

AMANDA SCHEFFER BELTRAMIN

**Formação de territórios e estrutura espacial de
Hylodes heyeri Haddad, Pombal & Bastos 1996
(Anura, Hylodidae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Dr. Mauricio Osvaldo Moura

Curitiba

2014



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



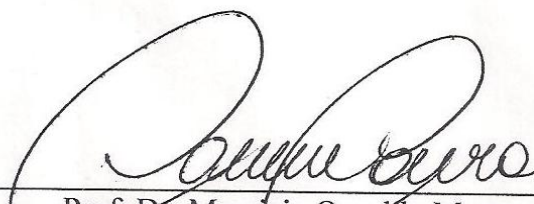
PARECER

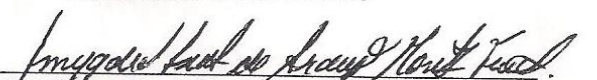
Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da dissertação de mestrado, a que se submeteu a mestranda, **Amanda Scheffer Beltramin**, para fins de adquirir o título de Mestre em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.

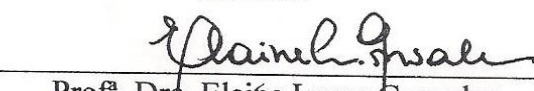
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 12 de março de 2014.


BANCA EXAMINADORA:


Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura
Orientador e Presidente


Prof. Dr. Emydio Leite de A. Monteiro Filho
Membro


Prof. Dra. Elaine Lucas Gonsales
Membro

Visto:


Prof. Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

Dedicada ao meu pai (em memória) que sempre soube valorizar meus estudos

AGRADECIMENTOS

Antes de tudo e todos, agradeço os meus pais por sempre priorizarem meus estudos, pelo amor, carinho e todo apoio e incentivo.

Agradeço o meu orientador, Dr. Mauricio O. Moura, pela confiança e tranquilidade que sempre demonstrou com este trabalho, pelos ensinamentos, por mostrar que o R não é tão aterrorizante como eu pensava! E desde já agradeço a oportunidade que me ofereceu de dar continuação a este e outros projetos num futuro doutorado, e permanecer no MouraLab.

Um agradecimento muito especial para meu companheiro, de campo e de vida, Bruno Kazuo Nakagawa, sempre presente em todos os momentos. Aproveito também para parabenizá-lo pelo ingresso na pós graduação em Ecologia, meu futuro mestre!

A todos os amigos do Laboratório de Dinâmicas Ecológicas, vulgo MouraLab, Peterson, Cris, Fer, Mel, Karine, Ed, Marcelo, André, Geórgia, Renatto e Sabrina, por todo o apoio nos momentos difíceis, pelas conversas, dicas, críticas, conselhos, cafés, cervejas, enfim, foi ótimo trabalhar com todos.

Obrigada a todos os amigos e colegas da turma 2012 do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação – UFPR. Em especial pra Carol, Luana, Vanessa, Jaque, Suelen, Rodolfo, Tiago e Karen. E também aos amigos de outras turmas, outros programas e da Biologia, pelas discussões e distrações (Japa, Flavinha, Cla, Andreas, Levek, Pepino, Aninha, Vanessa, Raul, Itibere).

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação – UFPR, e a todos os professores. Em especial agradeço ao professor Carlos Eduardo Conte, o Kadu, por apresentar e oferecer a chácara para a realização do trabalho, e pelas dicas e sugestões. Obrigada seu Firmino e família, vizinhos da área de estudo, que sempre nos receberam com muito respeito.

Também sou grata ao restante da minha família e amigos, que tornam minha vida muito mais feliz.

Enfim, a realização deste trabalho não teria sido possível sem a ajuda destas e de várias outras pessoas. As que aqui não foram citadas mas que de alguma maneira colaboraram, sintam-se agradecidas de coração.

Muito obrigada! Amandinha

SUMÁRIO

Capítulo I: Influência da territorialidade na distribuição espacial de <i>Hylodes heyeri</i> (Anura, Hylodidae).....	1
Resumo.....	2
Abstract.....	3
Introdução.....	4
Material e métodos.....	6
Área de estudo.....	6
Amostragem.....	7
Análises estatísticas.....	9
Resultados.....	10
Captura e recapturas.....	10
Distribuição espacial e tamanho do território.....	15
Discussão.....	17
Captura e recapturas.....	17
Distribuição espacial e tamanho do território.....	28
Referencias bibliográficas.....	21
Capítulo II: Comunicação visual na defesa do território de <i>Hylodes heyeri</i> (Anura: Hylodidae).....	25
Resumo.....	26
Abstract.....	27
Introdução.....	28
Material e métodos.....	30
Área de estudo.....	30
Resultados.....	31
Atividade diária da sinalização acústica.....	31
Sinalização visual nas disputas por território.....	32
Disputas por território.....	37
Discussão.....	40
Atividade diária da sinalização acústica.....	40
Sinalização visual nas disputas por território.....	41
Disputas por território.....	44
Referências bibliográficas.....	46
Anexo.....	50

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I: Influência da territorialidade na distribuição espacial de *Hylodes heyeri* (Anura, Hylodidae)

Figura 1: Macho (a) e fêmea (b) de <i>Hylodes heyeri</i> no município de São Jose dos Pinhais, PR.....	6
Figura 2: Trecho do rio no interior de mata selecionado para o estudo, em São José dos Pinhais, PR.....	7
Figura 3: Coordenadas X e Y em relação ao rio. A seta indica a direção do rio.	8
Figura 4: Exemplos de indivíduos de <i>Hylodes heyeri</i> capturados e marcados com a cinta pélvica em São José dos Pinhais, PR. (a) Indivíduo fêmea (esquerda) número 223, e a direita o macho número 151. (b) macho número 139, e no detalhe as 10 cores de miçangas e seus respectivos algarismos.....	8
Figura 5: Número de indivíduos machos, fêmeas e jovens de <i>Hylodes heyeri</i> capturados entre outubro de 2012 e abril de 2013 em São José dos Pinhais, PR.....	11
Figura 6: Comparação das medidas de CRC (mm) e peso (g) entre machos e fêmeas de <i>Hylodes heyeri</i> capturados e marcados em São José dos Pinhais, PR. Está representada a mediana (linha escura grossa), o 1o e 3o quartis (caixa) e os limites de distribuição.....	12
Figura 7: Distribuição das capturas e recapturas de <i>Hylodes heyeri</i> no período de outubro de 2012 a abril de 2013, em São José dos Pinhais, PR.....	13
Figura 8: Distribuição espacial de machos (pontos pretos) e fêmeas (pontos vermelhos) de <i>Hylodes heyeri</i> por toda a extensão do rio em São José dos Pinhais, PR. Acima, da esquerda para a direita, trecho do rio de zero a 105 metros, e abaixo de 105 a 200 metros. A área total ocupada por todos os machos capturados está representada em tons de cinza, sendo o kernel 95% a área cinza claro, a área cinza escuro o kernel 75% e a área em branco o kernel 50%. A área estimada para todas as fêmeas está representada pelos contornos amarelo, laranja e verde (kernel 95, 75 e 50%, respectivamente).....	15

Figura 9: Relação entre tamanho (CRC) e tempo de ocupação (em semanas) dos machos de <i>H. heyeri</i> de 19 parcelas em São José dos Pinhais, PR.....	16
--	----

Capítulo II: Comunicação visual na defesa do território de *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae)

Figura 1: Número de vocalizações emitidas por <i>Hylodes heyeri</i> (canto de anúncio, territorial e de corte) ao longo do dia, entre os meses de outubro de 2012 a abril de 2013.	32
---	----

Figura 2: Sinal visual ‘abaixar o corpo’, realizado pelos machos de <i>H. heyeri</i> posicionados a direita nas figuras A e B. Sinal visual ‘postura ereta’ realizado pelo macho posicionado a esquerda na figura A.....	34
---	----

Figura 3: a) Posição usual que o macho de <i>H. heyeri</i> vocaliza. B) Sinal visual ‘postura ereta’, em que os braços estão mais estirados.....	35
---	----

Figura 4: Número de sinalizações visuais realizadas por 23 machos de <i>Hylodes heyeri</i> durante interações agonísticas nas disputas por território.....	36
---	----

Figura 5: Posição de alerta (dedos dos pés levantados por alguns segundos, postura ereta e canto de anúncio) de <i>H. heyeri</i>	37
---	----

Figura 6: Catálogo das respostas apresentadas pelos machos de <i>H. heyeri</i> residentes (R) em função da invasão do território por outro macho (I).....	39
--	----

Figura 7: Diferentes posições de combate físico de <i>H. heyeri</i> . a) machos de costas um para o outro, com o toque entre eles muito sutil. b) Machos em fila, e o posicionado atrás coloca as mãos sobre o oponente. c) Luta em posição de amplexo.....	40
--	----

LISTA DE TABELAS

Cap I: Influência da territorialidade na distribuição espacial de *Hylodes heyeri* (Anura, Hylodidae)

Tabela 1: Variação no número de recapturas dos machos de <i>H. heyeri</i> capturados em São José dos Pinhais, PR.....	14
Tabela 2: Distribuição dos pontos de machos e fêmeas de <i>H. heyeri</i> em São José dos Pinhais-PR.....	14
Tabela 3: Estimativas da área utilizada pelos machos de <i>Hylodes heyeri</i> em São José dos Pinhais, PR. A mediana do kernel 50% (em negrito) indica a área territorial.....	16

Capítulo II: Comunicação visual na defesa do território de *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae)

Tabela 1: Repertório de apresentações visuais durante o comportamento agonístico entre machos de <i>Hylodes heyeri</i> . As descrições dos comportamentos foram baseadas em Hodl & Amézquita (2001) ¹ e Hartmann <i>et al.</i> (2005) ² . O asterisco (*) indica que a descrição foi adaptada.....	34
Tabela 2: Sinais visuais exibidos pelas espécies do gênero <i>Hylodes</i>	44

Formação de territórios e estrutura espacial de *Hylodes heyeri* Haddad, Pombal &

Bastos 1996 (Anura: Hylodidae)

Beltramin, A.S. & Moura, M.O.

Resumo: Estudos de uso do espaço e padrões de distribuição espacial são componentes fundamentais da ecologia de população animal e contribuem para a descrição de estratégias sociais, tróficas e reprodutivas, além de cooperarem para uma melhor compreensão das histórias de vida das espécies. Algumas espécies de anfíbios defendem toda ou parte da área de vida, e essa área é denominada território, o qual é defendido através de sinais visuais associados aos acústicos. Considerando que a formação dos territórios molda a estrutura espacial das populações, o objetivo geral deste estudo foi descrever a ecologia espacial e os sinais visuais exibidos na defesa de território de uma população de *Hylodes heyeri*. Realizamos as amostragens no município de São José dos Pinhais, PR, entre outubro de 2012 e abril de 2013, com visitas semanais de um dia de duração. Em um trecho de 200 m de rio, todos os indivíduos encontrados foram capturados, registrados comprimento rostro-cloacal (CRC), peso, sexo, posição do local da captura e marcados com uma cinta pélvica. As observações comportamentais foram feitas pela amostragem de todas as ocorrências e animal focal. Marcamos 237 indivíduos adultos de *H. heyeri* (213 machos e 24 fêmeas) e recapturamos 101 indivíduos (98 machos e três fêmeas). O tamanho da área de vida dos machos foi de 13,46 m², e o território 2,98 m². Classificamos oito comportamentos como sinalização visual, os quais representam 66,6% da sinalização exibida pelas espécies de anuros da Mata Atlântica. Os encontros agonísticos são escalonados desde disputas com exibições de sinais acústicos e visuais até confronto físico. De maneira geral, podemos concluir que há influência da territorialidade na distribuição espacial de *Hylodes heyeri*.

