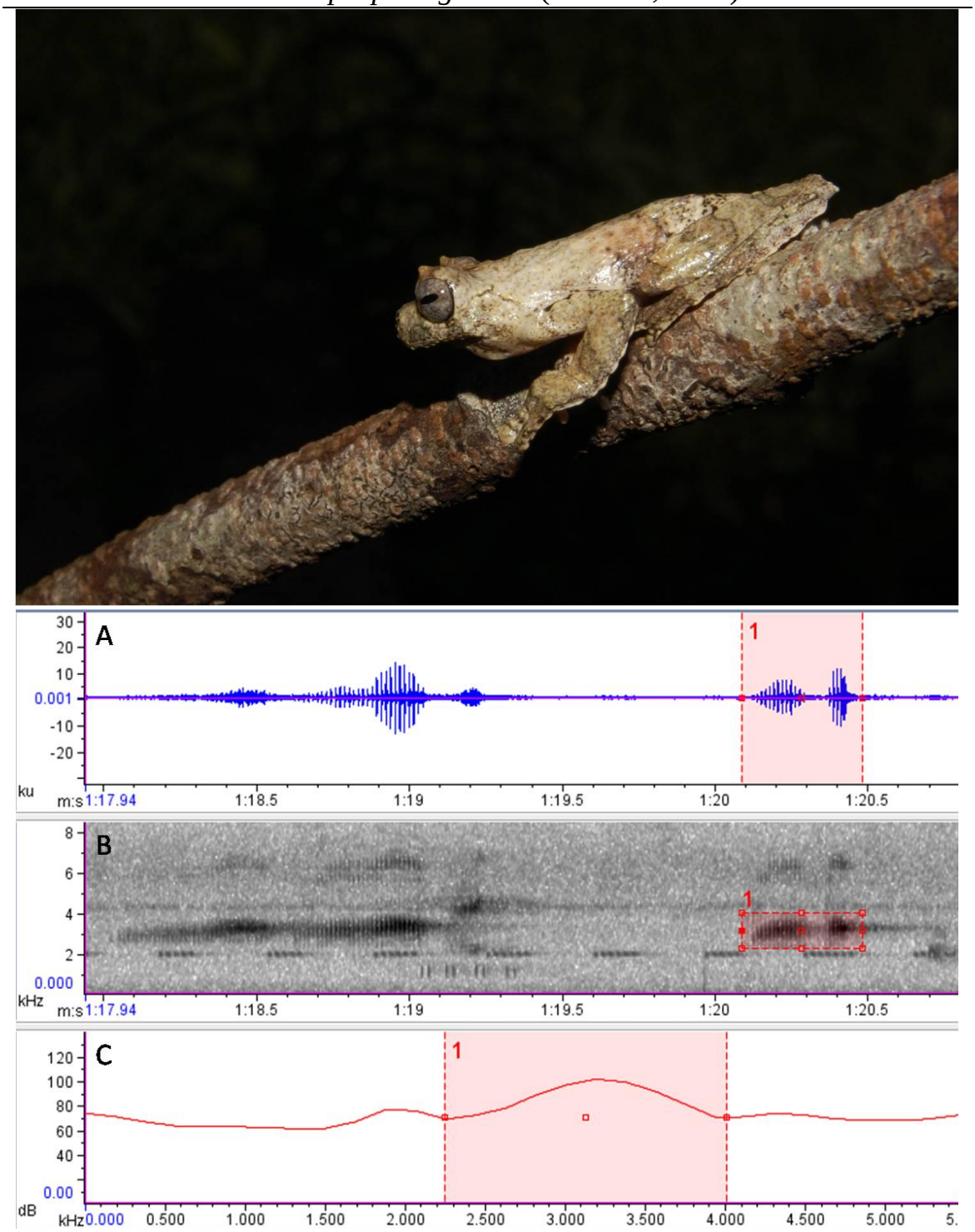

Figura 13 – Macho de *Dendropsophus giesleri* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17.5˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus microps (Peters, 1872)

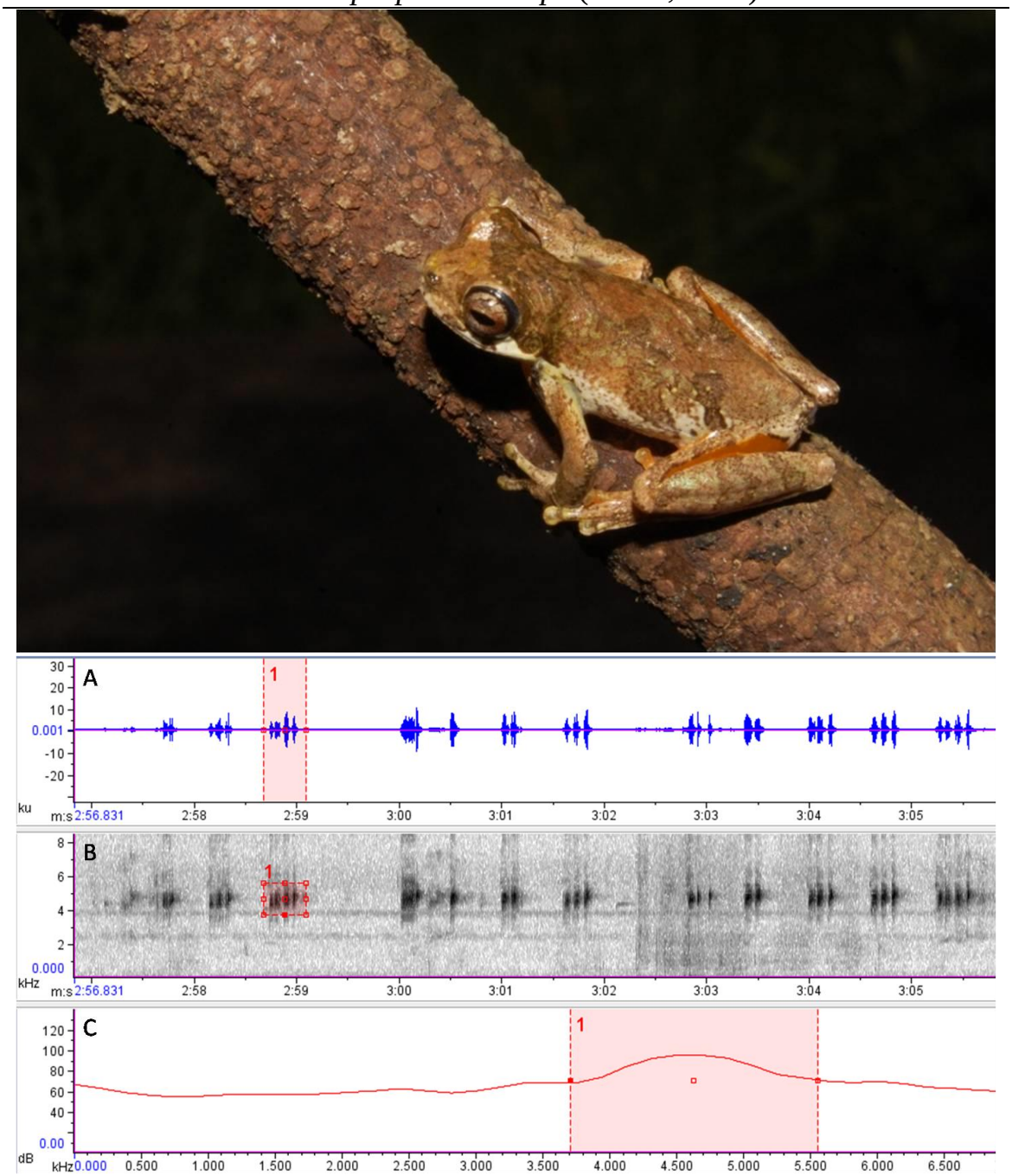

Figura 14 – Macho de *Dendropsophus microps* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17.5˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus minutus (Peters, 1872)

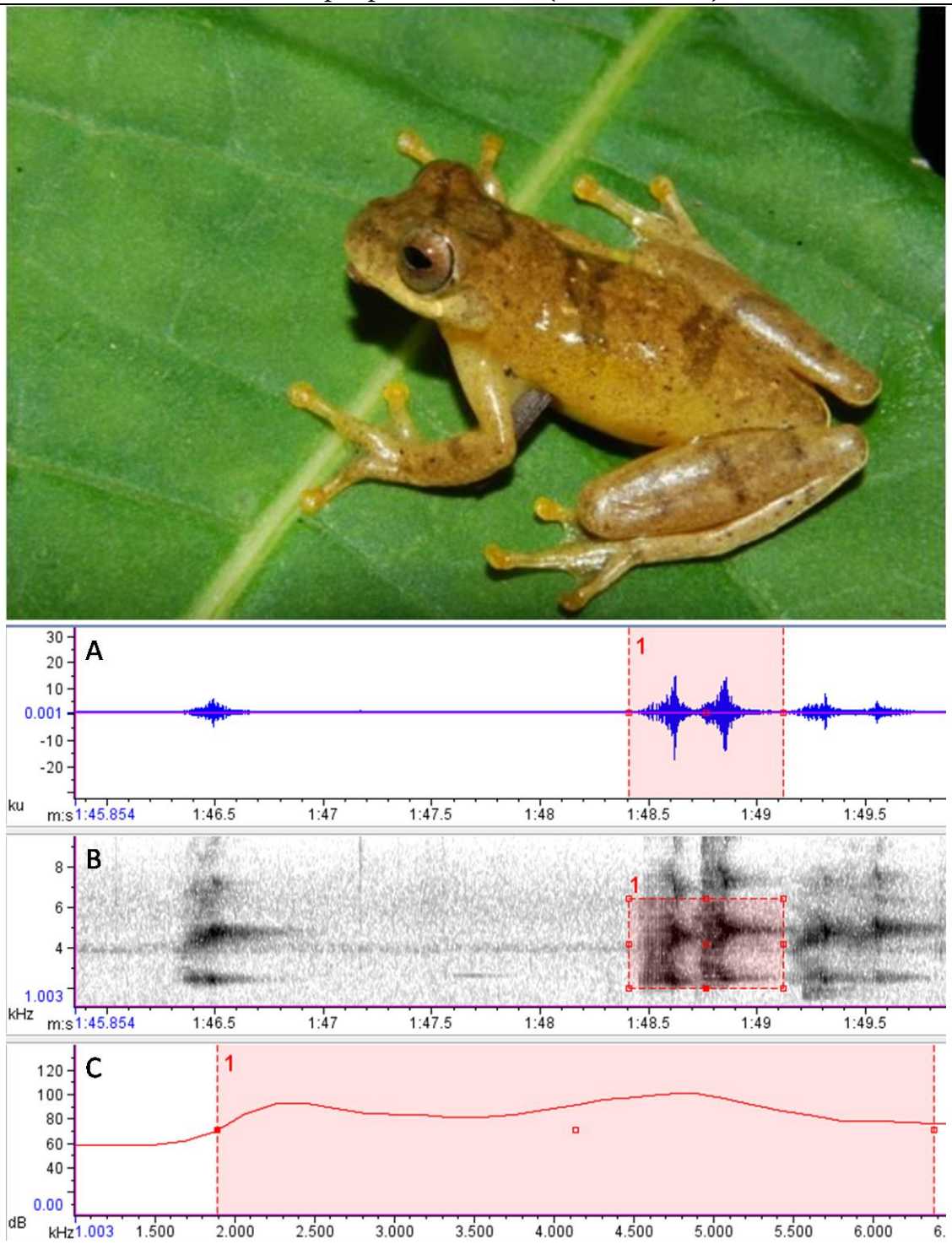

Figura 15 – Macho de *Dendropsophus minutus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus sp.

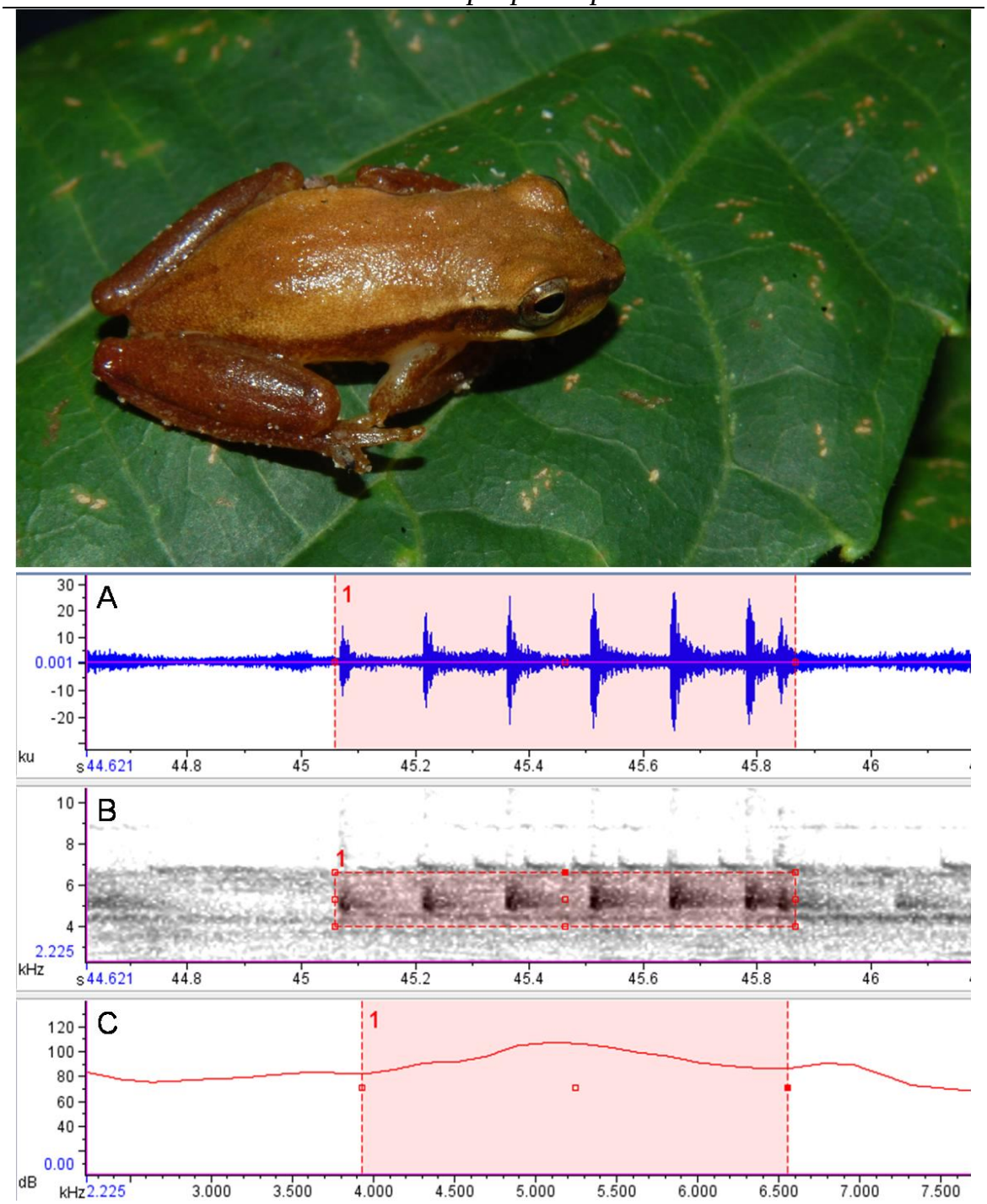

Figura 16 – Macho de *Dendropsophus* sp. e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Ilha do Cardoso, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 24˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Dendropsophus werneri (Cochran, 1952)