Palavras chave: área de vida; comportamento territorial; Hylodidae; interações agonísticas; marcação-recaptura; sinal visual.

Abstract: Use of space studies and spatial distribution are key components of the animal ecology and contribute to the description of social, trophic and reproductive strategies, in addition to work together to improve understanding of the life histories of species. Some species of amphibians defend all or part of the home range, and this area is called territory, which is defended by visual and acoustic signal. Whereas the formation of territories shapes the spatial structure of populations, the aim of this study was to describe the spatial ecology and the visual signals exhibited in agonistic encounters of a *Hylodes heyeri* population. We conducted sampling in São José dos Pinhais, PR, between October 2012 and April 2013, with weekly visits from a day-long. In a stretch of 200 meters of river, all individuals found were captured, recorded snout-vent lengths (SVL), weight, gender, position location of catch and marked with a pelvic belt. We conducted behavioral observations by sampling all occurrences and focal animal. We marked 237 adults of *H. heyeri* (213 males and 24 females) and 101 were recaptured (98 males and three females). The size of the home range of males was 13.46 m² and territory 2.98 m². We classify eight behaviors as visual signaling, which represent 66.6 % of signaling exhibited by anuran species of the Atlantic Forest. The agonistic encounters are staggered from disputes with visual and acoustic signals to physical confrontation. Overall, we can conclude that there is an influence of territoriality in the spatial distribution of *Hylodes heyeri*.

Key words: agonistic encounters; Hylodidae; home range; mark-recapture; territorial behaviour; visual signal.

Número de páginas da dissertação: 50

Capítulo I

Influência da territorialidade na distribuição espacial de *Hylodes heyeri*

(Anura, Hylodidae)

Resumo: Estudos de uso do espaço e padrões de distribuição espacial são componentes fundamentais da ecologia de população animal e contribuem para a descrição de estratégias sociais, tróficas e reprodutivas, além de cooperarem para uma melhor compreensão das histórias de vida das espécies. Algumas espécies de anfíbios defendem toda ou parte da área de vida, e essa área é denominada território. Considerando que a formação dos territórios molda a estrutura espacial das populações, o objetivo geral deste estudo foi descrever a ecologia espacial de uma população de *Hylodes heyeri*. Realizamos as amostragens no município de São José dos Pinhais, PR, entre outubro de 2012 e abril de 2013, com visitas semanais de um dia de duração. Em um trecho de 200 m de rio, todos os indivíduos encontrados foram capturados, registrados comprimento rostro-cloacal (CRC), peso, sexo, posição do local da captura e marcados com uma cinta pélvica. Utilizamos o método Kernel fixo para estimar área de vida e territorial. Marcamos 237 indivíduos adultos de *H. heyeri* (213 machos e 24 fêmeas) e recapturamos 101 indivíduos (98 machos e três fêmeas). Observamos que o CRC e o peso das fêmeas são maiores do que os machos. Há relação entre o número de capturas com temperatura e umidade relativa do ar. O tamanho da área de vida dos machos foi de 13,46 m², e o território 2,98 m². A área territorial não tem relação com o CRC e peso dos machos. No entanto, parcelas do rio com machos maiores tendem a ser ocupadas por mais tempo. De maneira geral, podemos concluir que há influência da territorialidade na distribuição espacial de *Hylodes heyeri*. Machos se distribuem de acordo com seus territórios, sendo um indivíduo impedido de viver e realizar quaisquer atividades em território alheio. A pequena área de vida e territorial de *H. heyeri* pode ser explicada, entre outros fatores, pelo tamanho corporal, habitat e comportamento da espécie.

Palavras chave: área de vida; comportamento territorial; ecologia espacial; Hylodidae; marcação-recaptura.

Abstract: Use of space studies and spatial distribution are key components of the animal ecology and contribute to the description of social, trophic and reproductive strategies, in addition to work together to improve understanding of the life histories of species. Some species of amphibians defend all or part of the home range, and this area is called territory. Whereas the formation of territories shapes the spatial structure of populations, the aim of this study was to describe the spatial ecology of a *Hylodes heyeri* population. We conducted sampling in São José dos Pinhais, PR, between October 2012 and April 2013, with weekly visits from a day-long. In a stretch of 200 meters of river, all individuals found were captured, recorded snout-vent lengths (SVL), weight, gender, position location of catch and marked with a pelvic belt. Used to estimate home range and territorial Kernel method. We marked 237 adults of *H. heyeri* (213 males and 24 females) and 101 were recaptured (98 males and three females). We observed that the SVL and the weight of females are larger than males. There is a relationship between the number of catches with temperature and relative humidity. The size of the home range of males was 13.46 m² and territory 2.98 m². The territory has no relation to SVL and weight of males. However, portions with larger males tend to be longer busy. Overall, we can conclude that there is an influence of territoriality in the spatial distribution of *Hylodes heyeri*. Males are distributed according to their territories, being unable to live and carry out any activities in individual foreign territory. The small home range and territory *H. heyeri* can be explained, among other factors, by body size, habitat and behavior of that specie.

Key words: home range; territorial behaviour; spacial ecology; Hylodidae; mark-recapture.

INTRODUÇÃO

A distribuição dos animais no espaço é um reflexo das estratégias comportamentais de cada espécie em resposta as necessidades fisiológicas e sociais, tais como forrageamento, alimentação, reprodução, cuidado com a prole e refugio contra predadores (Duellman & Trueb, 1994; Lemckert, 2004). A área utilizada pelo individuo para realizar estas atividades é denominada área de vida (Burt, 1943; Perry & Garland, 2002; Giuggioli *et al.*, 2006).

De maneira geral, a área de vida de um organismo é uma característica utilizada para compreender o comportamento animal em resposta a vários fatores bióticos e abióticos (Hiert, 2008). Assim, as variações no tamanho da área de vida podem refletir diferenças derivadas do tamanho e massa do corpo dos indivíduos, presença ou ausência de competidores e/ou predadores, presença de territorialidade, atividades reprodutivas, variações sazonais, grau de conservação do habitat e disponibilidade de recursos (Passamini & Rylands, 2000; Perry & Garland, 2002, Hiert, 2008). Além disso, o uso do espaço tem consequência fundamental sobre alguns processos ecológicos, como a distribuição e abundância dos organismos, regulação da população, seleção de habitat, dinâmicas predador-presa, dispersão, estrutura da comunidade e expansão de doenças (Borger *et al.*, 2008).

Uma vez que a área de vida, ou uso do espaço, é fundamental para a espécie e produto de suas atividades biológicas básicas, é esperado que ocorra fidelidade a uma parte da área de ocorrência. Desta forma, espécies que possuem alto grau de fidelidade a determinados ambientes (Duellman & Treb, 1994) e, defendem toda ou parte da área de vida contra indivíduos da mesma espécie, e eventualmente de outras espécies, apresentam comportamento territorial.

A territorialidade ocorre amplamente em anfíbios (Wells, 1977). Teoricamente, a defesa do espaço confere aos indivíduos vantagens energéticas e reprodutivas que afetam de maneira geral o valor adaptativo (Wells, 2007). A vantagem energética decorre da prioridade a recursos importantes, que podem ser traduzidos em efeitos na sobrevivência. Já as vantagens

reprodutivas ocorrem tanto pelo acesso direto aos parceiros na sua área quanto pelo aumento de atratividade, e conseqüentemente, um aumento do sucesso reprodutivo (Wells, 1977). A territorialidade parece estar associada as espécies que possuem padrões de reprodução do tipo prolongada, nas quais os sítios reprodutivos utilizados estão disponíveis ao longo do ano e a reprodução pode se estender (Bateson, 1983; Narvaes & Rodrigues, 2005; Wells, 2007)

Dentre os anfíbios com comportamento territorial, o gênero *Hylodes* Fitzinger 1826 (Frost, 2013) é um dos mais representativos no Brasil. Algumas espécies são altamente territoriais e atacam machos intrusos modificando o tipo de canto e exibindo sinais visuais agressivos (Weygoldt, 1989). As espécies são restritas a Floresta Atlântica (Haddad & Pombal Jr., 1995; Haddad *et al.*, 1996; Nascimento *et al.*, 2001; Lingnau *et al.*, 2008) e com habito diurno, vivendo nas margens de riachos e pequenos rios de floresta, em terrenos acidentados, frequentemente formando cachoeiras (Haddad *et al.*, 1996; Lingnau *et al.*, 2008). Distribuem-se desde o estado de Alagoas até o sul do Rio Grande do Sul (Frost, 2013).

A espécie *Hylodes heyeri* Haddad, Pombal e Bastos 1996 ocorre em áreas de Floresta Atlântica nos Estados do Paraná (Guaratuba, Morretes, São José dos Pinhais e Guaraqueçaba), São Paulo (Apiáí, Cananéia, Capão Bonito, Iporanga e Eldorado) (MCT-PUCRS; ZEUC-AMP, Coleção CFBH, Conte & Rossa Feres, 2006; Garey, 2007; Cunha *et al.*, 2010). Segundo a IUCN (2013) *H. heyeri* encontra-se na categoria de dados insuficientes e a população tende a declinar devido a perda de habitat, o que indica a pouca quantidade e confiabilidade das informações disponíveis.

Dado este cenário, e considerando que a formação de territórios molda a estrutura espacial das populações, o objetivo do estudo foi determinar como o comportamento territorial está associado com a distribuição espacial de *Hylodes heyeri* (Figura 1), estimando área de vida e territorial dos indivíduos, as diferenças de uso do espaço entre machos e fêmeas, a influencia das variáveis bióticas e abióticas no uso do espaço, determinar se há

relação do tamanho corporal de machos e o tempo de ocupação do território, e se há relação entre vencer uma disputa por território e o comprimento rostro-cloacal.

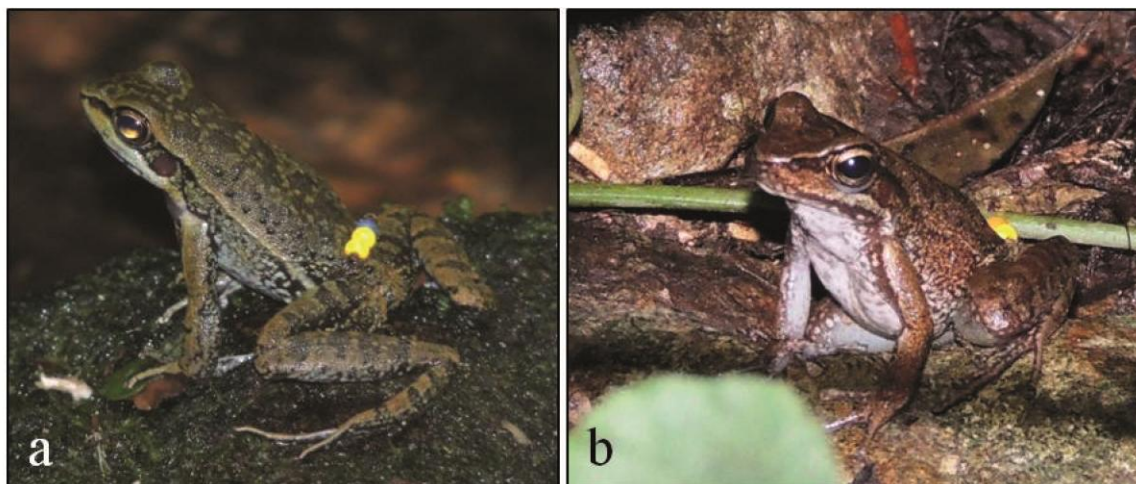


Figura 10: Macho (a) e fêmea (b) de *Hylodes heyeri* no município de São Jose dos Pinhais, PR.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos as fases de campo em uma propriedade particular (25°41'S 49°03'W), na localidade de Serro e Gemido, município de São José dos Pinhais, Estado do Paraná. A área, com altitude média de 980 metros, pertence ao primeiro planalto paranaense, e, fitogeograficamente é um ecótono entre floresta ombrófila densa e floresta ombrófila mista ou Floresta com Araucária (Maack, 1981). O clima na região é subtropical úmido mesotérmico, sem estação seca, com verões frescos e ocorrência de geadas severas e frequentes, correspondendo ao clima Cfb da escala de Köppen (Maack, 1981). Para as amostragens, selecionamos um trecho de 200 m de um riacho pedregoso situado no interior da mata, com largura variando de um a cinco metros e profundidade de 0,03 a 1,20 metros.

Amostragem

Realizamos as amostragens entre outubro de 2012 e abril de 2013, com visitas semanais de um dia de duração, totalizando 25 fases de campo e um esforço amostral de aproximadamente 130 horas. As atividades em campo iniciavam-se entre sete e 10 horas da manhã e estendiam-se de acordo com a atividade dos indivíduos, não ultrapassando das 19 horas.

Para amostrar a população de *Hylodes heyeri*, fizemos uma transecção de 200 metros no rio (Figura 2). O trecho do rio escolhido foi dividido em 40 quadrantes de cinco metros marcados com estacas) que foram percorridos, a jusante, durante cada sessão de amostragem. No decorrer da transecção todos os indivíduos encontrados pela primeira vez foram capturados e tiveram registrados o comprimento rostro-cloacal (CRC), peso, sexo (de acordo com a presença ou ausência do saco vocal), substrato que estavam utilizando (rocha, galho, chão) e altura do indivíduo até a água. Também foram registradas as coordenadas X e Y do local da captura para o cálculo da área territorial e área de vida. A coordenada Y corresponde a quantos metros o indivíduo estava do ponto zero metros. A coordenada X corresponde a quantos metros o indivíduo estava da margem esquerda de quem está descendo o rio (Figura 3).

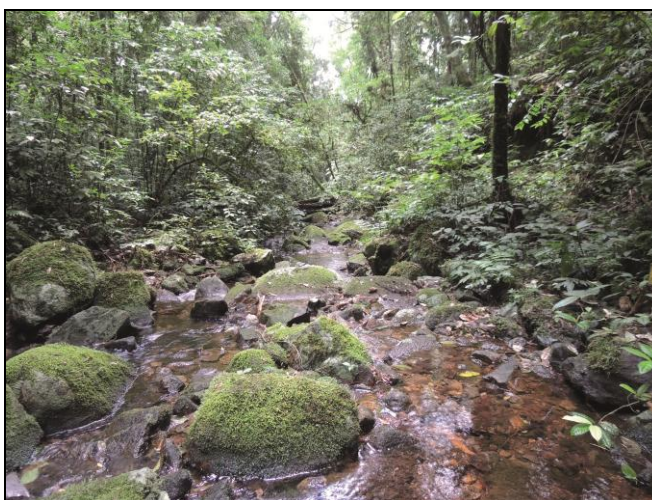


Figura 11: Trecho do rio no interior de mata selecionado para o estudo, em São José dos Pinhais, PR.

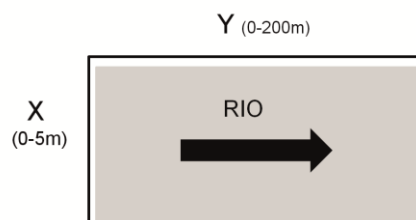


Figura 12: Coordenadas X e Y em relação ao rio. A seta indica a direção do rio.

Antes de ser solto, todo indivíduo capturado foi marcado com uma cinta pélvica, feita de miçangas coloridas colocada na região inguinal (Figura 4a,b) (Narvaes & Rodrigues, 2005; Giasson & Haddad, 2007; Hiert *et al.*, 2012). Este método foi escolhido porque permite a identificação visual do indivíduo a distância, sem necessidade de recaptura, e é extremamente vantajoso para indivíduos ágeis e difíceis de capturar, como *H. heyeri*. Além disso, é um método de baixo custo e raramente traz danos físicos aos indivíduos. A cinta de miçangas foi confeccionada com fio de algodão nas cores preta, verde escuro ou marrom com até três miçangas de 1,2 mm presas ao fio. O fio de algodão se deteriora na água após alguns meses, assim são desmarcados naturalmente. Utilizamos miçangas de 10 cores diferentes, cada qual representando os algarismos de zero a nove (Figura 4b). Indivíduos em que não foi possível determinar o sexo foram considerados jovens e não foram marcados, apenas medidos e pesados.



Figura 13: Exemplos de indivíduos de *Hylodes heyeri* capturados e marcados com a cinta pélvica em São José dos Pinhais, PR. (a) Indivíduo fêmea (esquerda) número 223, e a direita o macho número 151. (b) macho número 139, e no detalhe as 10 cores de miçangas e seus respectivos algarismos.

O tempo de duração para percorrer os 200 m variou de uma a quatro horas ($117 \pm 54,24$ minutos; média \pm DP), dependendo da quantidade de indivíduos. Os eventos de recaptura só foram considerados se ocorressem em intervalos de uma semana ou mais. A marcação foi interrompida duas semanas antes do término das fases de campo, permitindo a possibilidade de recaptura.

As variáveis abióticas temperatura do ar, umidade relativa e temperatura da água foram medidas no local com termohigrômetro.

Análises estatísticas

Comparamos o tamanho e o peso entre os sexos através de teste t. Para testar a relação entre o número de capturas e recapturas com as variáveis abióticas (temperatura do ar, umidade relativa e temperatura da água), utilizamos uma regressão múltipla. As variáveis climáticas foram transformadas em logaritmo antes das análises.

Para o cálculo da área total de uso do riacho pelos indivíduos, da área territorial de machos e área de vida de machos e fêmeas utilizamos o método kernel fixo. O método kernel é um método estatístico não paramétrico que estima a probabilidade de um animal estar usando determinada área, através do cálculo de distribuição de frequência de utilização, que no nosso caso foram definidos como 95, 75 e 50% (Powell, 2000). Fizemos a estimativa das áreas de vida e território com os parâmetros do modelo estimados por LSCV (least-square cross-validation) no software Biotas 2.0.

Para estimar a área total utilizada por todos os indivíduos marcados (machos e fêmeas), utilizamos todos os pontos de captura e recaptura. Para estimar o tamanho do território individual de machos e área de vida consideramos apenas os indivíduos com três ou mais pontos de localização. Esse procedimento foi utilizado para evitar estimativas enviesadas (superestimadas) pelo uso de apenas dois pontos. A área considerada território foi definida como a área de utilização estimada pelo método de Kernel que não houvesse sobreposição

entre indivíduos. Assim, plotamos as áreas de vários machos capturados no mesmo intervalo temporal e em pontos próximos e observamos que as estimativas baseadas no kernel 95% e 75% se sobrepõem em vários pontos, indicando áreas em comum para vários indivíduos, por isso consideramos essas áreas como parte da área de vida. Já, as áreas estimadas pelo kernel 50% quase não tinham sobreposição, indicando áreas exclusivas de um único macho, por isso, consideramos esta estimativa como a área territorial de *H. heyeri* (Anexo 1). Também utilizamos a mediana, porque o valor da mediana não sofre efeitos de valores extremos, como a média, e pode fornecer uma estimativa melhor da distribuição dos indivíduos (Wells, 2007). Para testar a relação entre a área do território e o tamanho (CRC) e peso dos machos utilizamos regressão múltipla.

Para caracterizar a distribuição espacial dos indivíduos ao longo do transecto, e determinar se existe relação entre o tempo de ocupação de um território e o tamanho e peso corporal, dividimos o rio a cada 10 metros, totalizando 20 parcelas. Calculamos o tamanho e peso médio dos indivíduos que ocuparam cada parcela, bem como a média de tempo (semanas) em que esses indivíduos permaneceram na parcela, somando as semanas em que cada indivíduo permaneceu na parcela e dividindo pelo número de indivíduos. Uma das parcelas do transecto não conteve nenhum indivíduo capturado mais de duas vezes e foi excluída das análises. Portanto, 19 parcelas foram analisadas. Utilizamos uma regressão simples para correlacionar o CRC, peso médio e o tempo de ocupação.

Todos os testes estatísticos foram feitos no ambiente R (R Core Team ,2013).

RESULTADOS

Capturas e recapturas

Capturamos e marcamos 237 indivíduos adultos de *Hylodes heyeri* . Destes, 213 eram machos e 24 eram fêmeas (Figura 5). O tamanho (CRC) dos machos variou entre 31,6 e 47,6 mm ($38,17 \pm 2,33$ mm, 38,35 mm; média \pm DP, mediana), enquanto nas fêmeas variou de

31,7 a 48 mm ($41,84 \pm 3,7$ mm, $42,55$ mm). O peso variou de 2,8 a 7 g ($5,5 \pm 0,49$ g, $5,5$ g) nos machos e de 3,5 a 9,4 g ($6,52 \pm 1,27$ g, $6,5$ g) nas fêmeas (Figura 6). Capturamos indivíduos jovens somente no mês de janeiro ($n=4$) (Figura 5), com tamanho entre 23,4 e 30,1mm ($25,6 \pm 3,51$; média \pm DP) e peso entre um e 3 g ($1,7 \pm 0,95$). No entanto, como os indivíduos jovens não receberam marcação podem ter sido medidos mais de uma vez. Observamos que o CRC e o peso das fêmeas são maiores quando comparados aos machos ($t=-4,74$, $df = 25,1$, $p<0,05$ e $t = -4,03$, $df = 23,7$, $p<0,05$, respectivamente)(Figura 6).

Houve uma relação positiva entre o número de capturas e a temperatura do ar ($F_{1,23}=19,79$, $p<0,05$, $\beta=0,38$), uma relação negativa com a umidade relativa do ar ($F_{1,23}=46,84$, $p<0,05$, $\beta=-0,14$), e não apresentou relação com a temperatura da água ($F_{1,23}=1$, $p>0,05$). Em contrapartida, o número de recapturas não foi influenciada por nenhuma das variáveis abióticas: temperatura do ar ($F_{1,23}=0,92$, $p>0,05$), temperatura da água ($F_{1,23}=0,02$, $p>0,05$) e umidade relativa do ar ($F_{1,23}=3,39$, $p>0,05$).