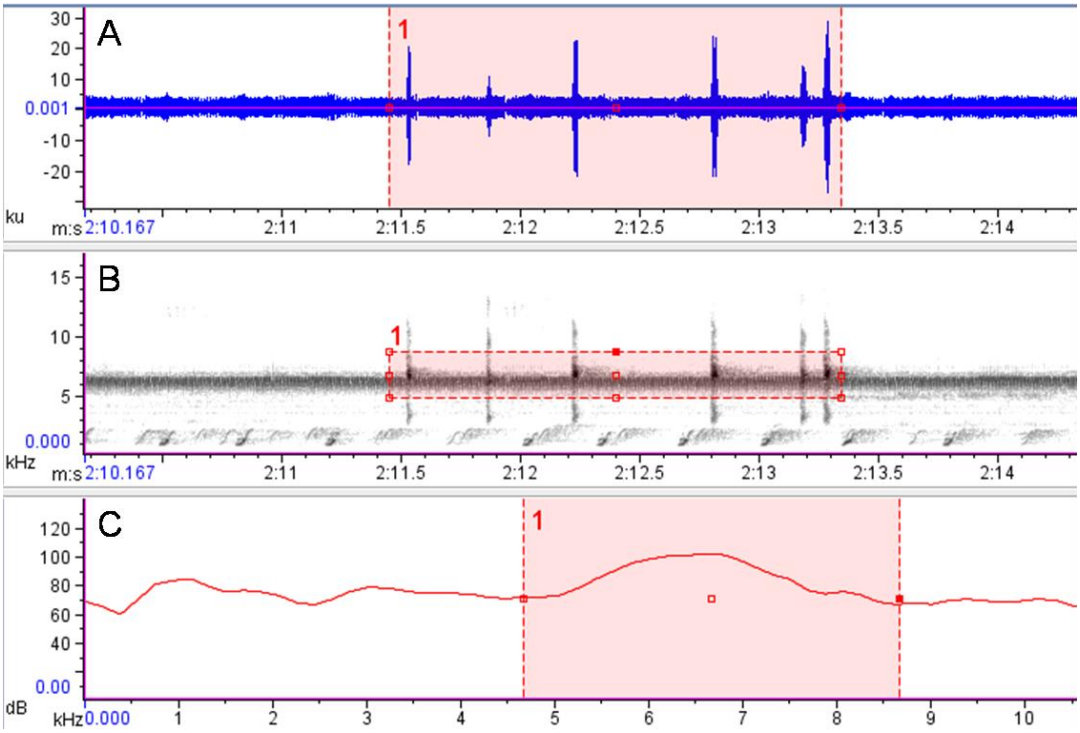

Figura 17 – Macho de *Dendropsophus werneri* e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita em Peruíbe, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas albomarginatus (Spix, 1824)

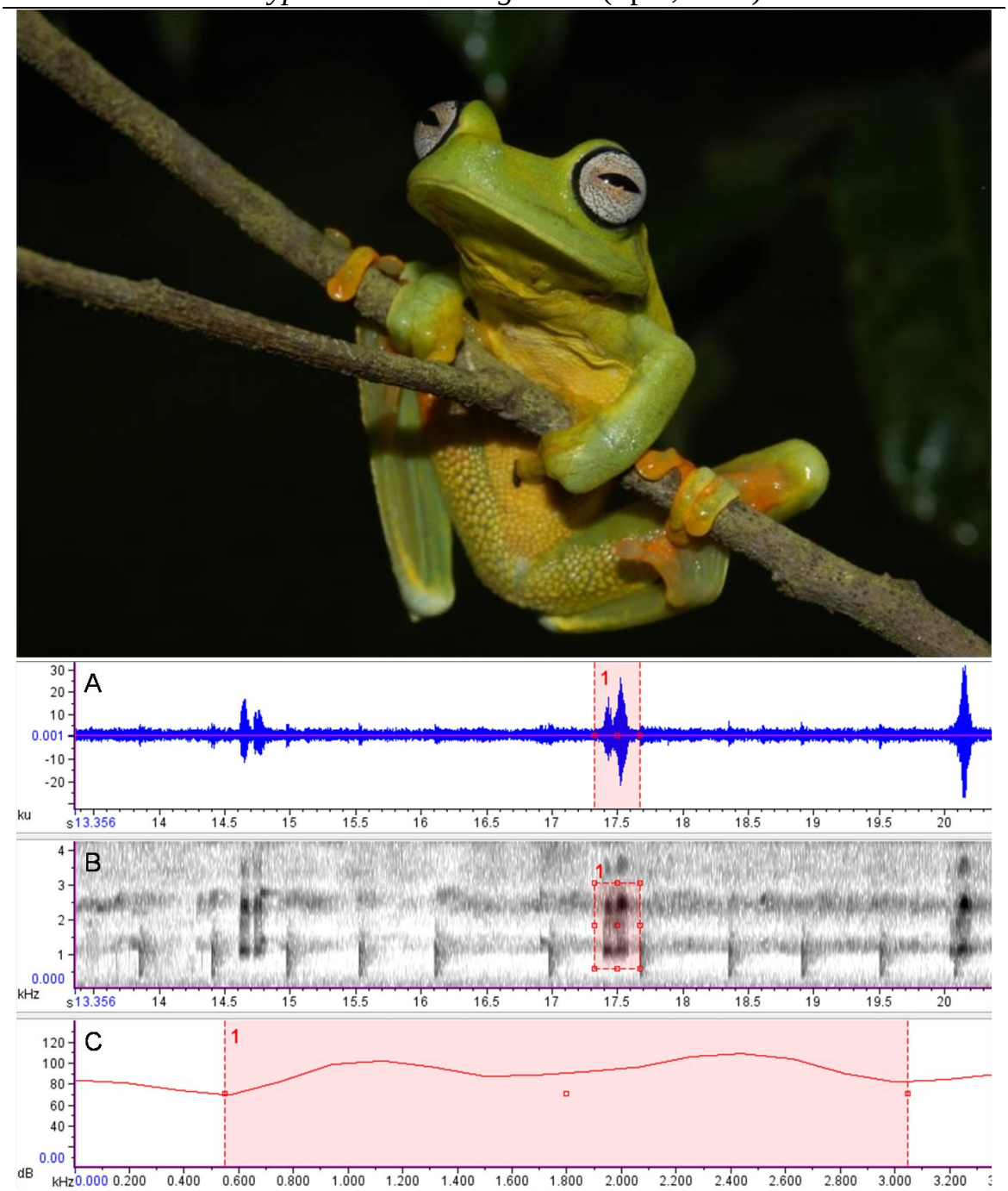

Figura 18 – Macho de *Hypsiboas albomarginatus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas albopunctatus (Spix, 1824)

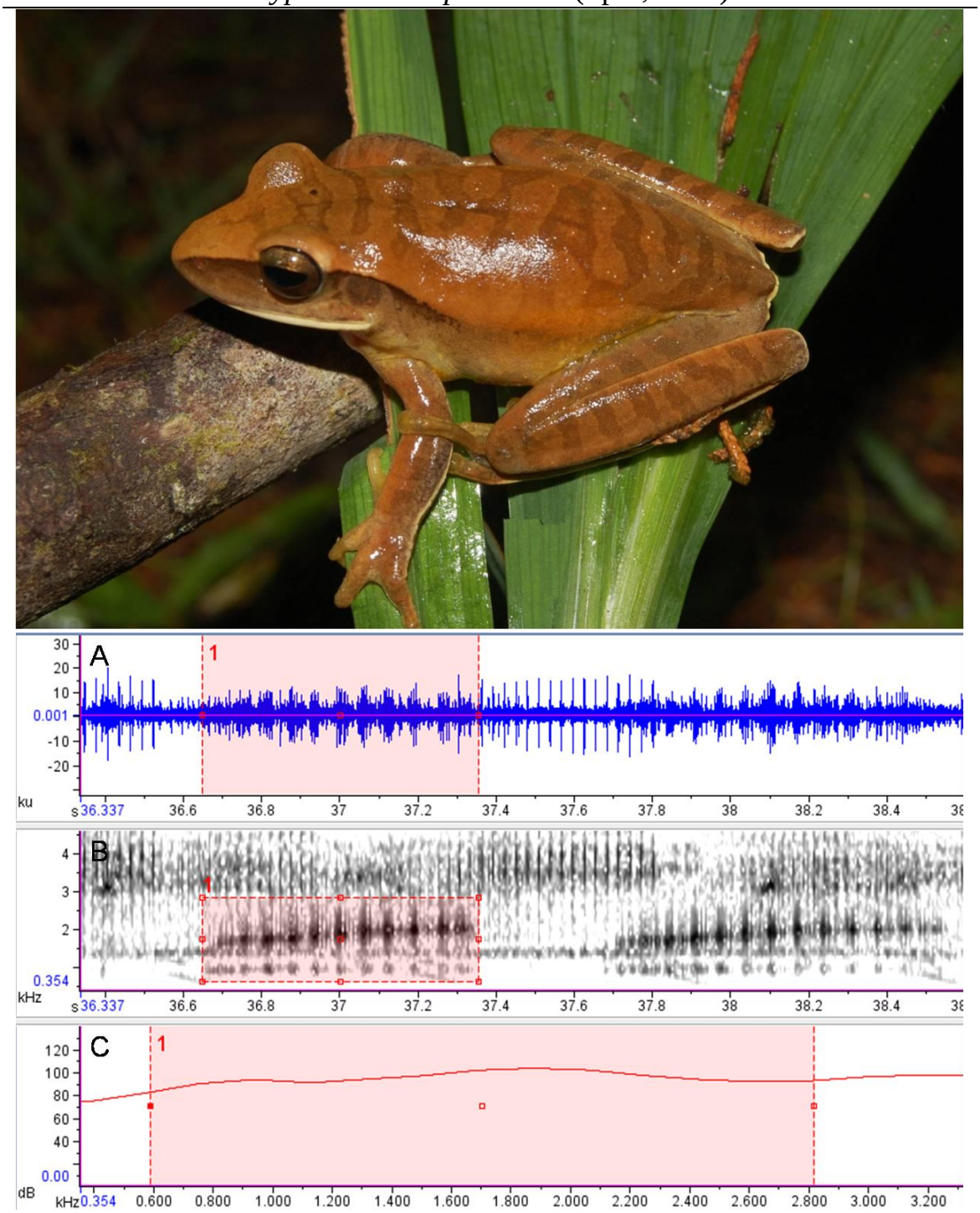

Figura 19 – Macho de *Hypsiboas albopunctatus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 16.5˚C; umidade relativa do ar = 95 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas bischoffi (Boulenger, 1887)

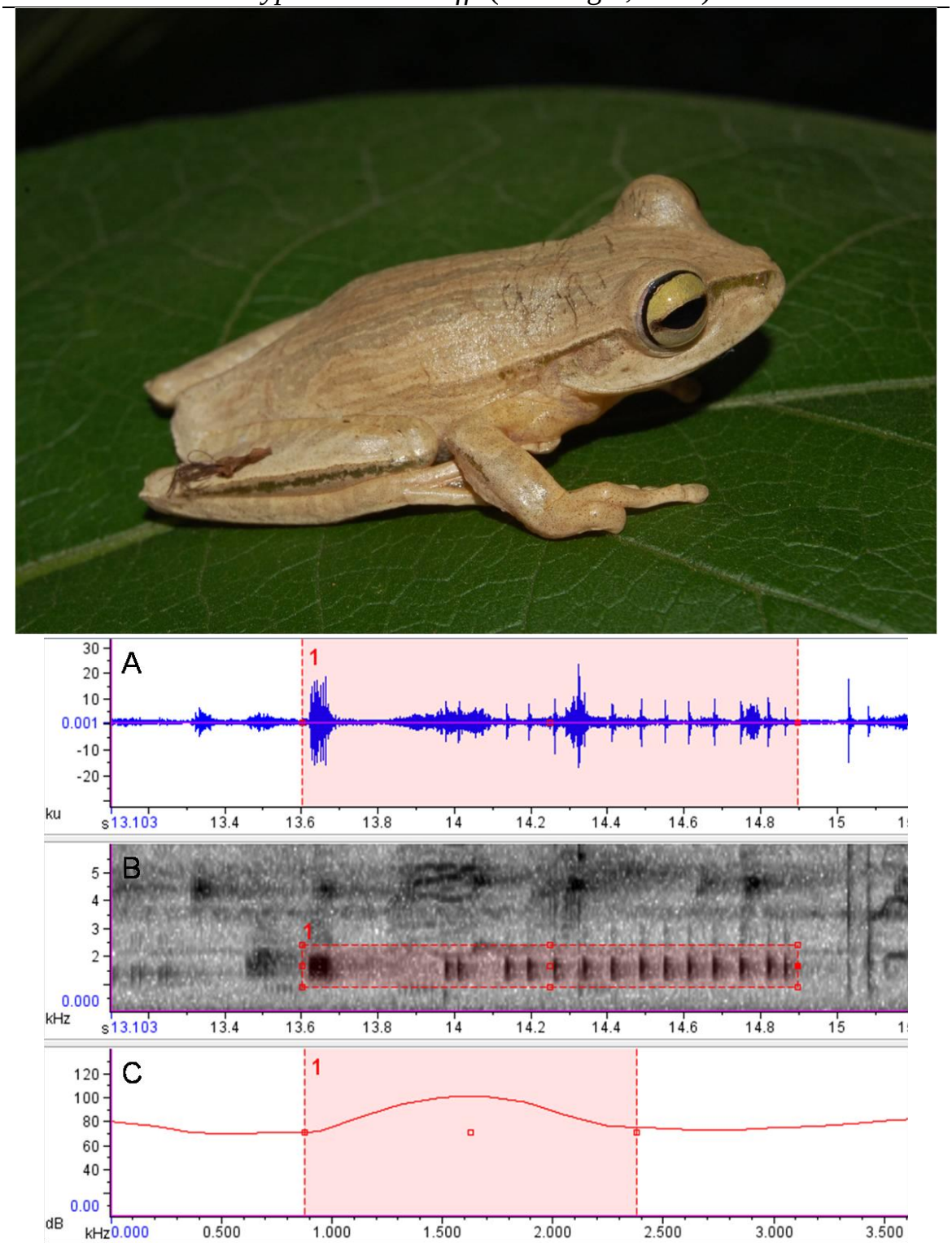

Figura 20 – Macho de *Hypsiboas bischoffi* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas faber (Wied-Neuwied, 1821)