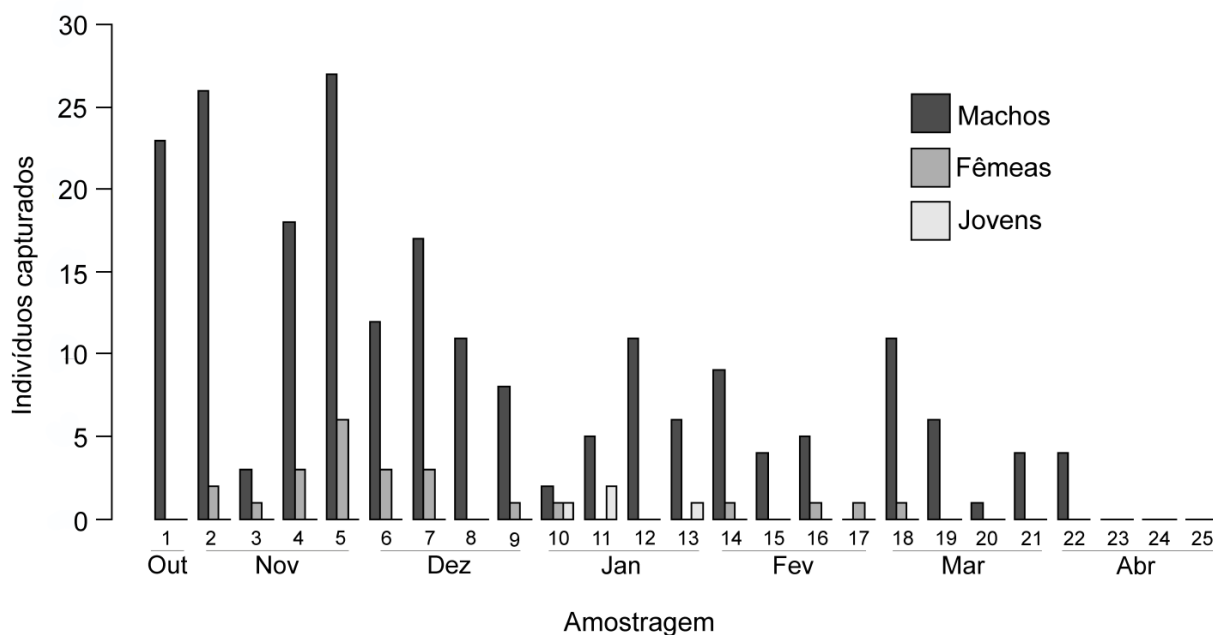


Figura 14: Número de indivíduos machos, fêmeas e jovens de *Hylodes heyeri* capturados entre outubro de 2012 e abril de 2013 em São José dos Pinhais, PR

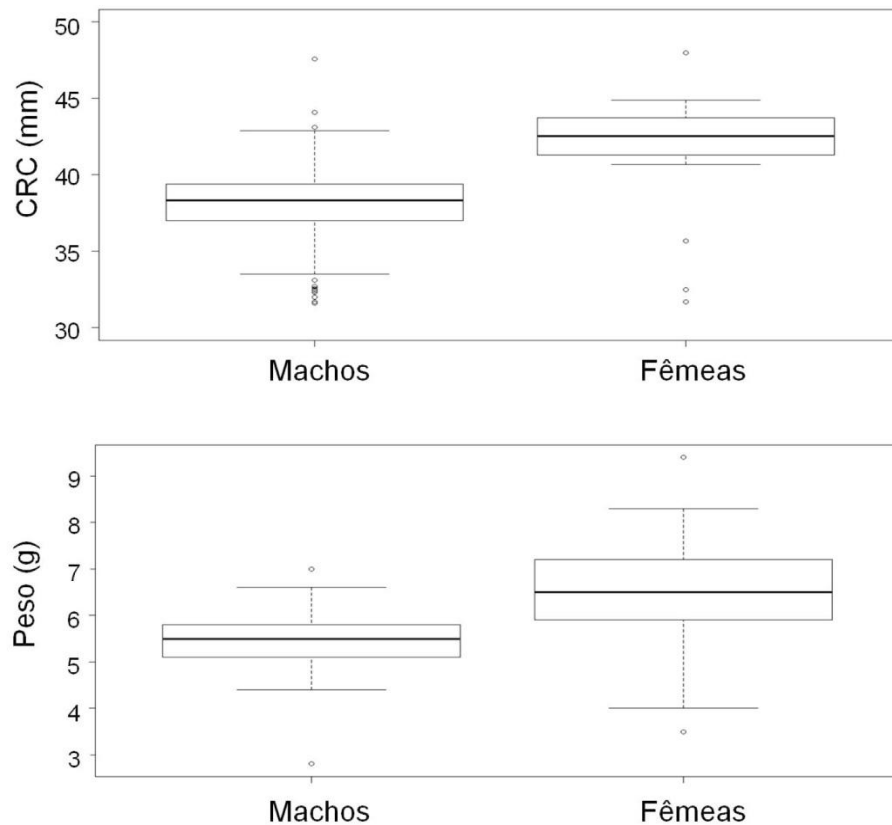


Figura 15: Comparação das medidas de CRC (mm) e peso (g) entre machos e fêmeas de *Hylodes heyeri* capturados e marcados em São José dos Pinhais, PR. Está representada a mediana (linha escura grossa), o 1o e 3o quartis (caixa) e os limites de distribuição

Considerando a utilização de substratos pelos machos, capturamos 92% em rochas no interior e margens do rio, com altura até a lâmina da água variando de zero cm (machos apoiados em rochas dentro da água) a 120 cm ($29,41 \pm 22,37$ cm, média±DP). Em galhos e troncos capturamos 4,7% dos indivíduos, com altura até a água de 2 a 60 cm ($23,89 \pm 18,24$ cm). Quatro machos (1,9%) estavam em canos utilizados pelos moradores locais para captar água do rio e a altura variou de 40 a 70 cm ($58,75 \pm 14,36$ cm) e 1,4% encontrados no chão no entorno do rio entre 42 e 50 cm até a lâmina da água ($46 \pm 5,66$ cm). No geral, considerando todos os substratos, a altura em que os indivíduos foram capturados variou de 0 a 120 cm ($30,13 \pm 22,43$ cm).

Em relação as fêmeas, capturamos 66,6% em rochas, com altura até a água entre 4 e 93 cm ($49,25 \pm 29,13$ cm, média ± DP). No chão, fora do rio, encontramos 25% , com altura

variando entre 15 e 93 cm ($64,33 \pm 42,9$ cm). Em troncos e galhos encontramos apenas uma fêmea a 50 cm de altura ate a agua.

Ao todo, 101 indivíduos foram recapturados (Figura 7). As capturas por período de amostragem variaram de 0 a 33 indivíduos (média=9,48 indivíduos, n=25), e as recapturas de zero a 20 indivíduos (média = 10,1 indivíduos, n = 24). Apenas três fêmeas (12,5%) foram recapturadas, sendo uma com quatro recapturas e duas com uma recaptura. Dentre os 213 machos, 98 foram recapturados, variando de 1 a 15 recapturas, totalizando 245 recapturas (Tabela 1).

Considerando um panorama geral de utilização do rio, e usando todos os pontos de localização de capturas e recapturas, a área total utilizada por todos os machos utilizando a frequência de utilização de 95, 75 e 50% foi de 1189,82 m², 274,13 m² e 45,38 m², respectivamente. Para as fêmeas, a área total utilizada foi 509,77 m² (95%), 61,52 m² (75%) e 14,73 m² (50%) (Tabela 2, Figura 8).

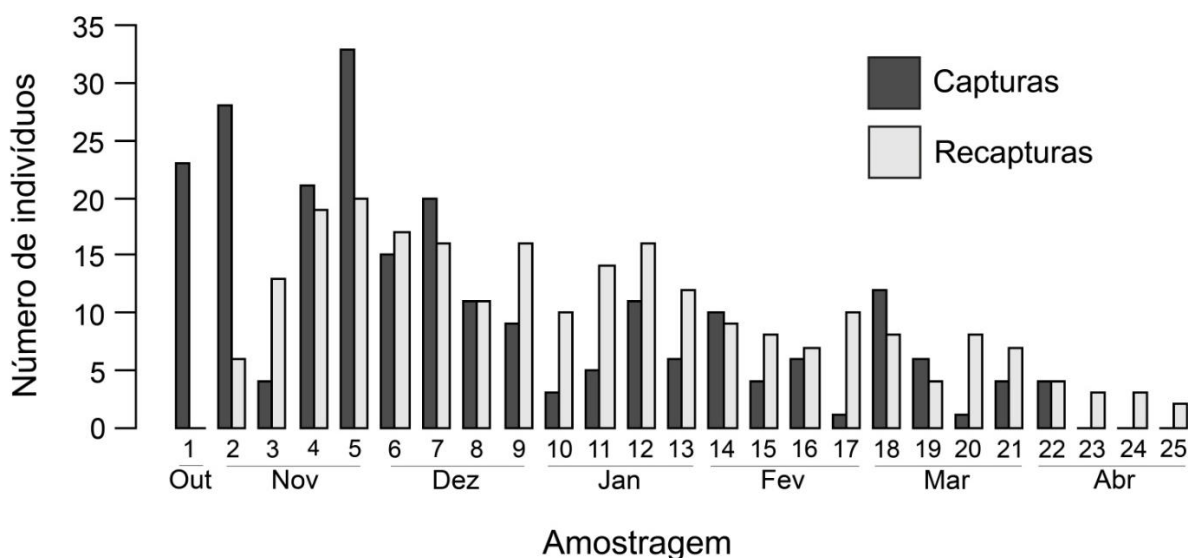


Figura 16: Distribuição das capturas e recapturas de *Hylodes heyeri* no período de outubro de 2012 a abril de 2013, em São José dos Pinhais, PR.

Tabela 1: Variação no número de recapturas dos machos de *H. heyeri* capturados em em São José dos Pinhais, PR.

Nº de machos	Nº de recapturas
37	1
26	2
14	3
10	4
4	5
4	6
1	7
1	8
1	15

Tabela 2: Distribuição dos pontos de machos e fêmeas de *H. heyeri* em São José dos Pinhais-PR.

Sexo	Nº de capturas	Nº de recapturas	Pontos na margem	Pontos no interior do rio	Pontos fora do rio
Machos	213	98	139 (30,3%)	314 (68,5%)	5 (1,2%)
Fêmeas	24	3	16 (53,3%)	11 (36,6%)	3 (10,1%)

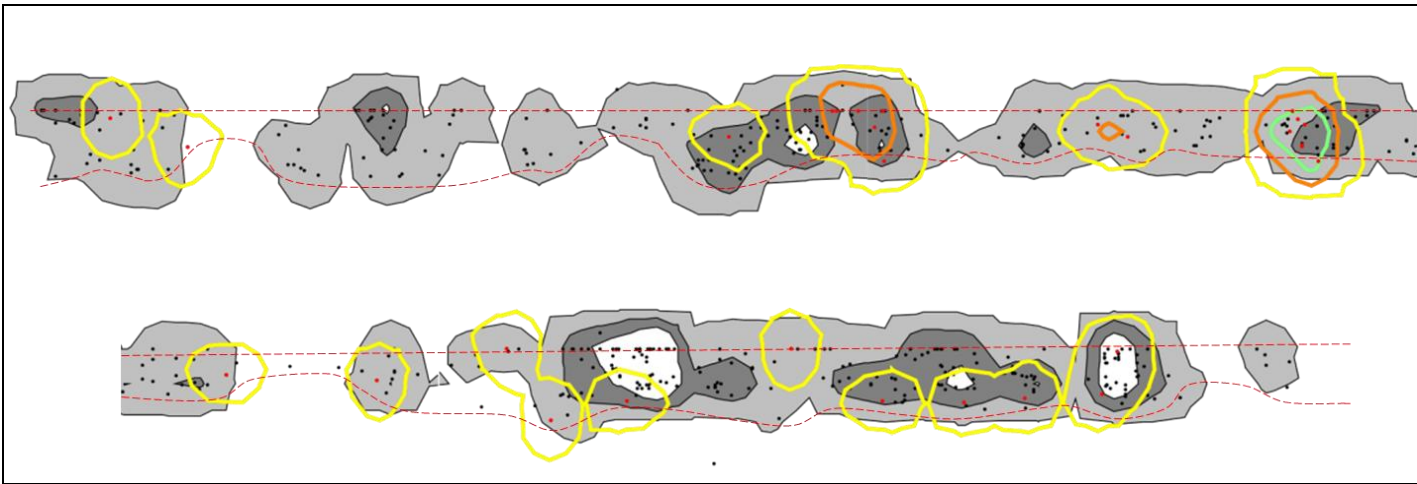


Figura 17: Distribuição espacial de machos (pontos pretos) e fêmeas (pontos vermelhos) de *Hylodes heyeri* por toda a extensão do rio em São José dos Pinhais, PR. Acima, da esquerda para a direita, trecho do rio de zero a 105 metros, e abaixo de 105 a 200 metros. A área total ocupada por todos os machos capturados está representada em tons de cinza, sendo o kernel 95% a área cinza claro, a área cinza escuro o kernel 75% e a área em branco o kernel 50%. A área estimada para todas as fêmeas está representada pelos contornos amarelo, laranja e verde (kernel 95, 75 e 50%, respectivamente).

Distribuição espacial e tamanho do território

Dos indivíduos que possuem três ou mais pontos de localização, tem-se um total de 56 machos para análise de estimativa de território e área de vida. De acordo com as estimativas individuais geradas pelo kernel, a área (mediana) utilizada mais intensamente pelos machos (kernel 50%), aqui considerada território, foi de 2,98 m², variando de 0,39 a 31,3 m² (Tabela 3). As áreas resultantes do kernel 95 e 75 representam a área de vida dos indivíduos (13,46 m² e 6,75 m²). A única fêmea capturada mais de três vezes, com quatro pontos de localização tem área de vida de 62,3 m² (kernel 95%), 29,93 m² (kernel 75%), e a área mais utilizada apresentou 15,03 m² (kernel 50%).

O tamanho do território não foi influenciado pelo CRC e peso dos machos ($F_{1,54} = 0,44$, $p > 0,05$; $F_{1,54} = 0,78$, $p > 0,05$, respectivamente).

Tabela 3: Estimativas da área utilizada pelos machos de *Hylodes heyeri* em São José dos Pinhais, PR. A mediana do kernel 50% (em negrito) indica a área territorial.

Área (m ²)	Kernel 95%	Kernel 75%	Kernel 50%
Média	30,16	13,24	5,97
Mediana	13,46	6,75	2,98
Min - máx	1,64 - 216,18	0,8 – 79,94	0,39 – 31,3

A distribuição espacial difere entre os sexos. Machos ocupam toda a extensão do rio, e preferencialmente o interior (68,5% dos pontos de captura e recaptura, tabela 2) enquanto as fêmeas foram encontradas em algumas porções do rio e com maior frequência nas margens (53,3%, tabela 2, Figura 8). No entanto, a distribuição de um sexo influencia o outro, uma vez que as fêmeas ficaram mais concentradas em locais com maior número de machos (áreas cinza escuro e brancas, Figura 8).

Não houve correlação entre peso médio e CRC médio das parcelas ($F_{1,17}= 6,43$, $p>0,05$), assim como entre o peso médio e tempo de ocupação ($F_{1,17}= 1,25$, $p>0,05$). Em contrapartida, o tempo de ocupação das parcelas foi correlacionado com o CRC dos machos ($F_{1,17}=16,74$, $p<0,05$) (Figura 9).

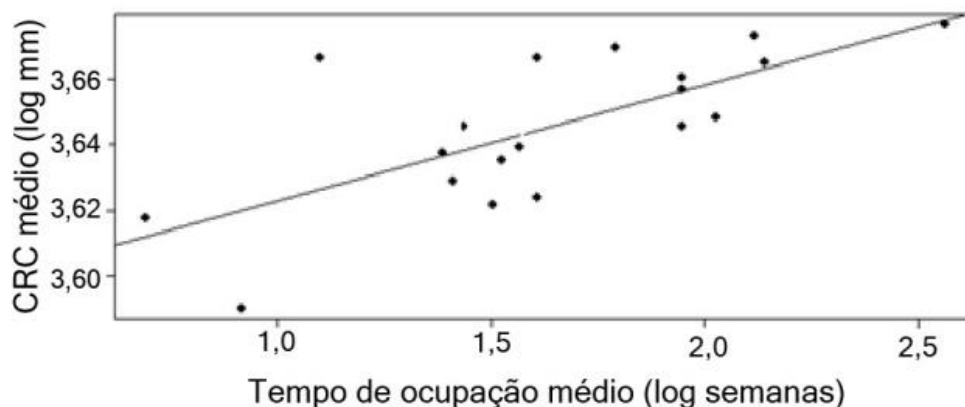


Figura 18: Relação entre tamanho (CRC) e tempo de ocupação (em semanas) dos machos de *H. heyeri* de 19 parcelas em São José dos Pinhais, PR.

DISCUSSÃO

Estudos de distribuição espacial e padrões no uso do espaço são importantes na ecologia de população. Nosso estudo com indivíduos de *Hylodes heyeri* indicou que machos e fêmeas têm diferentes áreas de vida e se distribuem espacialmente (considerando uma pequena escala) de maneira diferente, e que esta distribuição está associada a territorialidade presente somente nos machos.

Capturas e recapturas

O número de indivíduos capturados (237) é alto (quase 10 indivíduos por dia de amostragem), considerando o pequeno intervalo temporal (seis meses/ 25 dias de amostragens) e espacial (200 metros) da amostragem. Em estudo semelhante com *Hylodes dactylocinus* (Narvaes & Rodrigues, 2005) 205 indivíduos foram capturados em um transecto de 150 metros, durante 14 meses/ 130 dias de amostragens (1,6 indivíduos por dia de amostragem).

A diferença de capturas entre machos (213) e fêmeas (24) pode ser explicada pela diferença de detectabilidade nas capturas, já que, em anura, a detecção dos machos é mais fácil que das fêmeas (Hiert *et al.* 2012). Isso ocorre, principalmente, porque os machos vocalizam e ficam expostos nas rochas do interior do rio, o que aumenta a visibilidade, e consequentemente, a capturabilidade. É possível que o comportamento de permanecer nos arredores do rio e só se expor para reproduzir, torne a captura de fêmeas mais difícil, não significando que estas são raras.

A influência de variáveis abióticas na atividade de espécies de anuros é comum. Estudos de padrões temporais na atividade de anuros tropicais demonstram que o período reprodutivo é influenciado por fatores ambientais locais, como temperatura e umidade relativa do ar (Pough *et al.*, 1983; Duellman & Trueb, 1994; Navas, 1996; Hiert & Moura, 2010). As figuras 5 e 7 refletem este padrão, onde houve um maior número de capturas nos meses mais

quentes e chuvosos (outubro a fevereiro) e uma diminuição a partir de março. No mês de abril, as vocalizações cessaram, indicando o fim do período reprodutivo.

A umidade relativa próxima aos 100% é um indicativo de chuva. Apesar dos membros do gênero *Hylodidae* usualmente viverem em pequenas corredeiras na floresta (Haddad *et al.*, 1996; Lingnau *et al.*, 2008), onde a umidade é alta devido ao rio e ao spray causado pelas pequenas quedas de água, esta variável parece ser importante na atividade. Segundo nossos resultados, o aumento da umidade do ar no microhabitat está correlacionado negativamente com o número de capturas, o que pode estar relacionado com o aumento das chuvas, que pode afetar o nível do rio e encobrir as rochas, restringindo a atividade da espécie e causando uma diminuição do número de capturas. Em estudo com *Hylodes phyllodes* Heyer and Cocroft, 1986 (Hatano *et al.*, 2002) houve resultado semelhante, onde o aumento da umidade do ar diminuiu a atividade vocal dos machos.

Não houve influência das variáveis abióticas medidas em campo com o número de recapturas. Isso é possível devido a maior facilidade de se encontrar indivíduos já capturados, porque podem permanecer semanas no mesmo local. Sendo assim, mesmo em dias muito frios ou chuvosos, foi possível reencontrar espécimes já capturados anteriormente.

Distribuição espacial e tamanho do território

Consideramos que as áreas resultantes do kernel 95 e 75 e também 50% fazem parte da área de vida dos indivíduos, mas somente as áreas estimadas pelo kernel 50% foram consideradas como território dos machos. A área territorial estimada para os machos de *Hylodes heyeri* foi de 2,98 m². O resultado do kernel 75% (6,75 m²), por exemplo, é uma área muito grande pra ser considerada exclusiva e defensível por um indivíduo com o tamanho corporal de *Hylodes heyeri*. Da mesma forma, a espécie de pequeno porte e extremamente territorialista da família Aromobatidae, *Mannophryne trinitatis* (Garman, 1888), também apresentou área territorial ao redor de 2,53m² (Sexton, 1960).

A área de vida estimada para *H. heyeri* foi de 13,46 m². O tamanho da área de vida de anuros pode estar relacionado a diversos fatores, como por exemplo, sazonalidade, densidade da população, tamanho corporal, disponibilidade de recursos e presença de parceiros reprodutivos (Narvaes & Rodrigues, 2005; Wells, 2007). Apesar de não existir uma relação definida entre o tamanho do corpo e tamanho da área de vida e\ou território, pequenos dendrobatídeos e leptodactylídeos, por exemplo, tendem a ter as menores áreas, enquanto grandes anuros, como bufonídeos e ranídeos, têm as maiores área de vida (Wells, 2007). O modo de forrageamento também é um fator que influencia o tamanho da área ocupada pelas espécies. Indivíduos que forrageiam ativamente geralmente têm área de vida maior que predadores de um tamanho similar, mas com comportamento “senta e espera” (sit-and-wait) (Duellman & Trueb, 1994; Wells, 2007). O habitat também pode ser um determinante no tamanho da área em que uma espécie vive. Espécies de serrapilheira, por exemplo, podem ter grandes áreas de vida (Roithmair 1992), enquanto espécies que vivem em corredeiras são normalmente restritas ao leito do rio e ocupam menores áreas (Sexton, 1960; Wells, 1980). A área de vida e territorial de *Hylodes heyeri* pode ser explicada, entre outros fatores, pelo tamanho corporal, habitat e o comportamento. A área de vida estimada para *Hylodes dactylocinus* Pavan, Narvaes, and Rodrigues, 2001, variou de 0,12 a 13,12 m² (Narvaes & Rodrigues, 2005), muito parecida com a área estimada neste estudo.

Fêmeas de *H. heyeri* não possuem comportamento territorial. Deste modo, somente a área de vida foi estimada. No entanto, a área estimada de 15,03 m² está baseada nas recapturas de apenas um indivíduo, o que pode causar um viés e, portanto, deve ser vista com cautela. No entanto, é esperado que os machos que defendem território tenham áreas de vida menores que as fêmeas não territorialistas (Wells, 1980).

Uma vez que machos são territorialistas, mas as fêmeas não, a distribuição espacial difere entre os sexos. Podemos considerar que os machos estão ligados a seus territórios, permanecendo praticamente no mesmo local, durante o dia, defendendo essa área. Já as

fêmeas são “livres” para se deslocar por todo o habitat, a procura de comida e parceiros, se distribuindo mais frequentemente nas margens e arredores do leito do rio.

A correlação positiva entre CRC e tempo de ocupação sugere que os machos maiores conseguem defender seus territórios por mais tempo. A defesa da área territorial pelo maior tempo possível possibilita vantagem ao indivíduo, porque lhe assegura os recursos alimentares e locais para construção dos ninhos para reprodução (Narvaes & Rodrigues, 2005). Já, o peso dos machos nas diferentes parcelas não foi correlacionado com o CRC nem com o tempo de ocupação médio. A relação possivelmente não acontece já que o peso varia muito pouco entre os indivíduos que ocuparam as parcelas (no máximo uma grama). Isso sugere que o CRC tem maior influência no comportamento territorial dos machos de *H. heyeri*.