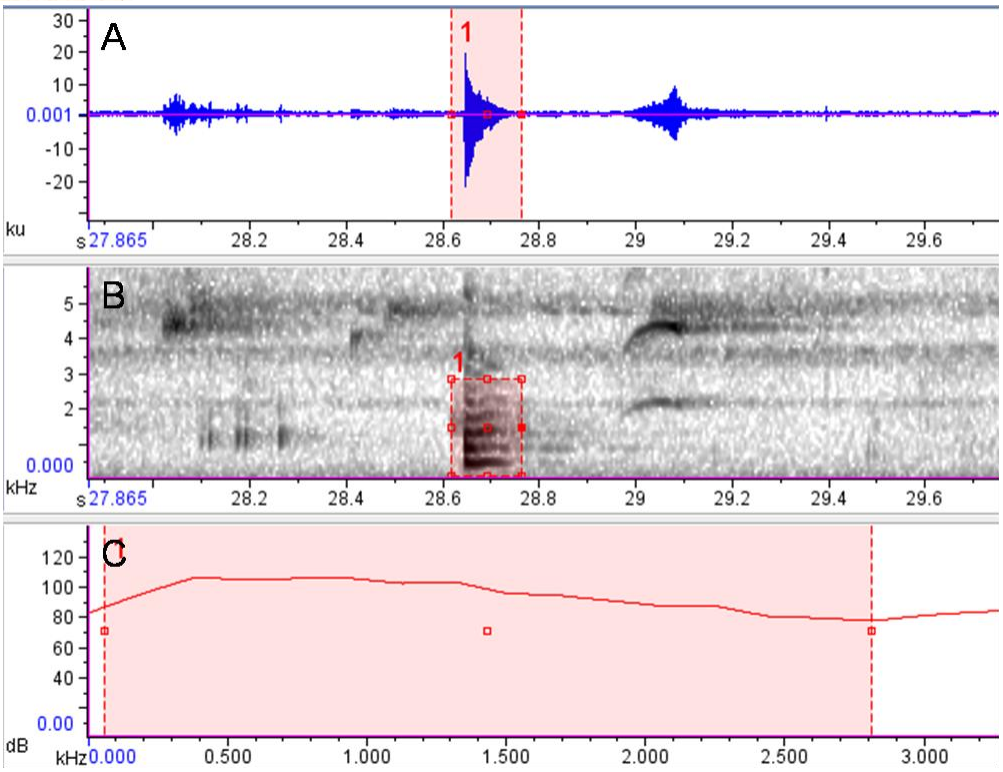

Figura 21 – Macho de *Hypsiboas faber* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas pardalis (Spix, 1824)

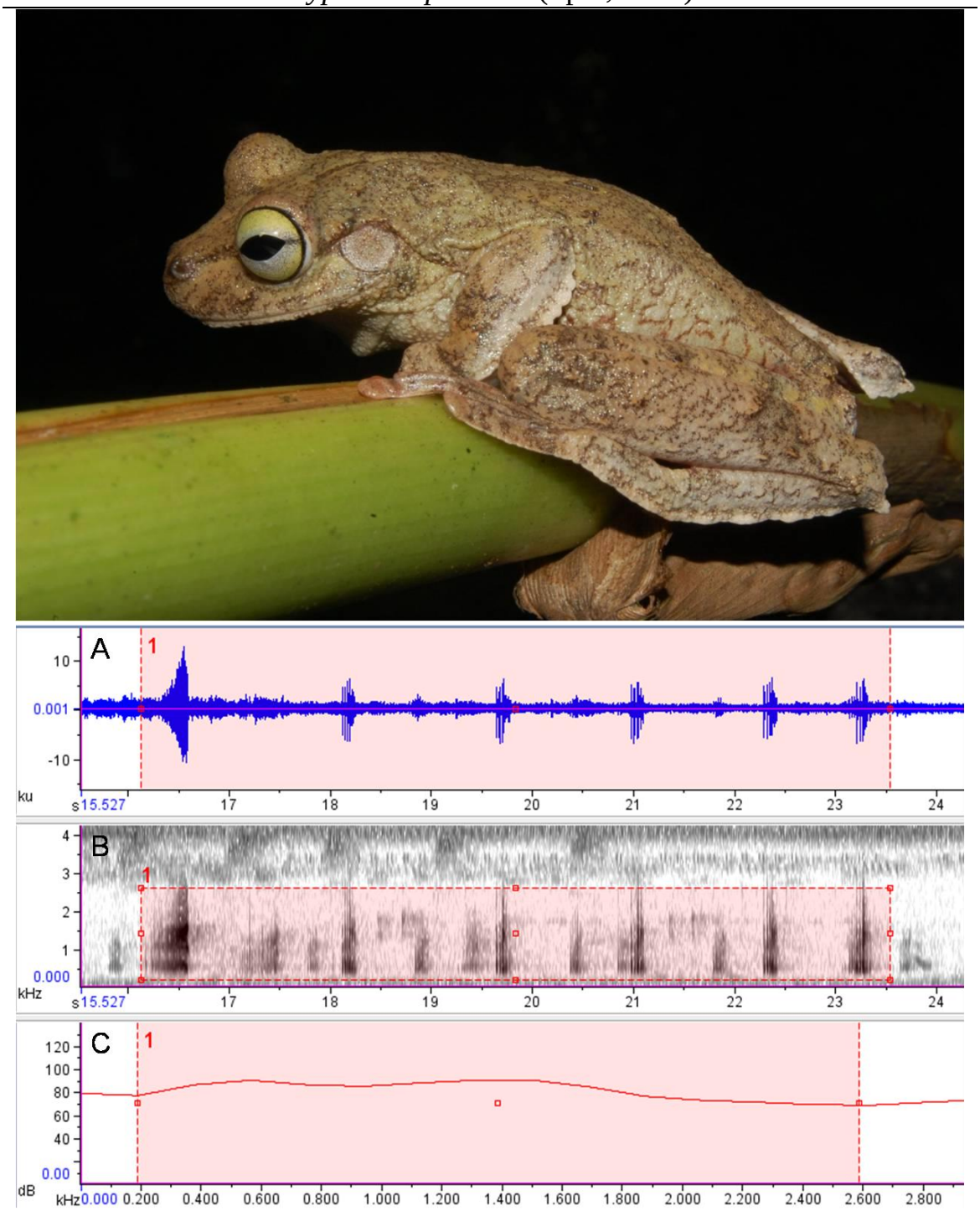

Figura 22 – Macho de *Hypsiboas pardalis* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17˚C; umidade relativa do ar = 76 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas polytaenius (Cope, 1870)

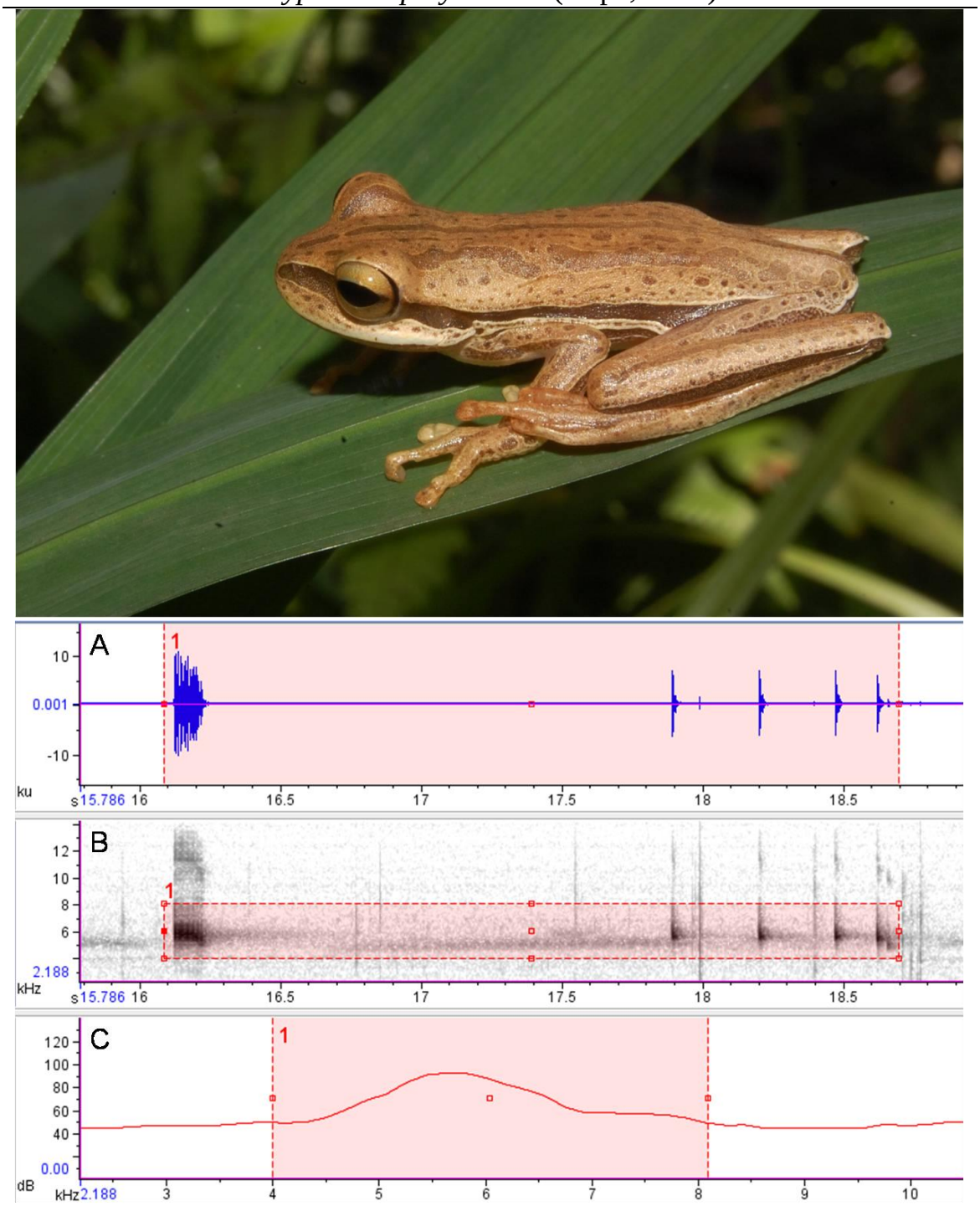

Figura 23 - Macho de *Hypsiboas polytaenius* e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Bilógica de Boracéia, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 9˚C; umidade relativa do ar = 70 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Hypsiboas semilineatus (Spix, 1824)

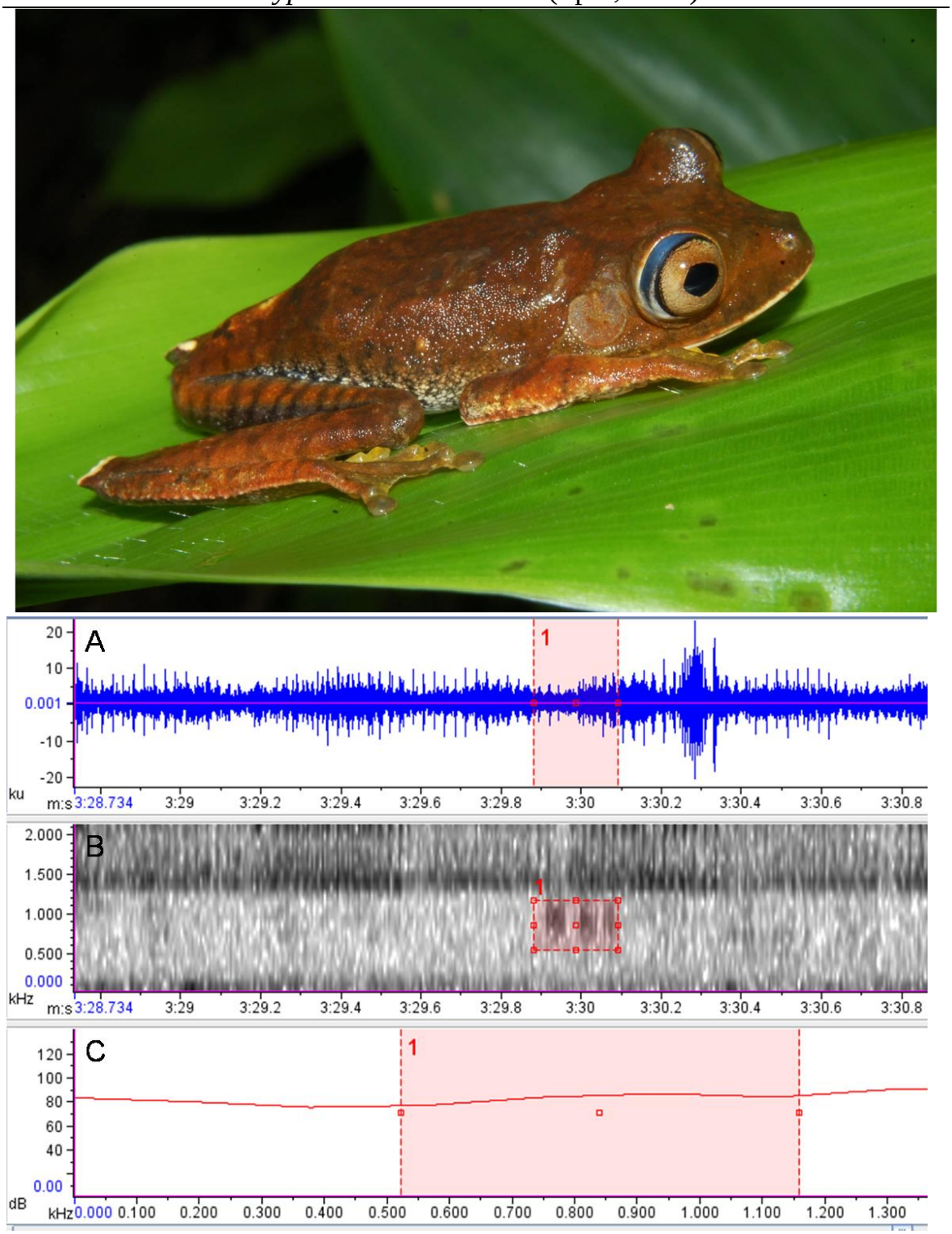

Figura 24 – Macho de *Hypsiboas semilineatus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Peruíbe, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 22.5˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Itapotihyla langsdorffii (Duméril e Bibron, 1841)