O fato dos machos serem territorialistas, e dos maiores indivíduos estarem ocupando porções do habitat por mais tempo, nos sugere que, talvez, a população de *H. heyeri* esteja distribuída pelo espaço de acordo com a hipótese da Distribuição Ideal Despótica (IDD). Segundo essa hipótese, indivíduos dominantes ocupam os melhores locais, forçando os demais a usarem locais com menor qualidade (Fretwell, 1972). Sendo assim, a variação na qualidade do habitat e na condição corporal dos machos seria importante na competição por espaço, e conseqüentemente, na distribuição espacial de *H. heyeri*. No entanto, as premissas básicas da IDD são relacionadas com medidas de componentes do valor adaptativo, como condição corporal, taxas de sobrevivência e taxas de reprodução, e também de qualidade do habitat. Como não dispomos dessas informações é não foi possível testar essa hipótese.

De maneira geral, podemos concluir que há influência da territorialidade na distribuição espacial de *Hylodes heyeri*. Machos se distribuem de acordo com seus territórios, sendo um indivíduo impedido de viver e realizar quaisquer atividades em território alheio. Aparentemente, a variação na condição corporal dos machos é importante na competição por

espaço, e conseqüentemente, na distribuição espacial. Já as fêmeas não são territorialistas, e se distribuem mais comumente nas margens do rio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bateson, P. (1983). *Mate choice*. New York: University of Cambridge.

Borger, L., Dalziel, B. D. & Fryxell, J. M. (2008). Are there general mechanisms of animal home range behaviour ? A review and prospects for future. *Ecol Lett.* **11**, 637–650.

Burt, W. H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J Mammal.* **24**, 346–352.

Conte, C.E.; Rossa-Feres, D.C. (2006). Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Rev. bras. zool.* **23(1)**:162-175.

Cunha, A.K.; Oliveira, I.S.; Hartmann, M.T. (2010). Anurofauna da Colônia Castelhanos, na Área de Proteção Ambiental de Guaratuba, Serra do Mar paranaense, Brasil. *Biotemas.* **23(2)**: 123-134.

Del-Claro, K. (2004). *Comportamento animal - Uma introdução á ecologia comportamental*. Jundiaí: Livraria Conceito.

Donnelly, M. A. & Guyer, C. (1994). Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. *Oecologia.* **98**, 291–302.

Duellman, W. E. & Trueb, L. (1994). *Biology of Amphibians*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Duellman, W. E. (1995). Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rainforest. *J Herpetol.* **29**, 13 – 21.

Fretwell, S.D. (1972). *Populations in a seasonal environment. Monographs in population biology* . New Jersey: University Press.

Frost, D. R. (2013). Amphibian species of the world: an online reference. Version 5.5 New York: Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/AmericanMuseumofNaturalHistory>.

- Garey, M.V. (2007). Diversidade de anfíbios anuros em três diferentes estádios sucessionais da Floresta Atlântica da Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba-PR. Curitiba, Dissertação de mestrado da Universidade Federal do Paraná.
- Giasson, L.O.M. & Haddad, C. F. B. (2007). Mate choice and reproductive biology of *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *J Herpetol.* **2**, 157–164.
- Giuggioli, L., Abramson, G., Kenkre, V. M., Parmenter, R. R. & Yates, T. L. (2006). Theory of home range estimation from displacement measurements of animal populations. *Journal of Theor Biol.* **1**, 126–135.
- Haddad, C. F. B. & Pombal Jr., J. P. (1995). A new species of the frog genus *Hylodes* from southeastern Brazil (Amphibia:Leptodactylidae). *Herpetologica.* **51**, 279–286.
- Haddad, C. F. B., Pombal Jr., J. P. & Bastos, R. P. (1996). New Species of *Hylodes* from the Atlantic Forest of Brazil (Amphibia : Leptodactylidae). *Copeia.* **4**, 965–969.
- Hatano, F. H., Rocha, C. F. D. & Van Sluys, M. (2002). Environmental Factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hylodes phyllodes*: Leptodactylidae). *J Herpetol.* **36**, 314–318.
- Hiert, C. (2008). Dinâmica populacional e uso do espaço de *Hypsiboas leptolineatus* (Braun & Braun , 1977) (Anura : Hylidae) no Município de Turvo , Estado do Paraná. Dissertação de mestrado da Universidade Federal do Paraná.
- Hiert, C. & Moura, M.O. (2010). Abiotic correlates of tempo- ral variation of *Hypsiboas leptolineatus* (Amphibia: Hylidae). *Zoologia.* **27**, 703–708.
- Hiert, C., Roper, J. J. & Moura, M. O. (2012). Constant breeding and low survival rates in the subtropical Striped Frog in southern Brazil. *J Zool.* **288**, 151–158.
- IUCN. (2013) . IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Acessado em Junho de 2013.
- Lemckert, F. L. (2004). Variations in anuran movements and habitat use : Implications for conservation. *Appl Herpetol .* **1**, 165–181.

- Lingnau, R., Canedo, C. & Pombal, J. P. (2008). A New Species of *Hylodes* (Anura: Hylodidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Copeia*. **3**, 595–602.
- Maack, R. (1981). *Geografia física do estado Paraná*. 2nd ed. Rio de Janeiro: J.Olimpio.
- Narvaes, P. & Rodrigues, M. T. (2005). Visual communication , reproductive behavior , and home range of *Hylodes dactylocinus* (Anura , Leptodactylidae). *Phyllomedusa*. **4**, 147–158.
- Nascimento, L. B., Pombal Jr., J. P. & Haddad, C. F. B. (2001). A new frog of the genus *Hylodes* (Amphibia: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil. *J Zool*. **254**, 421–428.
- Navas, C. A. (1996). The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation Species. *J Herpetol*. **30**, 488–497.
- Passamini, M., & Rylands, A. M. (2000). Home range of a Geoffroy's marmoset group, *Callithrix geoffroyi* (Primates, Callithrichidae) in South-eastern Brazil. *Rev Bras Biol*. **60**, 1–10.
- Perry, G. & Garland, J. T. (2002). Lizard home ranges revisited : effects of sex , body size , diet , habitat , and phylogeny. *Ecology*. **83**, 1870–1885.
- Pough, F. H., Taigen, T. L., Stewart, M. & Brussard, P. F. (1983). Behavioral modification of evaporative water loss by a Puerto Rican frog. *Ecology*. **64**, 244–252.
- Powell, R. A. (2000). Animal Home Ranges and Territories and Home Range Estimators. In *Research Techniques in Animal Ecology*: 65 – 110. Boitani, L. & Fuller, T. (Eds). New York: Columbia University Press.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Roithmair, M.E. (1992). Territoriality and male mating success in the dart-poison frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology*. **92**: 331-343.
- Sazima, I. & Bokermann, W.C.A. (1982). Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 5: *Hylodes otavioi* sp. n. (Anura, Leptodactylidae). *Rev. Brasil. Biol*. **42**:767-771.

- Sexton, O. J. (1960). Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid frog *Prostherapis trinitatis*. *Ecology*. **41**, 107–115.
- Wells, K. D. (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* **25**, 666–693.
- Wells, K. D. (1980). Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica*. **36**, 189–199.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. London: The University of Chicago Press.
- Weygoldt, P. (1989). Changes in the composition of mountain stream frog communities in the Atlantic mountains of Brazil: Frogs as indicators of environmental deteriorations? *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. **243**, 249–255.

Capítulo II

Comunicação visual na defesa do território de *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae)

Resumo: A vocalização é considerada a principal forma de comunicação nos anuros. Mas além de vocalizar, algumas espécies de anfíbios anuros utilizam sinais visuais como comunicação adicional ou alternativa á acústica, principalmente no contexto reprodutivo e em encontros agonísticos. Considerando a territorialidade de *Hylodes heyeri*, observamos o comportamento agonístico e classificamos os sinais visuais exibidos pela espécie. Realizamos observações comportamentais pela amostragem de todas as ocorrências e animal focal semanalmente entre outubro de 2012 e abril de 2013 em São Jose dos Pinhais, PR, totalizando 25 fases de campo. Os machos de *H. heyeri* possuem um sistema de comunicação visual complexo na defesa de território. Esses encontros agonísticos são escalonados desde disputas com exibições de sinais acústicos e visuais até confronto físico. Classificamos oito comportamentos como sinalização visual, os quais representam 66,6% da sinalização exibida pelas espécies de anuros da Mata Atlântica. A sinalização ‘foot flagging’, muito comum em diversas espécies não foi observada.

Palavras chave: comportamento territorial; Hylodidae; interações agonísticas. sinal visual

Abstract: The vocalization is considered the main form of communication in anurans. But besides vocalize, some species of amphibians use visual signals as additional or alternative to vocal communication, especially in the context of reproductive and agonistic encounters. Whereas territoriality in *Hylodes heyeri*, we observed agonistic behavior and classify visual signals displayed by the specie. We conducted behavioral observations by sampling all occurrences and focal animal weekly between October 2012 and April 2013 in Sao Jose dos Pinhais, State of Paraná, totaling 25 stages of field. Males of *H. heyeri* have a complex system of visual communication in defense of territory. These agonistic encounters are staggered from disputes with visual and acoustic signals to physical confrontation. We classify eight behaviors as visual signaling, which represent 66.6 % of signaling exhibited by anuran species of the Atlantic Forest. A very common signaling in several species, “foot flagging”, was not observed.

Key words: agonistic encounters; Hylodidae; territorial behaviour; visual signal

INTRODUÇÃO

A vocalização é considerada a principal forma de comunicação nos anuros, porque a maioria das espécies tem habito noturno e a vocalização não depende da disponibilidade de luz (Duellman & Trueb, 1994). Mas, além de vocalizar, algumas espécies de anfíbios anuros utilizam sinais visuais como comunicação adicional ou alternativa á acústica (Wells, 1977; Haddad & Giaretta, 1999).

A comunicação visual provavelmente evoluiu pela pressão das condições do ambiente (Hodl & Amézquita, 2001) e é associada, principalmente, a espécies diurnas que ocorrem em locais com alto grau de ruído, como corredeiras e cachoeiras (Endler, 1992; Lindquist & Hetherington, 1996; Hodl & Amézquita, 2001). No entanto, apesar da indisponibilidade de luz, algumas espécies noturnas que participam de coros durante a época de reprodução apresentam este comportamento, provavelmente pela competição e altos níveis de ruídos (Emlen, 1968; Wiewand, 1969; MacDiarmid & Adler, 1974; Wells, 1980a).

Os sinais visuais são exibidos principalmente em contextos reprodutivos, para aumentar a probabilidade de atrair parceiros, e em encontros agonísticos (Wells, 1980b; Lindquist & Hetherington, 1996; Preininger *et. al*, 2009). Muitos anuros territorialistas podem empregar posturas estereotipadas e exibições visuais, além da comunicação acústica como sinais de ameaça (Haddad & Giaretta, 1999; Pombal Jr. *et. al*, 1994). A sinalização visual associada a acústica na defesa de território funciona como um alerta, para evitar disputas físicas (Robertson, 1986). Confrontos físicos envolvem custos de energia e riscos de ferimento, portanto, ocorrem apenas em casos extremos, quando os potenciais benefícios são maiores que os custos de uma disputa física (Wells, 1980).