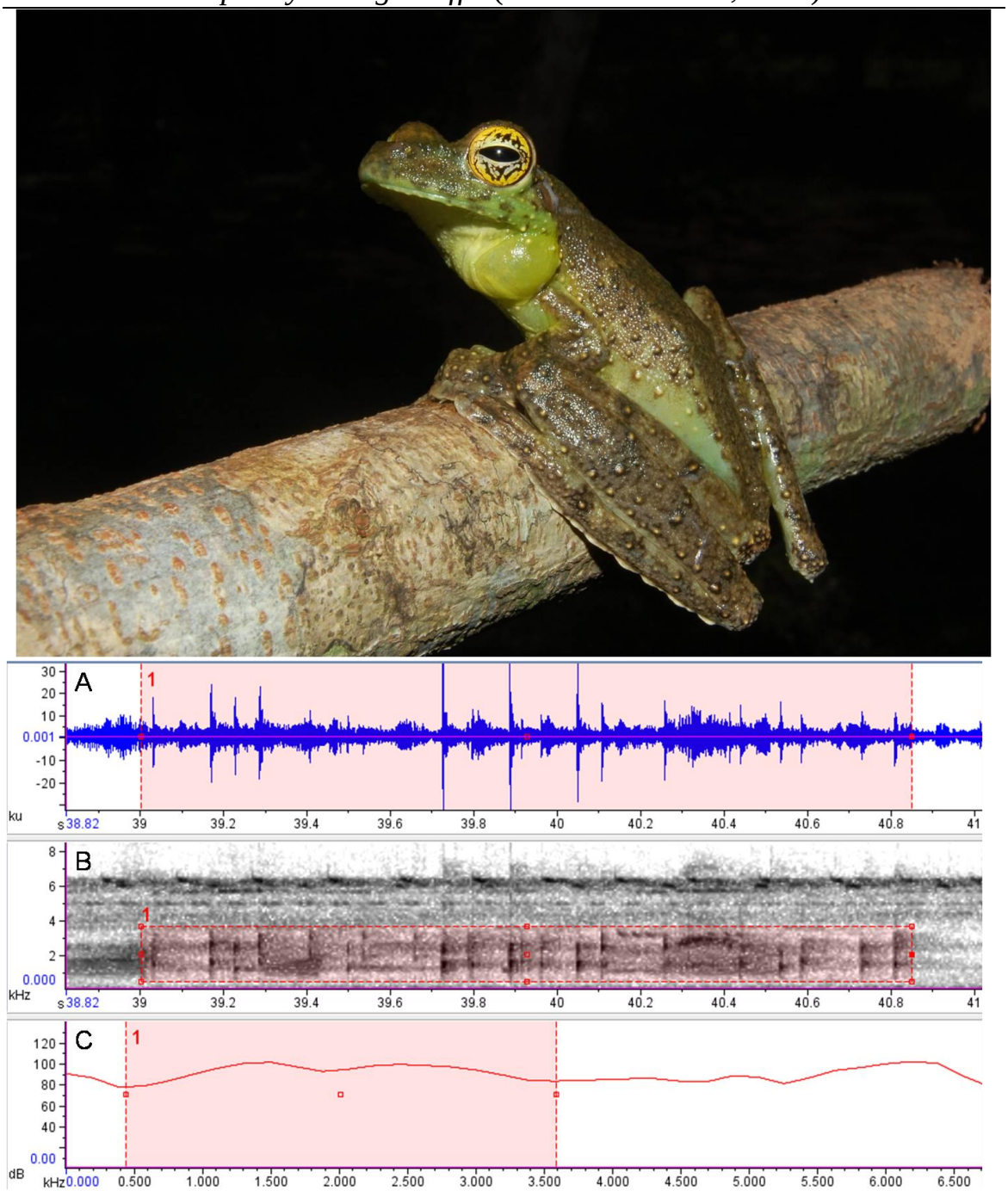

Figura 25 – Macho de *Itapotihyla langsdorffii* e, pela primeira vez apresentada, a sequência de notas (barras verticais no sonograma) do canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 20˚C; umidade relativa do ar = 88 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Phyllomedusa distincta Lutz, 1950

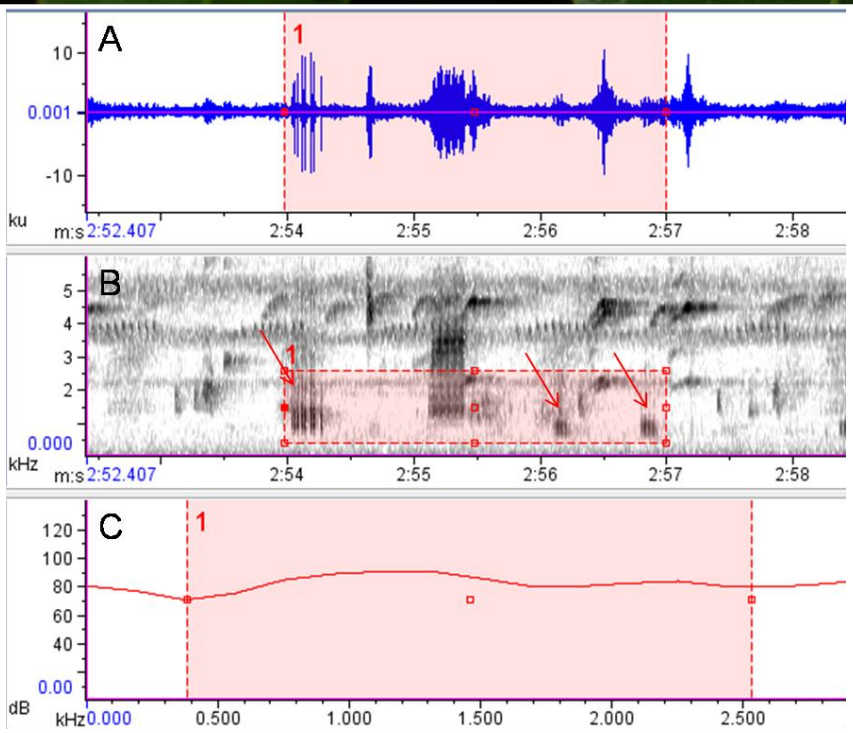

Figura 26 – Macho de *Phyllomedusa distincta* e o canto de anúncio da espécie (as três notas marcadas com as flechas); gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax aff. *alter* 1

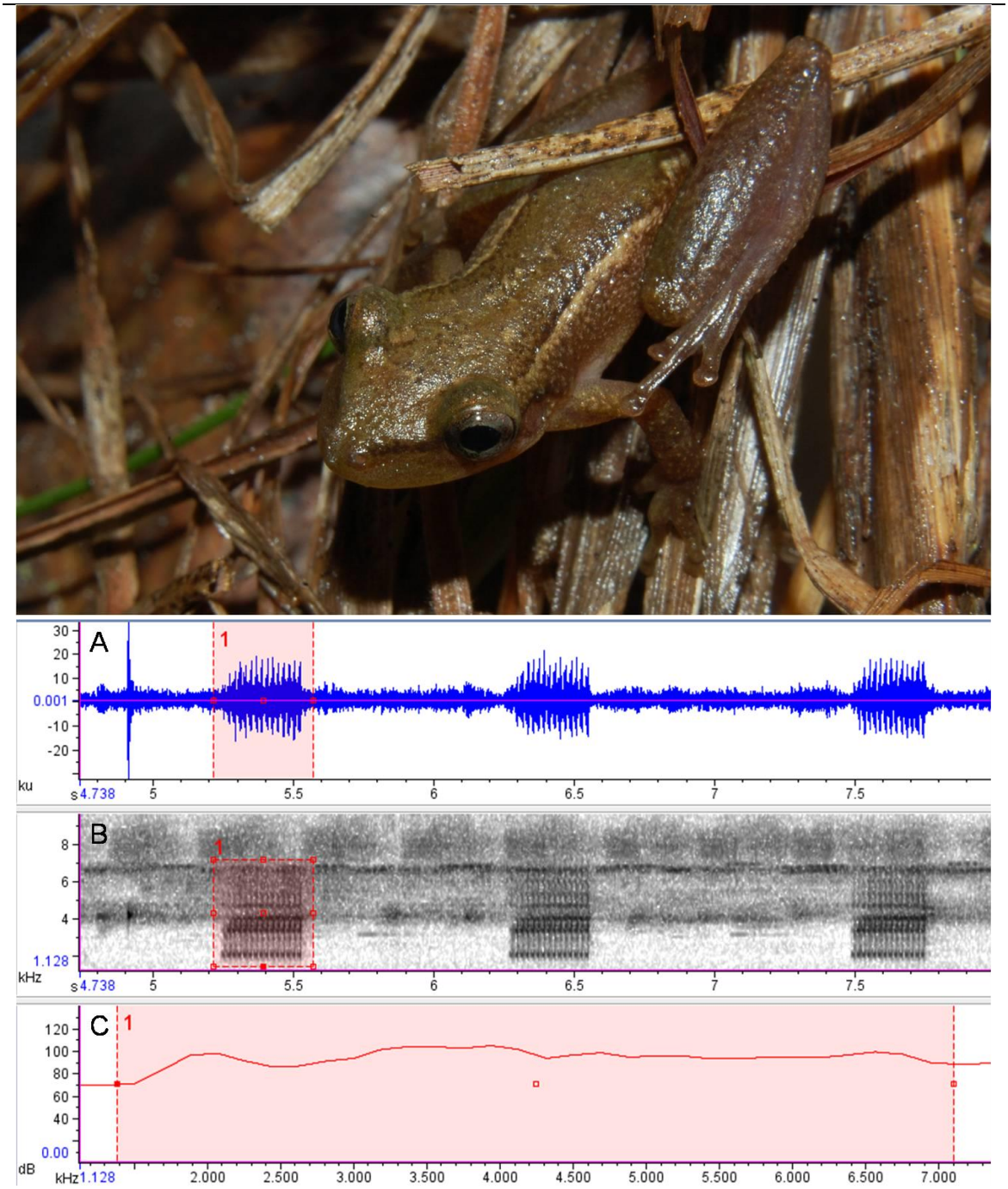

Figura 27 – Macho de *Scinax* aff. *alter* 1 e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Ilha do Cardoso, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 94 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax aff. *alter* 2

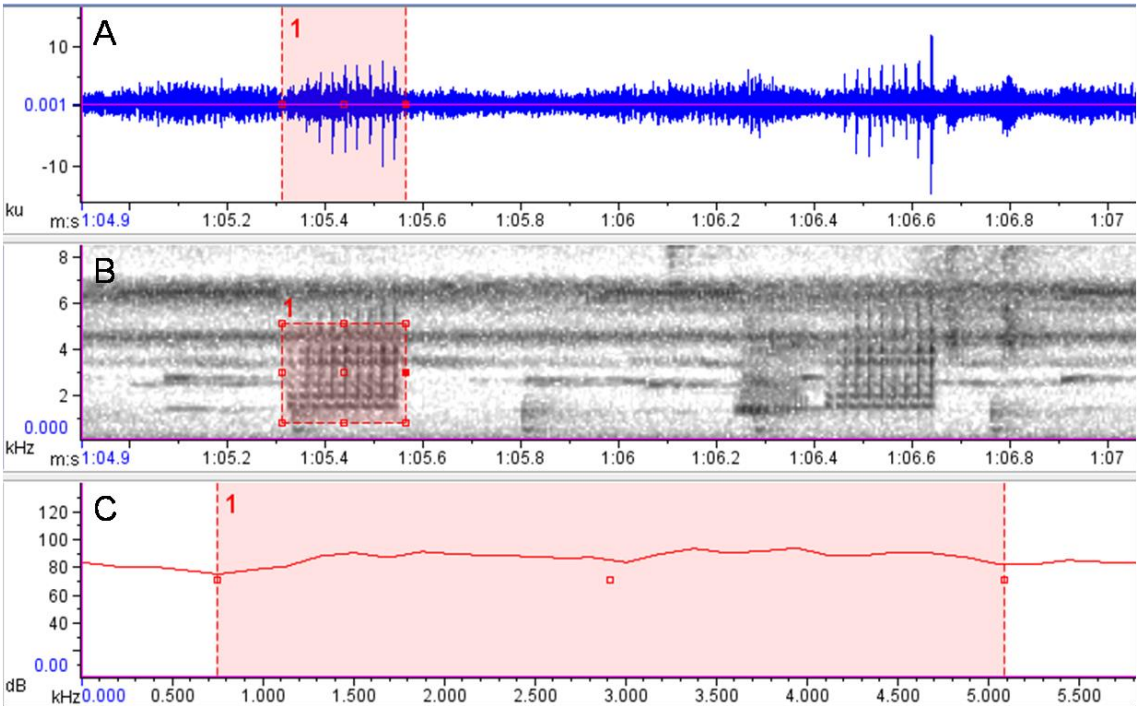

Figura 28 – Macho de *Scinax* aff. *alter* 2 e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax crospedospilus (Lutz, 1925)