Dentre os anfíbios com comportamento de sinalização visual, o gênero *Hylodes* Fitzinger 1826 (Frost, 2013) é representado com diversas espécies territoriais que atacam machos intrusos modificando o tipo de canto e exibindo sinais visuais agressivos (Weygoldt,

1989). O gênero possui 24 espécies distribuídas em quatro grupos, definidos com base na morfologia externa e no colorido (Heyer, 1982): *glaber* com uma espécie, *lateristrigatus* com 19 espécies, *mertensi* com uma espécie e *nasus* com três espécies (Frost, 2013).

As espécies de *Hylodes* são todas diurnas, vivendo nas margens de riachos e pequenos rios de floresta, em terrenos acidentados, frequentemente com pequenas quedas d'água e cachoeiras (Haddad *et. al.*, 1996; Lingnau, 2003; Lingnau *et. al.*, 2008). São espécies com distribuição em áreas de Floresta Atlântica (Haddad & Pombal Jr., 1995; Haddad *et. al.*, 1996; Nascimento *et. al.*, 2001; Lingnau *et al.*, 2008), desde o Estado de Alagoas até o sul do Estado do Rio Grande do Sul (Frost, 2013), com exceção de *Hylodes otavioi* Sazima e Bokermann, 1983, endêmico da Serra do Cipó em Minas Gerais (Sazima e Bokermann, 1982), e *Hylodes uai* Nascimento, Pombal e Haddad, 2001 que é encontrada em áreas de transição entre Floresta Atlântica e Cerrado (Nascimento *et al.*, 2001).

Hylodes heyeri Haddad, Pombal e Bastos 1996 ocorre em áreas de Floresta Atlântica nos Estados do Paraná (Guaratuba, Morretes, São José dos Pinhais e Guaraqueçaba) e São Paulo (Apiáí, Cananéia, Capão Bonito, Iporanga e Eldorado) (MCT-PUCRS; ZEUC-AMP, Coleção CFBH, Conte & Rossa Feres, 2006; Cunha *et. al.*, 2010). A estrutura populacional de *H. heyeri* é associada, no período reprodutivo, com a formação de territórios (cap I) onde ocorrem as disputas com sinais visuais, acústicos e combates físicos (Lingnau, 2003; Lingnau & Bastos, 2007). Embora existam descrições gerais de comportamento agonísticos em *H. heyeri* não existe uma descrição mais detalhada sobre como os comportamentos ocorrem durante as disputas.

Assim, considerando a importância da formação de territórios por *Hylodes heyeri* para a ecologia e biologia da espécie, nosso objetivo foi descrever o comportamento agonístico associado com a manutenção dos territórios e identificar os sinais visuais exibidos na defesa de território e, também, determinar a atividade de vocalização diária dos indivíduos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos as fases de campo em uma propriedade particular (25°41'S 49°03'W) na localidade de Serro e Gemido, município de São José dos Pinhais, Estado do Paraná. A área, com altitude média de 980 metros, pertence ao Primeiro Planalto Paranaense, e, fitogeograficamente, é um ecótono entre floresta ombrófila densa e floresta ombrófila mista ou Floresta com Araucária (Maack, 1981). O clima na região é subtropical úmido mesotérmico, sem estação seca, com verões frescos e ocorrência de geadas severas e frequentes, correspondendo ao clima Cfb da escala de Köppen (Maack, 1981). Para as amostragens, selecionamos um trecho de 200 m de um riacho pedregoso situado no interior da mata, com largura variando de um a cinco metros e profundidade de 0,03 a 1,20 metros.

Amostragem

Realizamos as amostragens semanalmente entre outubro de 2012 e abril de 2013, totalizando 25 fases de campo.

Para registrar a atividade diária de vocalização, considerada como o número de machos vocalizando e os tipos de cantos a cada hora do dia, fizemos uma transecção de 200 metros no rio (Figura 2, capítulo 1, pág 7). A transecção foi percorrida, a jusante, durante cada sessão de amostragem. Fizemos duas ou três amostragens iniciando a cada hora do dia até no máximo às 16 horas (ex: das 7 às 8 horas, das 8 às 9 horas, ... , das 15 às 16 horas), onde registramos o número de indivíduos vistos, bem como se estavam vocalizando ou não, e o tipo de canto (canto de anúncio, territorial ou de corte). O limite das 16 horas permitia que a transecção fosse completamente percorrida durante o dia.

Para determinar os tipos de sinais visuais exibidos nas interações agonísticas e o contexto subjacente a estes sinais, realizamos observações comportamentais pela amostragem de todas as ocorrências e animal focal (Del-Claro, 2004). Esse método implica que todas as

ocorrências de ações ou interações específicas de um indivíduo, ou grupo específico de indivíduos (no caso dois machos), são registrados durante cada período amostral. Alguns quadrantes do riacho foram escolhidos de acordo com a disponibilidade de machos para coleta de dados de comportamentos referentes a defesa do território. O período amostral compreende todas as observações feitas durante duas horas com intervalo de meia hora entre uma hora e outra, e começa focando em um indivíduo residente. Caracterizamos como completas as interações onde foi possível identificar residente, intruso, vencedor e perdedor. Filmamos as interações com uma câmera Nikon P510 e posteriormente analisamos os comportamentos em laboratório.

Nas análises comportamentais um movimento foi considerado como sinal visual quando (Hold & Amezquita 2001): (a) fornece uma indicação visual na interação intraespecífica; (b) é repetitivo, está em evidência e inalterável e (c) provoca uma reação imediata pelo receptor.

RESULTADOS

Atividade diária da sinalização acústica

Registramos 433 vocalizações, sendo 344 emissões de canto de anúncio, 79 de canto territorial e 10 de canto de corte. Ao longo do dia, houve predomínio da emissão de cantos de anúncio (Figura 1). A maior atividade associada com essa vocalização foi realizada entre 10 e 14 horas, sendo maior o número registrado às 13 horas ($n = 69$) com declínio progressivo dessa atividade ao final da tarde. O canto territorial teve mais registros às 7 horas ($n = 12$), e entre as 10 horas da manhã e 14 horas ($n = 12, 9, 11, 13$ e 7 , respectivamente). Cantos de corte foram, basicamente, registrados no período da manhã até as 13 horas, sendo que o maior número de indivíduos ($n = 4$) vocalizando ocorreu às 7 horas da manhã.

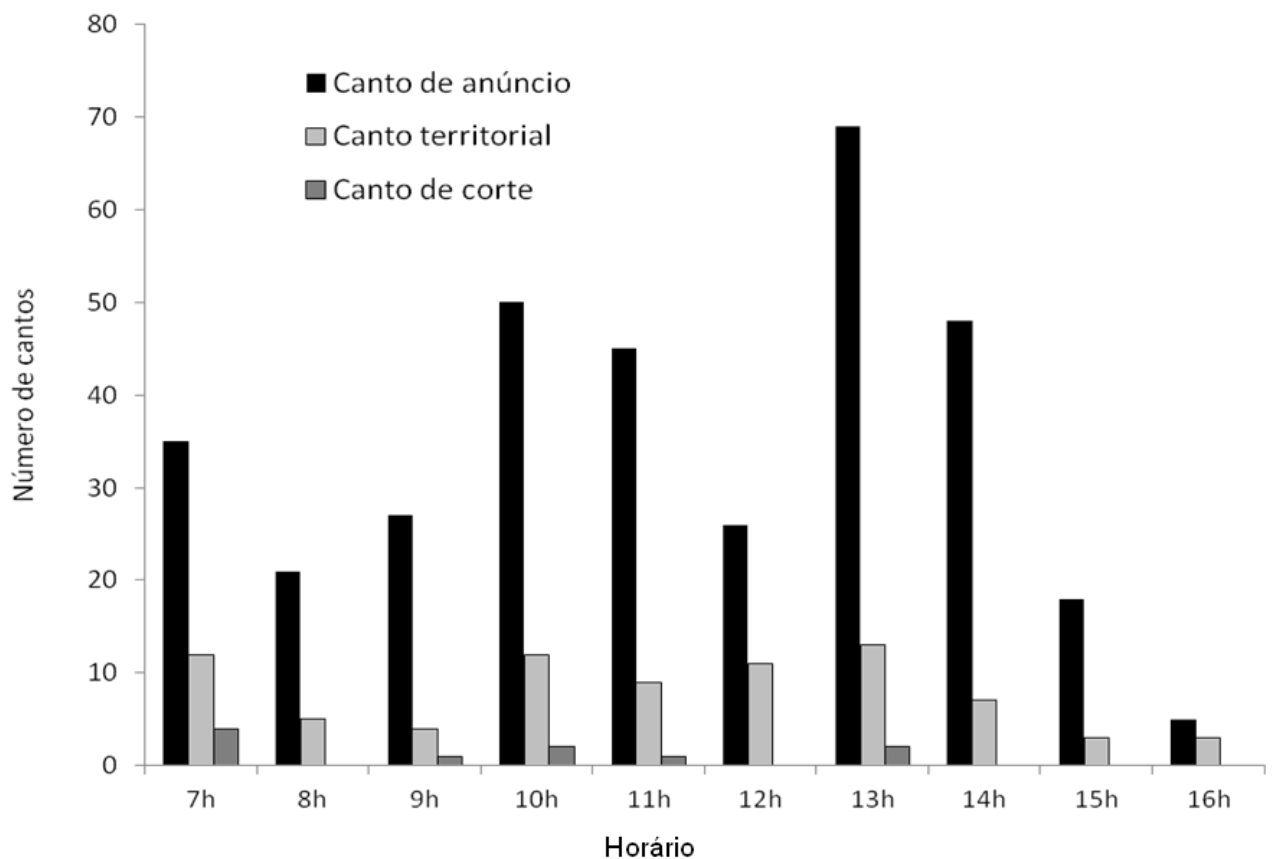


Figura 1: Número de vocalizações emitidas por *Hylodes heyeri* (canto de anúncio, territorial e de corte) ao longo do dia, entre os meses de outubro de 2012 a abril de 2013.

Sinalização visual nas disputas por território

Durante o dia, machos defendem seu território, espaço usado para vocalizar e acasalar. Não observamos machos se alimentando no território. As fêmeas, aparentemente, não defendem territórios. No entanto, três fêmeas foram observadas no mesmo local em dias diferentes, indicando a possibilidade de fidelidade a essas áreas.

Nós observamos 23 machos de *Hylodes heyeri* durante 15 interações agonísticas completas para descrever os sinais visuais apresentados nas disputas por território. A partir dessas observações, classificamos oito comportamentos como sinalização visual (Tabela 1). Todos os sinais visuais foram exibidos em fração de segundos, mas quase sempre são repetidos várias vezes e acompanhados, ou alternados, pela emissão do canto de anúncio ou territorial.

Nós observamos o comportamento de abaixar o corpo quando os machos estavam próximos um do outro ($8,5 \text{ cm} \pm 0,7 \text{ cm}$; média \pm DP), ou em contato um com o outro (combate físico). Em duas observações, os combatentes se aproximaram (um de costas para o outro) e o intruso permaneceu com o corpo abaixado. Nas duas ocasiões, o intruso perdeu a disputa (Figura 2a). Durante combates físicos (quatro ocasiões), um dos machos posicionava as mãos sobre o dorso do oponente, e a resposta do outro macho frente a esse ato foi de abaixar o corpo (Figura 2b). Nestes casos, os indivíduos com o corpo abaixado também perderam as disputas.

O comportamento de abrir a boca só foi observado em uma ocasião. O macho residente estava a aproximadamente um metro do macho intruso. Ele exibiu esta sinalização após realizar vários ‘saltos’ e ‘estiramento da perna’.