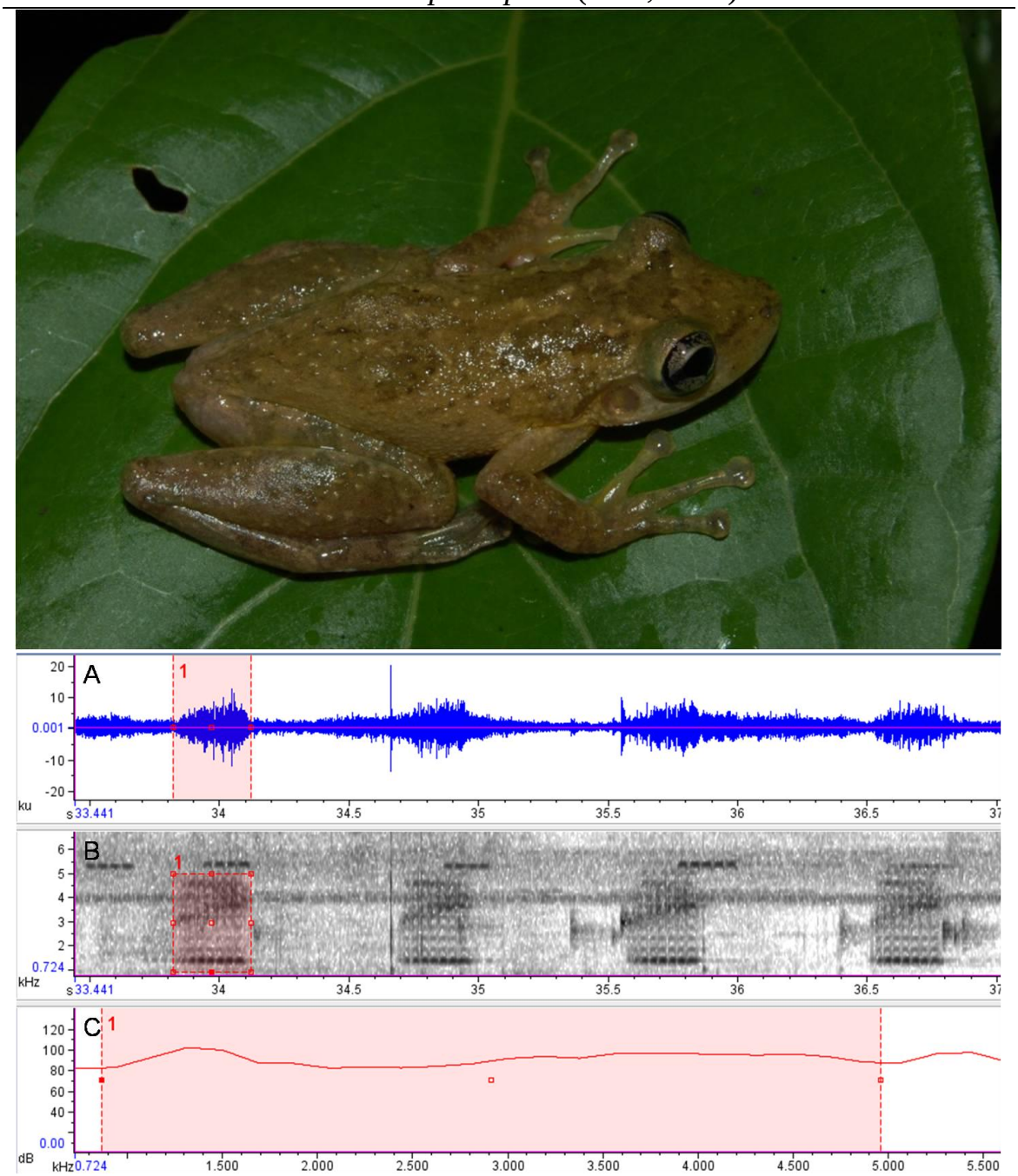

Figura 29 – Macho de *Scinax crospedospilus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 19˚C; umidade relativa do ar = 85 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax fuscovarius (Lutz, 1925)

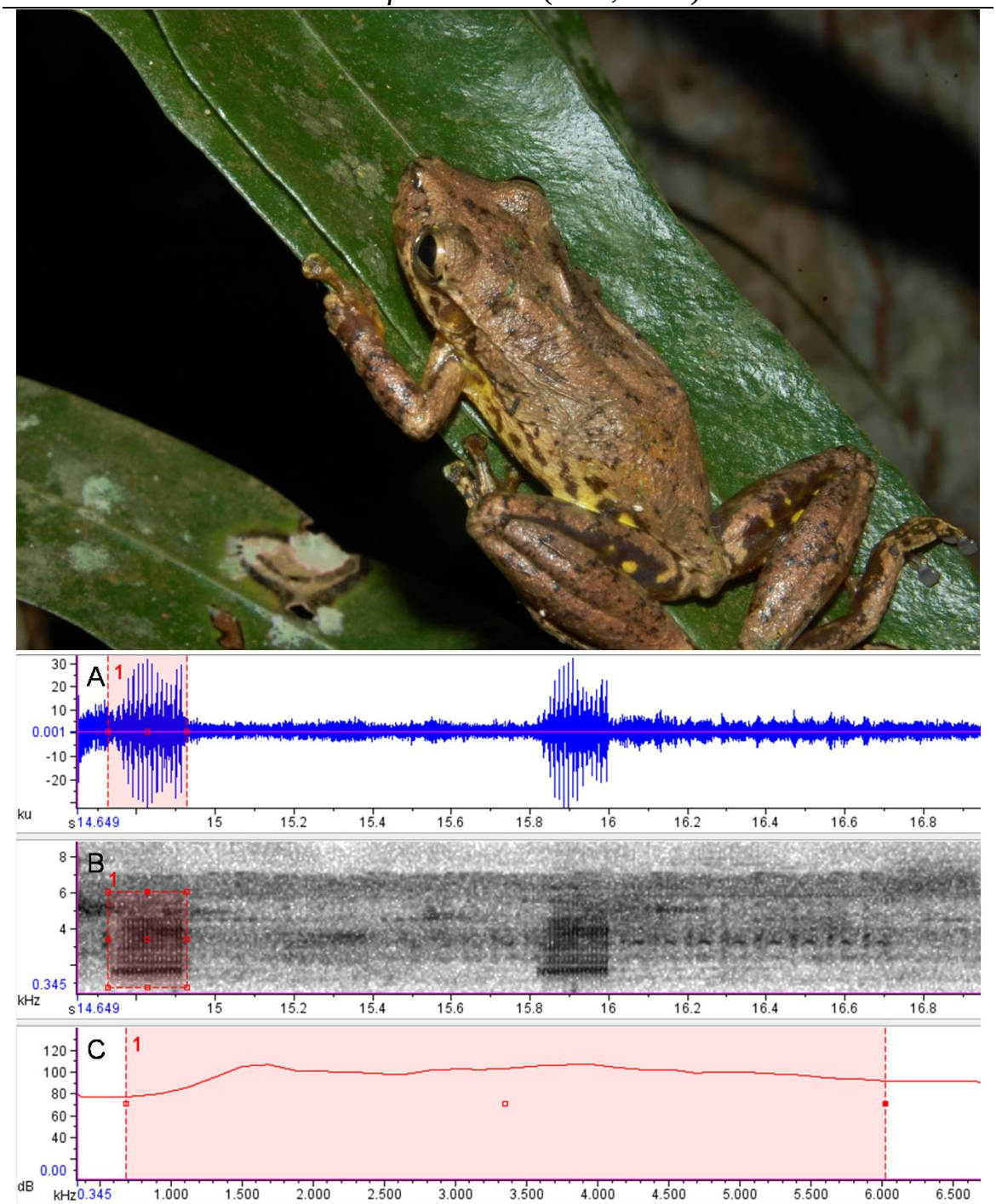

Figura 30 – Macho de *Scinax fuscovarius* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 91 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax hayii (Barbour, 1909)

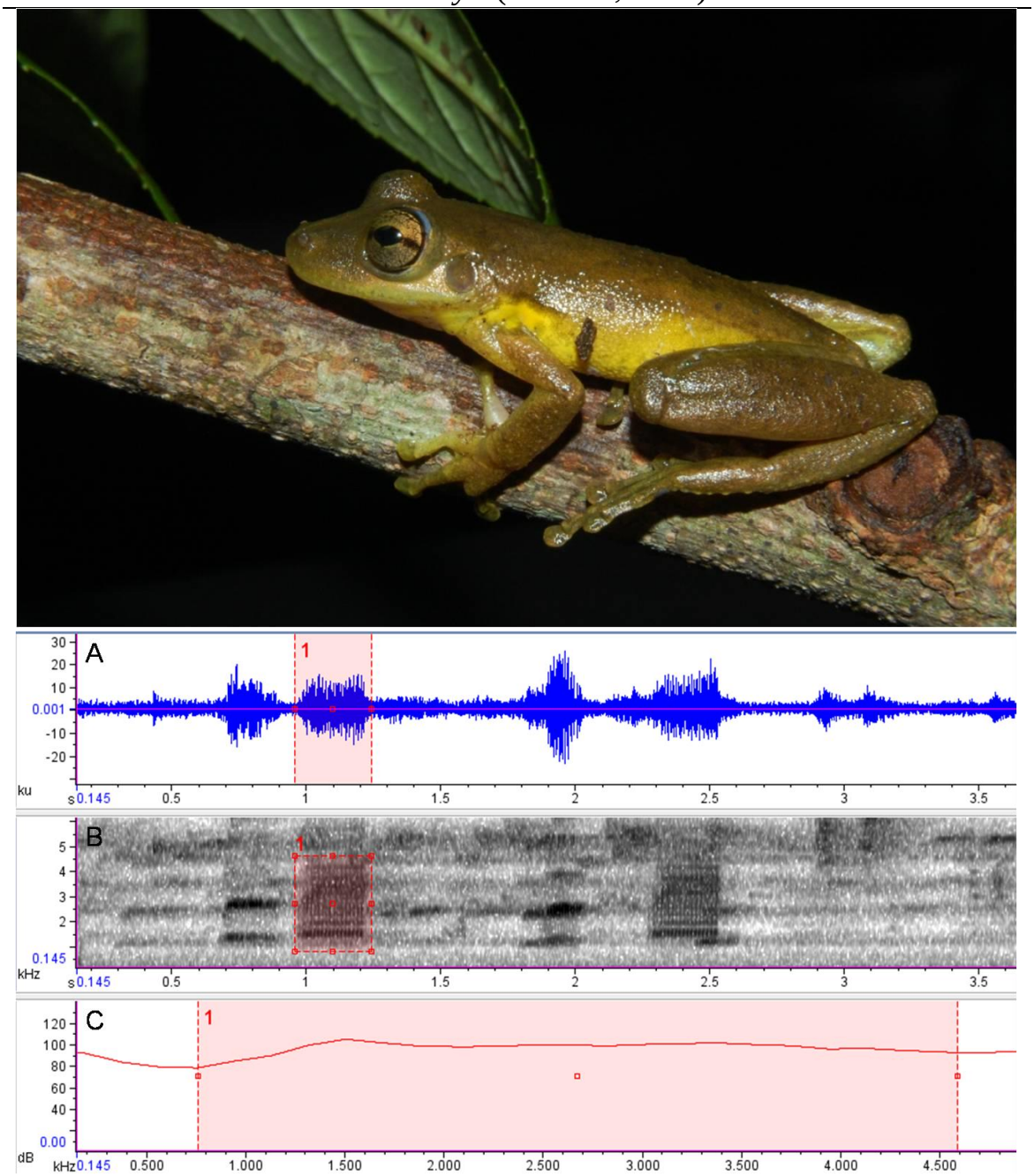

Figura 31 – Macho de *Scinax hayii* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 90 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax perpusillus (Lutz e Lutz, 1939)

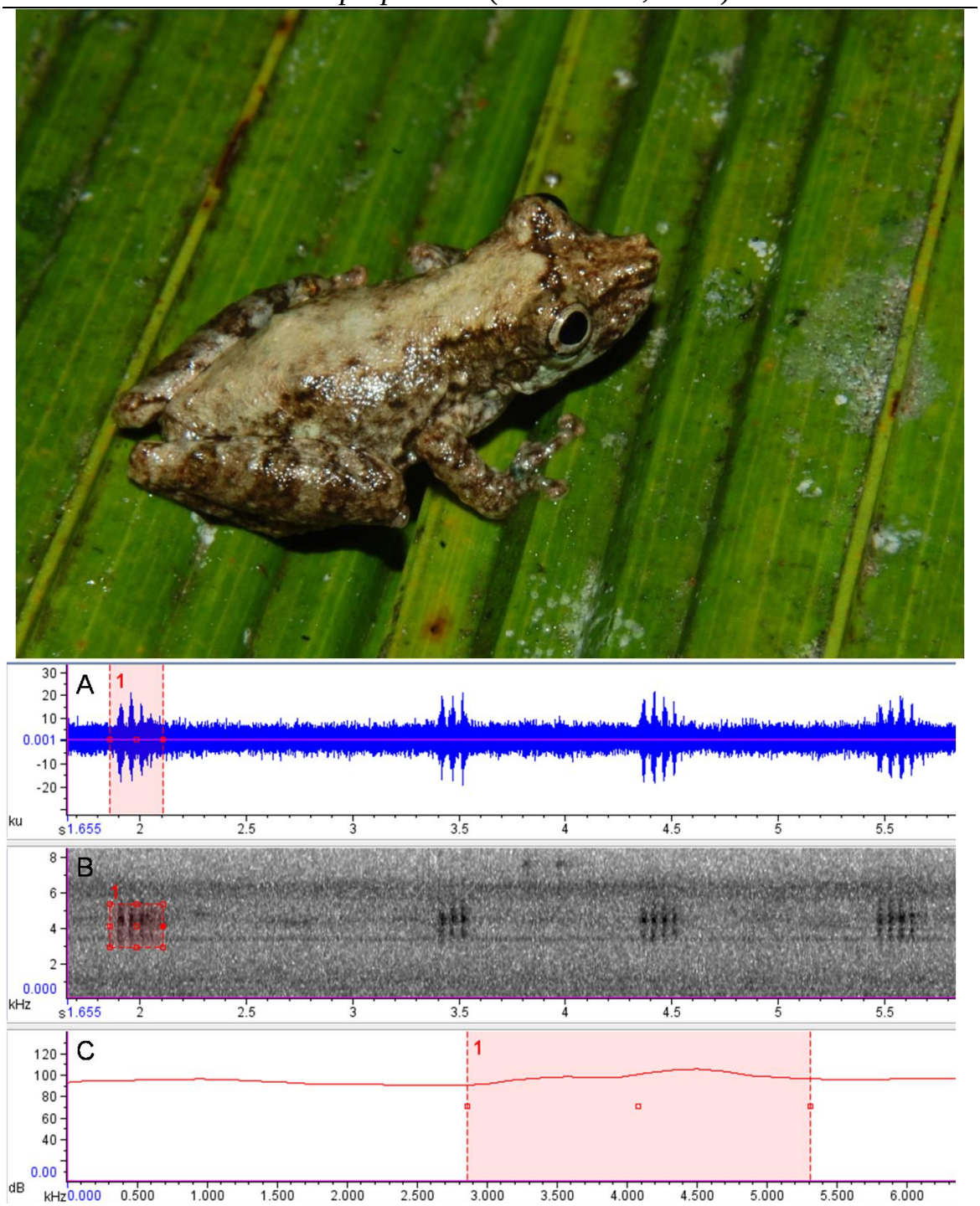

Figura 32 – Macho de *Scinax perpusillus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax rizibilis (Bokermann, 1964)

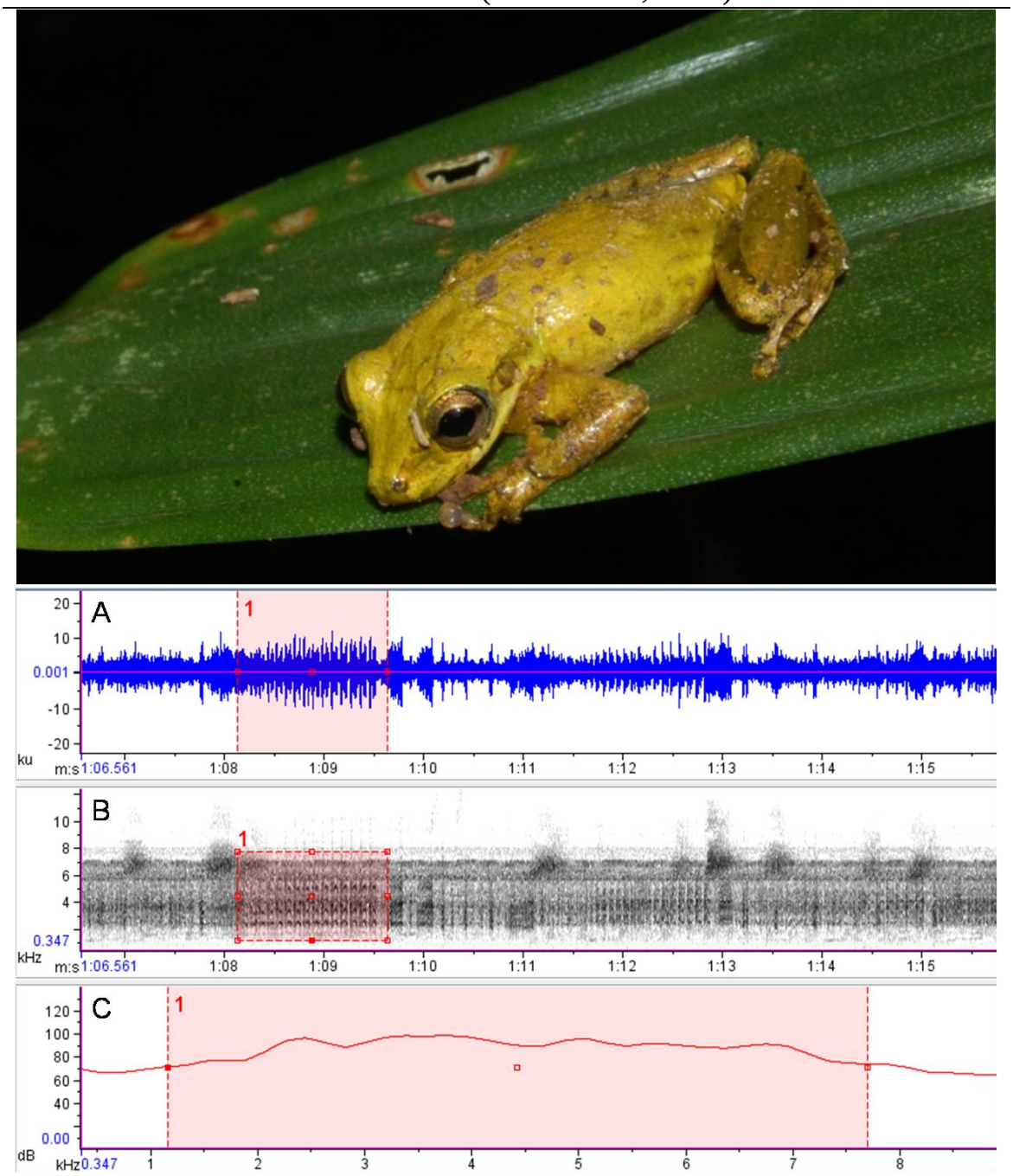

Figura 33 – Macho de *Scinax rizibilis* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 23˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Scinax humilis (A. Lutz e B. Lutz, 1954)

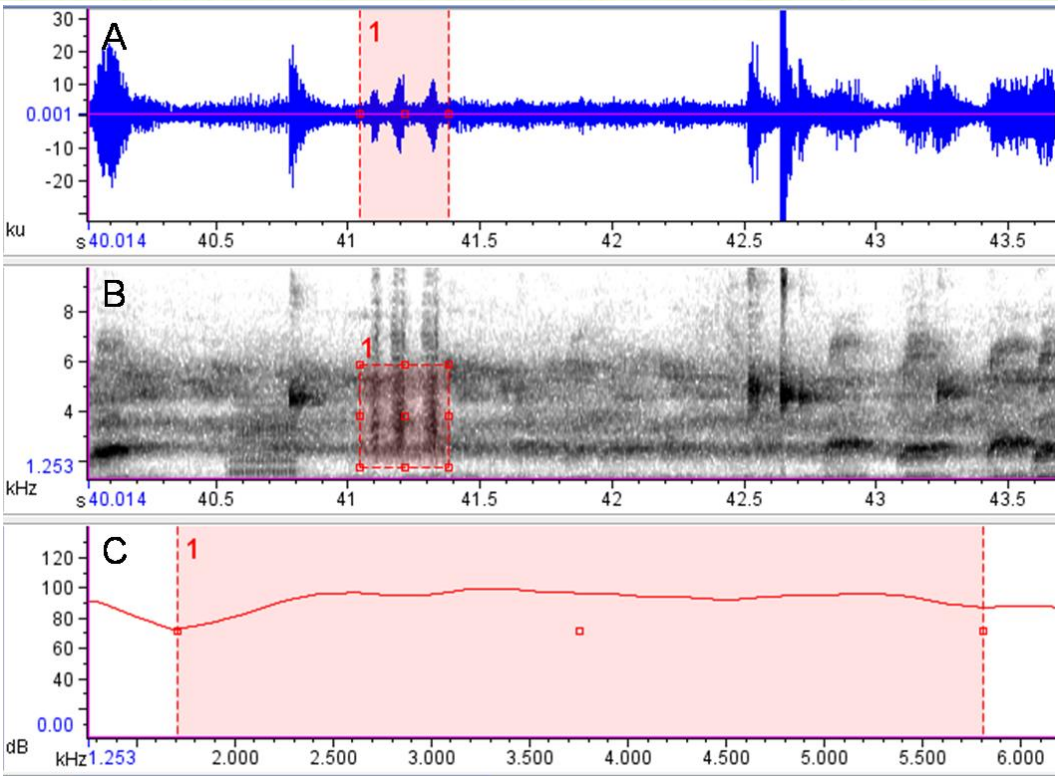

Figura 34 – Macho de *Scinax humilis* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 18˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Hylidae**

Sphaenorhynchus caramaschii Toledo, Garcia, Lingnau, and Haddad, 2007

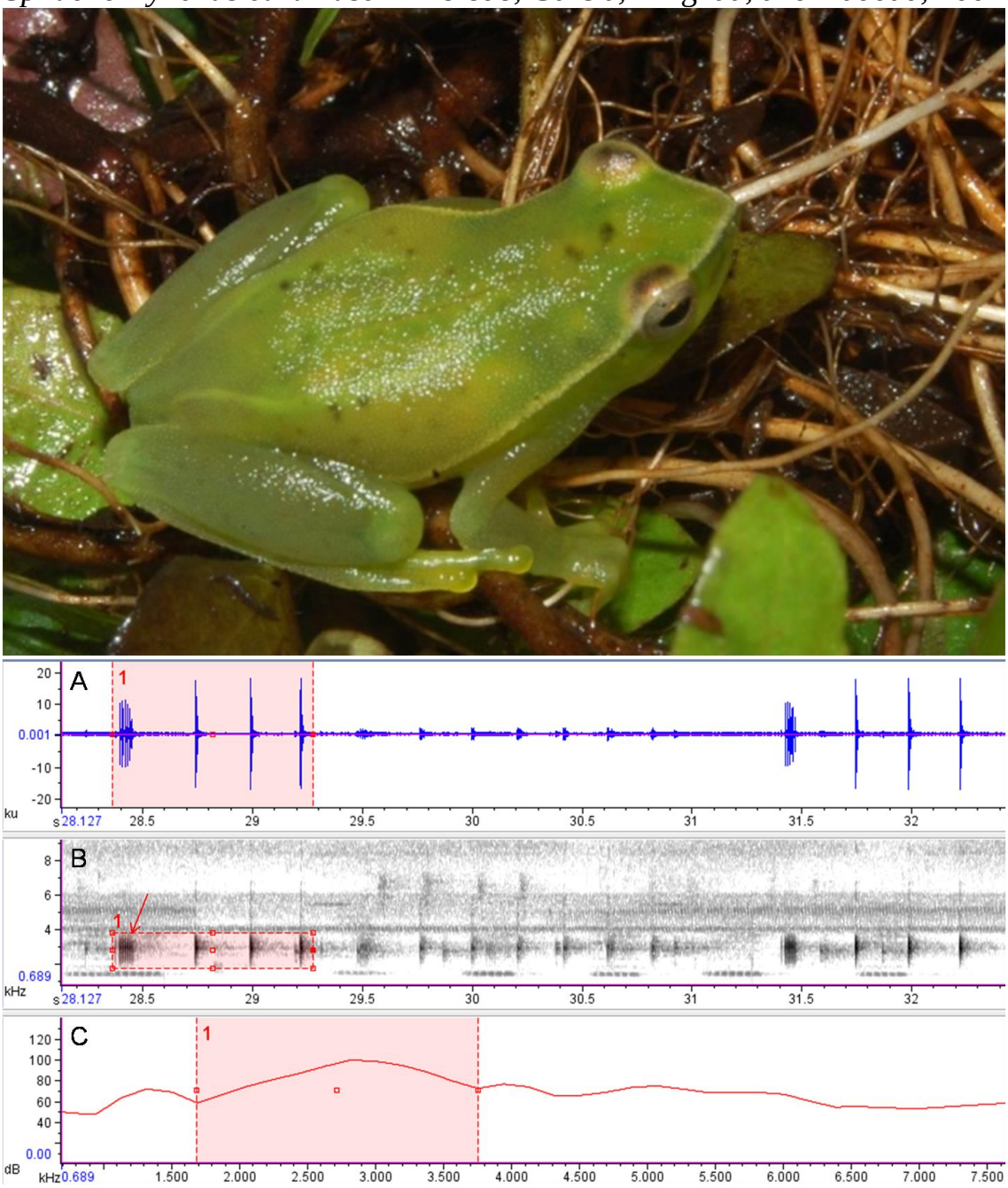

Figura 35 – Macho de *Sphaenorhynchus caramaschii* e o canto de anúncio da espécie (flecha aponta a nota do tipo 2 apresentada pela primeira vez); gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 19˚C; umidade relativa do ar = 85 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leiuperidae**

Physalaemus cuvieri Fitzinger, 1826

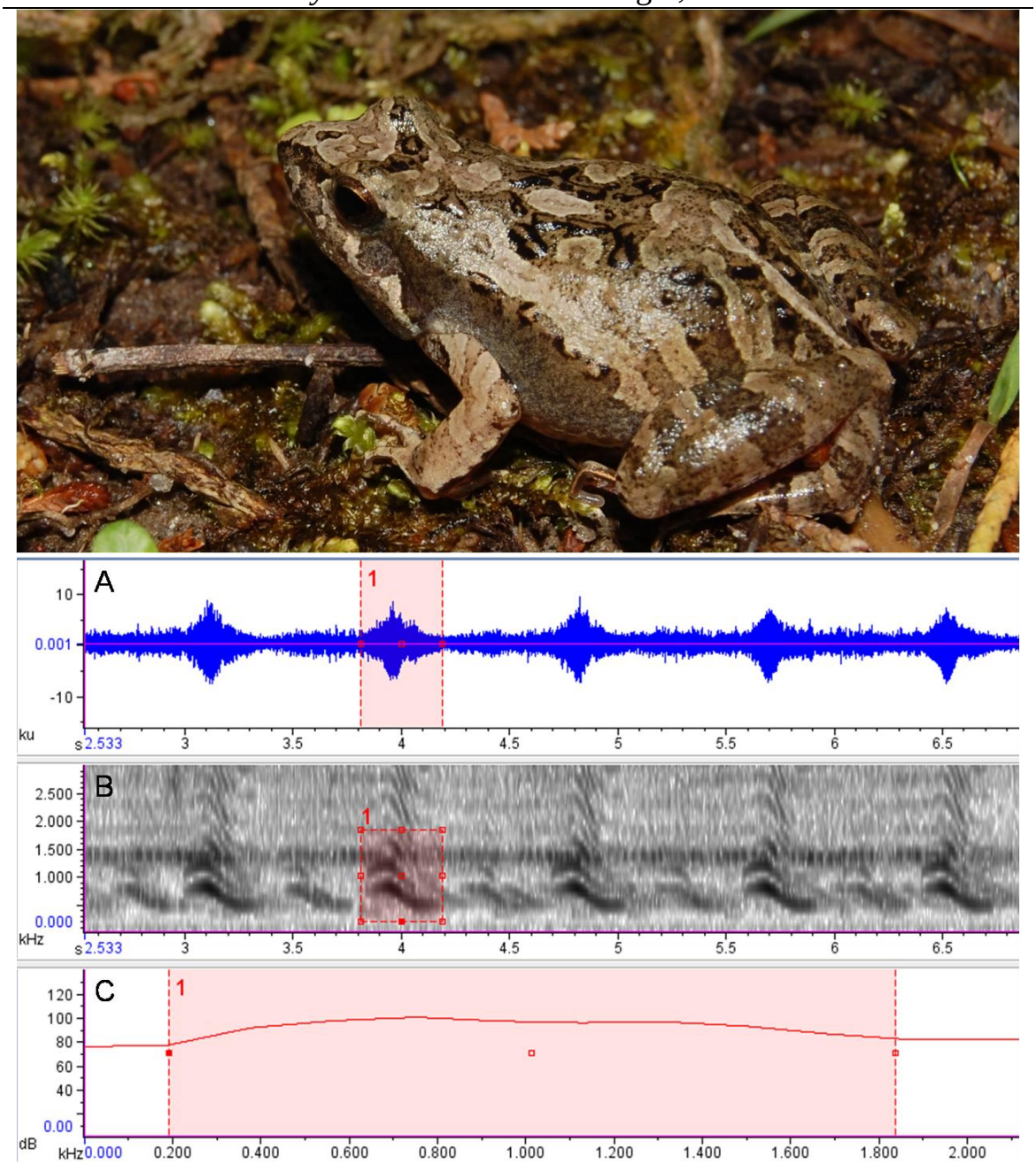

Figura 36 – Macho de *Physalaemus cuvieri* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita na Estação Biológica de Boracéia, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 17.5˚C; umidade relativa do ar = 92 %; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leiuperidae**

Physalaemus olfersii (Lichtensten e Martens, 1856)

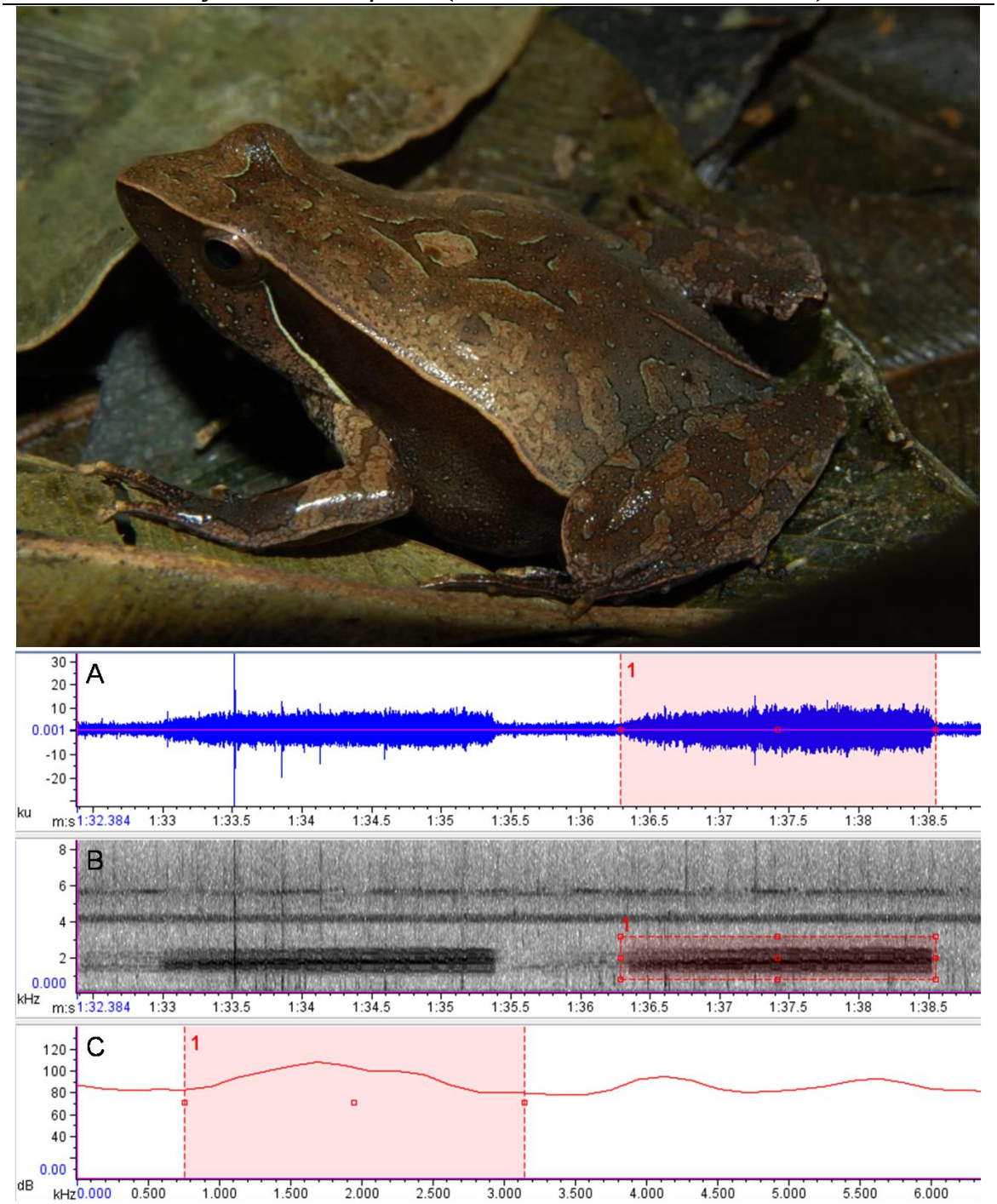

Figura 37 – Macho de *Physalaemus olfersii* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 22˚C; umidade relativa do ar = 92%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leiuperidae**

Physalaemus spiniger (Miranda-Ribeiro, 1926)

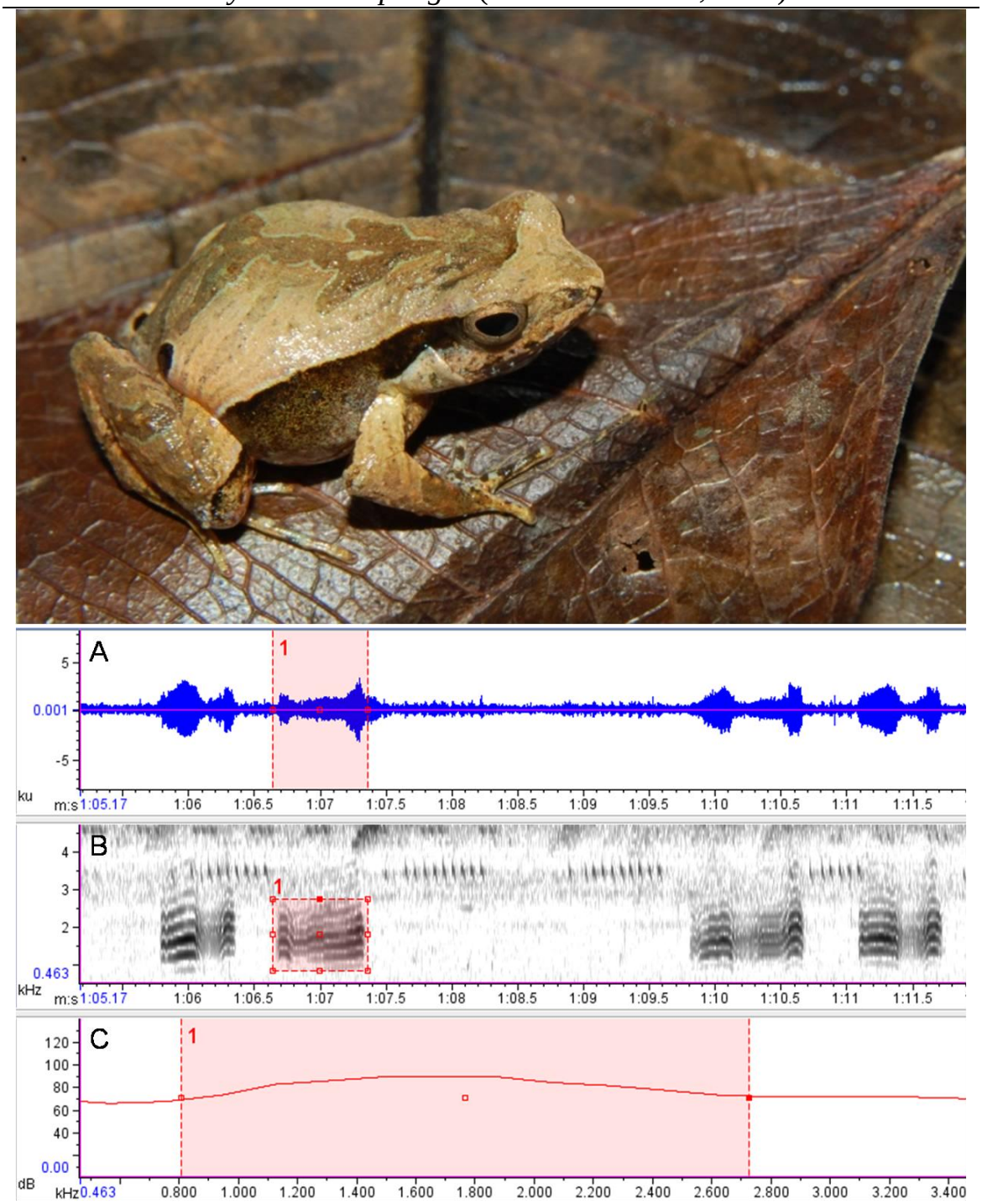

Figura 38 – Macho de *Physalaemus spiniger* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em outubro de 2010. Temperatura do ar = 15.5˚C; umidade relativa do ar = 91%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leptodactylidae**

Leptodactylus bokermanni Heyer 1973

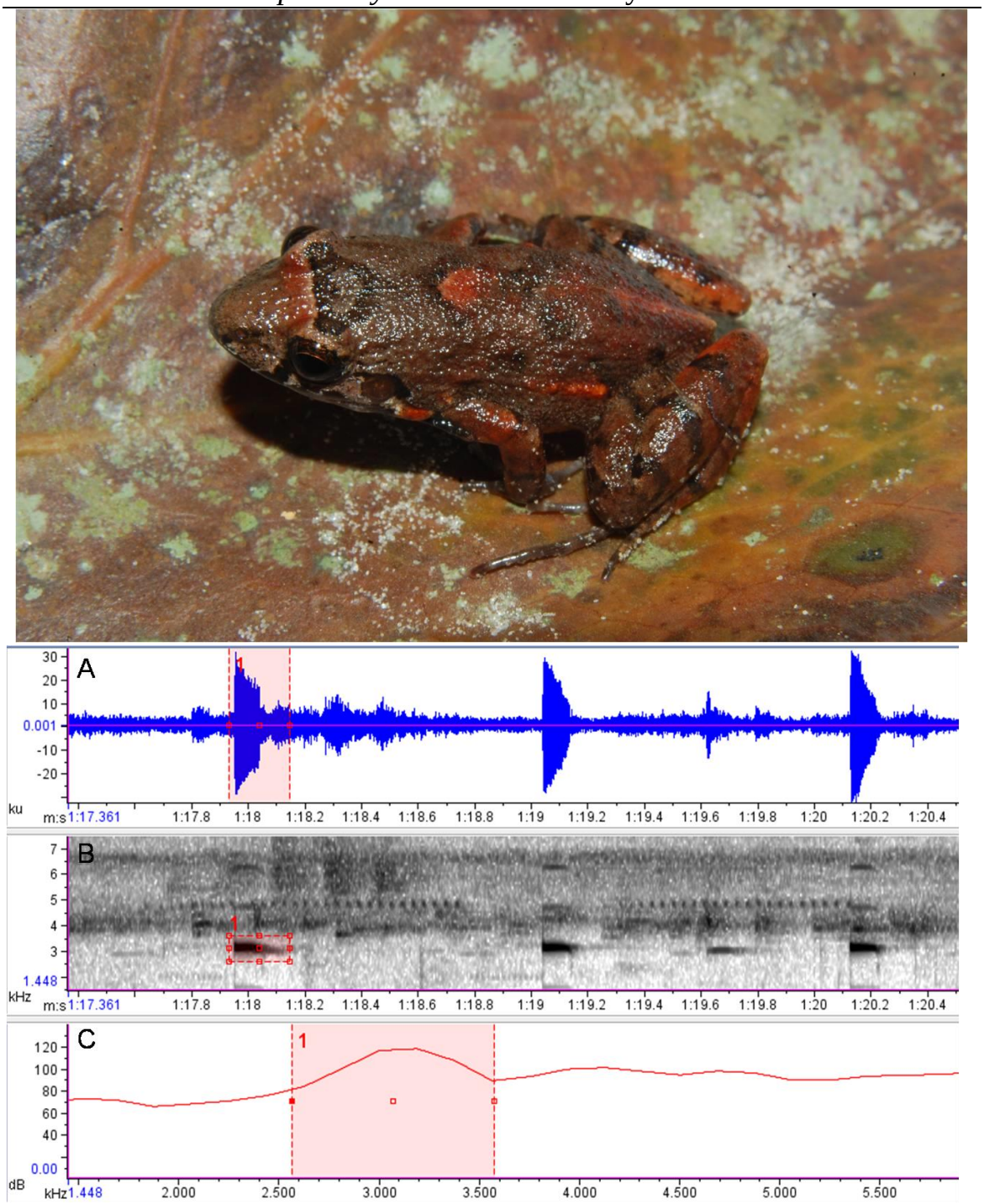

Figura 39 – Macho de *Leptodactylus bokermanni* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Cananéia, Ilha do Cardoso, ocorrida em dezembro de 2010. Temperatura do ar = 23.5˚C; umidade relativa do ar = 92%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leptodactylidae**

Leptodactylus latrans (Steffen, 1815)

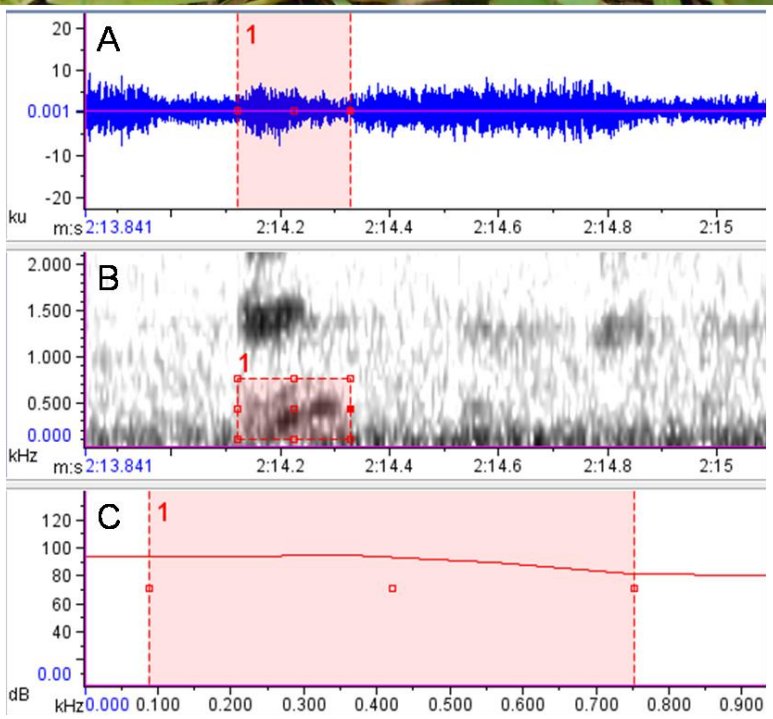

Figura 40 – Macho de *Leptodactylus latrans* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ubatuba, ocorrida em janeiro de 2011. Temperatura do ar = 25.5˚C; umidade relativa do ar = 91%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leptodactylidae**

Leptodactylus marmoratus (Steindachner, 1867)

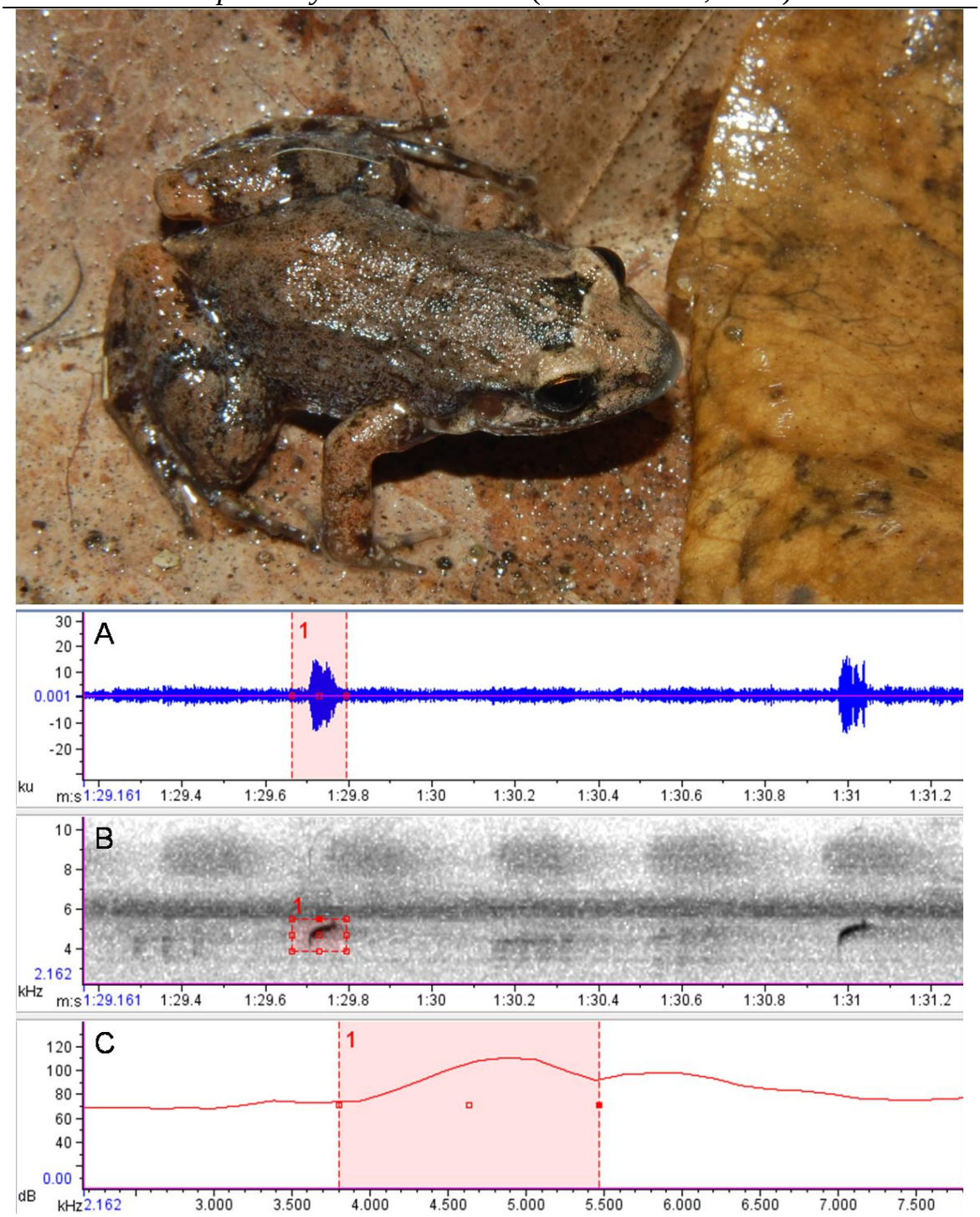

Figura 41 – Macho de *Leptodactylus marmoratus* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leptodactylidae**

Leptodactylus notoaktites Heyer, 1978

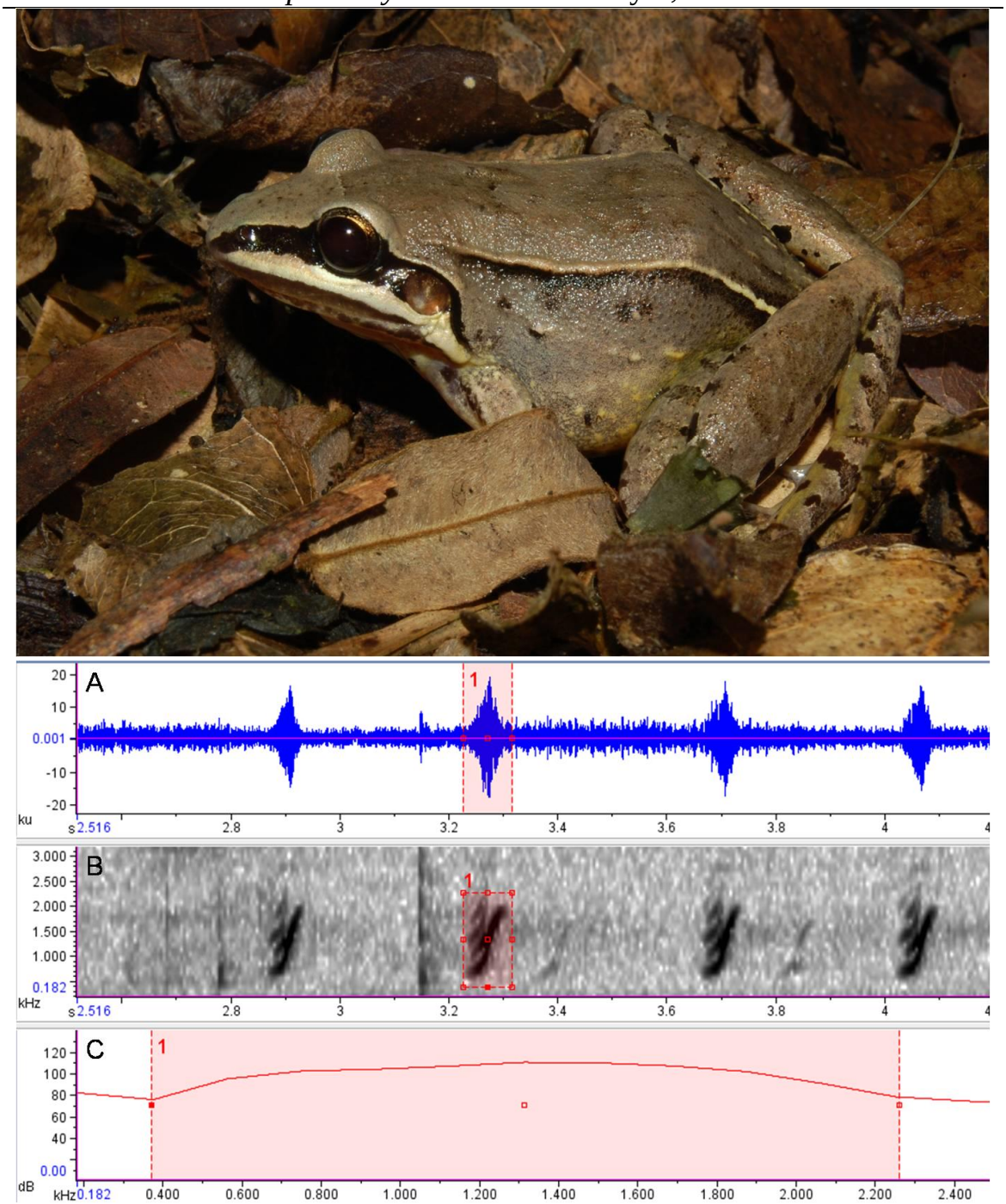

Figura 42 – Macho de *Leptodactylus notoaktites* e o canto de anúncio da espécie; gravação feita em Iporanga, ocorrida em novembro de 2010. Temperatura do ar = 24˚C; umidade relativa do ar = 82%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

Família **Leptodactylidae**

Paratelmatobius sp.

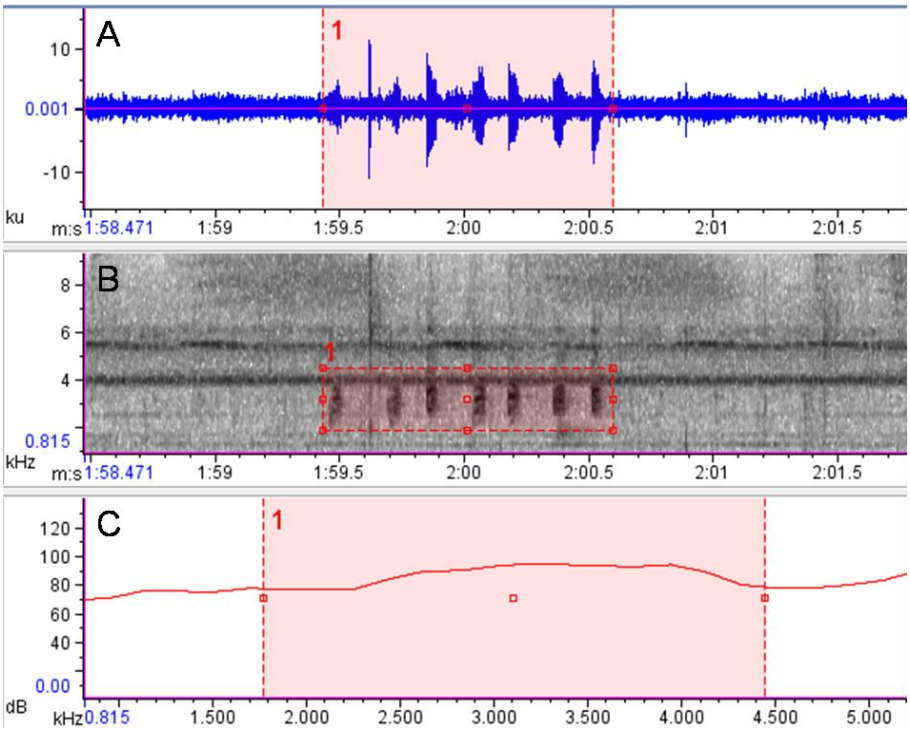

Figura 43 – Macho de *Paratelmatobius* sp.e a sequência de notas do canto de anúncio da espécie; gravação feita em Ribeirão Grande, ocorrida em fevereiro de 2011. Temperatura do ar = 21.5˚C; umidade relativa do ar = 94%; (A) Oscilograma; (B) Sonograma; e (C) Espectro de intensidade

APÊNDICE B - Descrição dos ambientes reprodutivos estudados;

Localidade	Ponto amostral	Localização geográfica (UTM)	Elevação (m)	Tipo de ambiente	disposição	Origem	Temperatura da água (˚C)	pH	% de cobertura por plantas emergentes	Profundidade máxima da água (cm)	Número de estratos de vegetação no entorno
EBB	Pedreira	0414333 / 7385655	872	permanente	borda	antropizada	17	6.3	> 50	30	6
EBB	Castelinho	0409271 / 7383592	847	permanente	Fechado	natural	16	6.5	> 50	100	missing data
EBB	Aterro	0412210 / 7384697	859	permanente	borda	antropizada	16.5	6.2	entre 1 e 25 (taboa)	mais de 150	6
PESM	Sem nome	0515322 / 7416610	0	permanente	borda	natural	26	7.1	entre 1 e 25 (taboa)	mais de 150	2
PEI	Lago Negro	0763151 / 7312894	864	permanente	fechado	natural (pequeno represamento)	16.8	6.5	0	mais de 150	4
PEI	Dicksonia	0762350 / 7313009	791	permanente	Fechado	natural	20	7	entre 1 e 25	mais de 150	4
PEI	Vitória Régia	0762391 / 7312865	794	permanente	borda	natural	21	7.3	entre 25 e 50	mais de 150	3
PESM	Garrafão	0515187 / 7416863	6	semi-permanente	fechado	natural	19.5	6.5	entre 1 e 25	50	2
PESM	Picadão da Barra	0517013 / 7416510	7	permanente	aberto	antropizado	31	6	> 50	30	3
PETAR	Ouro Grosso	missing data	missing data	temporário	borda	antropizado	24	6.5	>50	25	2
PETAR	JJ	missing data	missing data	permanente	borda	antropizado	missing data	6.3	entre 1 e 25	mais de 150	missing data
EEJI	Restinga	missing data	missing data	permanente	fechado	natural	missing data	6.3	>50	90	2
EEJI	Igreja	0289761 / 7301011	7	temporário	aberto	natural / entorno antropizado	23	6.3	> 50	missing data	missing data
PEIC	Ilha	0205045 / 7224039	8	permanente	Fechado	natural / entorno antropizado	21	6.3	entre 25 e 50	100	2
PEIC	Usina	0204930 / 7223702	8	permanente	borda	natural / entorno antropizado	24	6.2	>50	35	missing data
EEJI	Pasto	missing data	12	semi-permanente	borda	antropizado	missing data	missing data	>50	100	missing data

APÊNDICE B– Descrição dos ambientes reprodutivos estudados (continuação)

Altura máxima da vegetação do entorno (m)	Dimensão (comprimento vs. Largura em metros)	Quantidade de epífitas	Espécies arbóreas comuns	Predadores
20	50/20	pouca	embaúba	peixes, odonata, coleoptera, barata dágua, Liophis miliaris (serpente)
10	10/8.4	muita	Bambu e palmeiras	Odonata, Coleoptera, Barata dágua e Cágado (Hidromedusa)
20	180/20 (variável em alguns pontos)	pouca	Mirtaceas, palmeiras	peixes, barata dágua
15	30/16	pouca	Vegetação de restinga	peixes, camarão (pitu)
20	20.5/17	pouca	Samambaiaçus, Palmeiras	Peixes, odonata, barata dágua
15	10/7.5	muita	Samambaiaçus, Palmeiras	barata dágua
15	40/12	intermediária	Bambu	peixe, odonata, coleoptera
13	15/4	pouca	Palmeiras, cabreúva	Odonata, coleoptera
15	30/20	pouca	caixeta	Sanguessuga, odonata
15	35/18	pouca	missing data	odonata, barata dágu, Liophis miliaris
missing data	24/18	pouca	missing data	peixe, Liophis miliaris
6	missing data	muita	missing data	peixe, coleoptera
missing data	missing data	0	missing data	missing data
5	25/10	muita	missing data	missing data
5	75/55	pouca	missing data	*Caiman latirostris*
missing data	missing data	0	missing data	missing data