No comportamento de estiramento da perna, o macho se posiciona direcionado para o oponente e exibe a sinalização. A distância média entre os machos em disputa foi de $146,5 \text{ cm}$ (DP = $\pm 9,8 \text{ cm}$). Quase sempre o indivíduo estira a perna e vocaliza o canto territorial ao mesmo tempo. Geralmente, a sinalização ocorre instantes antes da ‘postura ereta’.

O movimento de elevação do membro ocorre muito rapidamente e é fácil de ser confundido com o comportamento de ‘limpeza’ (descrito abaixo). É possível diferenciar estes dois comportamentos pela presença de um oponente na direção oposta, o que indica a elevação do membro como uma forma de comunicação agonística. Caso contrário, se não houver oponentes, o macho eleva o membro (mão ou perna) e passa sobre o corpo para limpeza.

Tabela 1 – Repertório de apresentações visuais durante o comportamento agonístico entre machos de *Hylodes heyeri*. As descrições dos comportamentos foram baseadas em Hodl & Amézquita (2001)¹ e Hartmann *et al.* (2005)². O asterisco (*) indica que a descrição foi adaptada.

Comportamento	Descrição
1. Abaixar o corpo (body lowering) ^{1,2}	Baixar a parte anterior ou todo o corpo contra o substrato. Membros ao lado do corpo ou estendidos (figura 2).
2. Abrir a boca (mouth opening) ²	Abrir e fechar a boca lentamente ou rapidamente várias vezes, ou permanecer com a boca aberta por um tempo.
3. Estiramento da perna (leg stretching) ^{1,2}	Afasta as pernas em relação ao corpo fazendo com que fique ao nível do substrato.
4. Elevação do membro (limp lifting) ²	Movimentos para cima e para baixo dos membros..
5. Exibição da garganta (throat display) ^{1,2}	Pulsção da garganta sem vocalizar.
6. Postura ereta (upright posture) ^{1,2}	Estender os braços e elevar a parte anterior do corpo (Figura 2a e 3).
7. Saltos* (jump display) ^{1,2}	Saltos rápidos para os lados, com movimentos descontínuos, ou pequenos passos para qualquer direção, elevando rapidamente a mão ou o pé do substrato.
8. Sinalização com os dedos dos pés* (toes flagging ¹ ; toes trembling) ^{1,2}	Movimentos para cima e para baixo com os dedos de ambos os pés, ou vibração dos dedos dos pés, em sequencia ou não, sem mexer a perna. Afastar os dedos dos pés do substrato e permanecer com os mesmos levantados por alguns instantes.

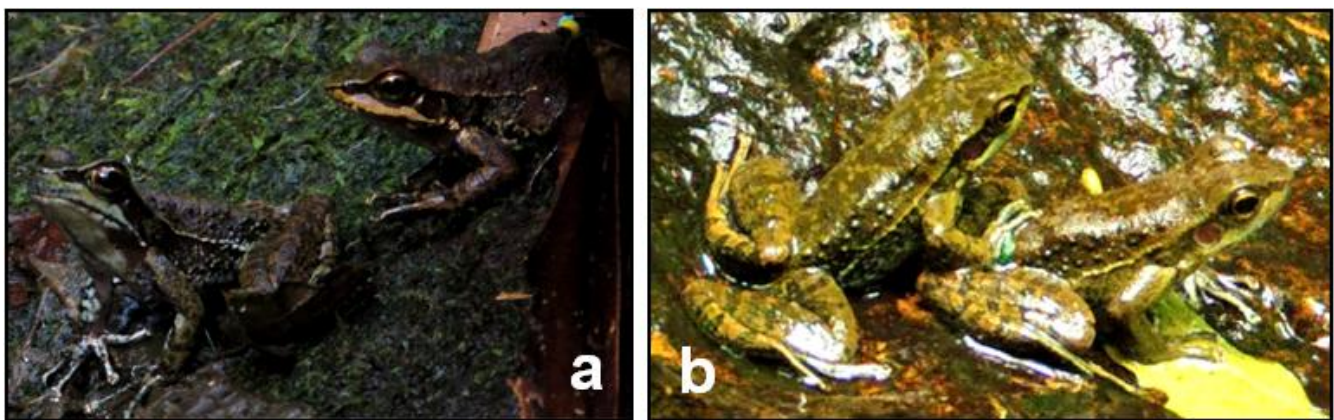


Figura 2: Sinal visual ‘abaixar o corpo’, realizado pelos machos de *H. heyeri* posicionados a direita nas figuras A e B. Sinal visual ‘postura ereta’ realizado pelo macho posicionado a esquerda na figura A.

A exibição da garganta é um sinal efetuado por ambos os machos (residente e intruso) logo que a interação agonística começa. Ambos permanecem pulsando a garganta constantemente, geralmente, até o fim da disputa.

A postura ereta é sempre acompanhada do canto de anúncio ou territorial no primeiro instante que o macho residente percebe um intruso e/ou logo após o ‘estiramento da perna’, neste momento o sinal visual pode vir acompanhado pela sinalização com os dedos dos pés. O macho estende somente as mãos, nunca os quatro membros (Figura 2a e 3), e pode ou não estirar o pescoço, apontando o focinho para cima (Figura 2a).

O comportamento de saltos é realizado no momento que o intruso se aproxima do residente. O macho pode dar pequenos saltos para qualquer direção, sempre voltando ao mesmo lugar, ou pequenos passos em direção ao intruso. Observamos este comportamento sempre acompanhado do canto territorial.

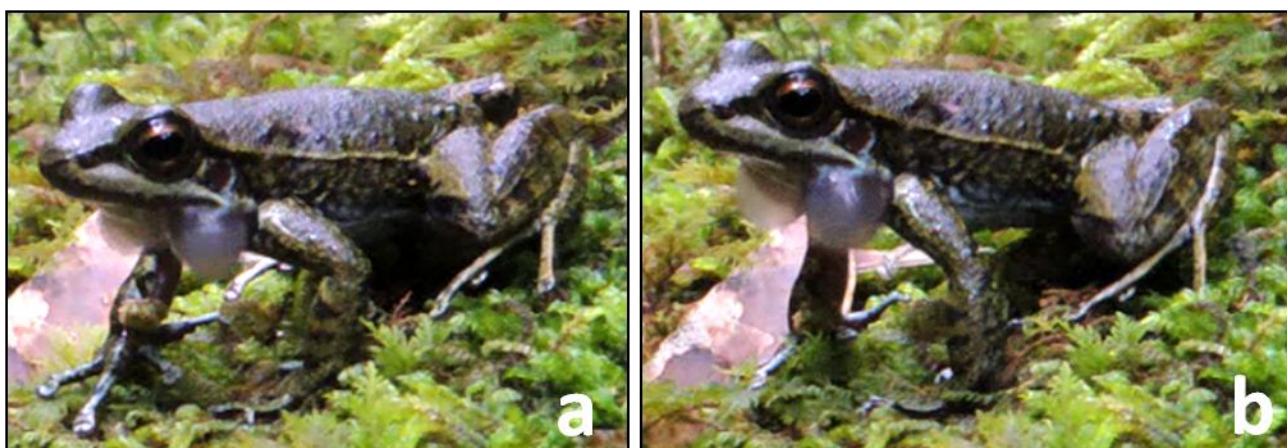


Figura 3: a) Posição usual que o macho de *H. heyeri* vocaliza. B) Sinal visual ‘postura ereta’, em que os braços estão mais estirados.

A sinalização com os dedos dos pés é o primeiro sinal visual feito pelo macho residente na interação agonística, podendo ser acompanhado, neste momento, pela ‘postura ereta’ e ‘exibição da garganta’. É realizada durante todo o decorrer da disputa. Observamos este comportamento sendo feito junto com quase todos os outros sinais visuais, exceto ‘abaixar o corpo’ e ‘saltos’. O movimento de levantar e abaixar os dedos dos pés (toes

flagging) e vibrar os dedos em sequência ou não (toes trembling), são considerados dois sinais visuais separados por Hodl & Amézquita (2001) e Hartmann *et al.* (2005). O comportamento de levantar os dedos do substrato e deixá-los levantados e imóveis por uns instantes foi descrito somente neste estudo. No entanto, em campo e até mesmo revendo as filmagens, é difícil diferenciar estes movimentos porque acontecem muito rápido. Sendo assim, colocamos todos na mesma categoria de ‘sinalização com os dedos dos pés’.

Considerando o número de machos que realizou cada exposição visual, observamos ‘exibição da garganta’ em todos os indivíduos. A ‘sinalização com os dedos dos pés’ foi o segundo comportamento mais frequente, sendo realizado por 17 machos, seguido pelo ‘estiramento da perna’ (16 machos), ‘saltos’ (13), ‘postura ereta’ (11), ‘elevação do membro’ (9), ‘abaixar o corpo’ (6) e ‘abrir a boca’ (1).

Nenhum indivíduo fez todos os sinais visuais em uma única interação agonística. Os machos realizaram entre dois a seis sinais durante a disputa ($4,36 \pm 1,43$ sinais visuais; média \pm DP). Juntos, os 23 machos realizaram 306 exposições comportamentais, sendo a sinalização com os dedos dos pés o comportamento mais executado, 170 vezes (55,5% dos casos), seguido pelos saltos, 49 vezes (16%) (Figura 4). O sinal visual ‘exibição da garganta’ é um comportamento constante durante as interações agonísticas, por isso não foi contabilizado.

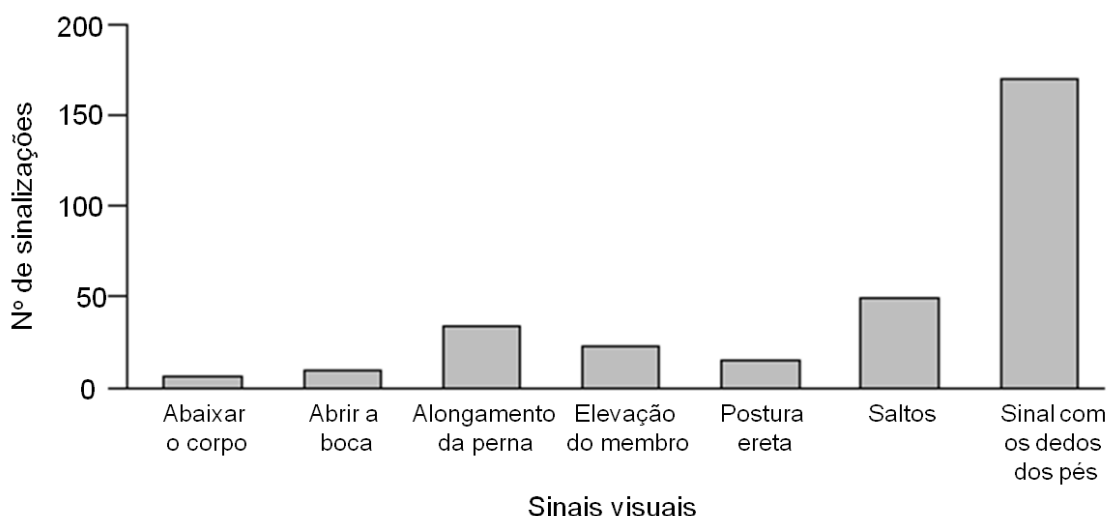


Figura 4: Número de sinalizações visuais realizadas por 23 machos de *Hylodes heyeri* durante interações agonísticas nas disputas por território.

Disputas por território

Machos de *H. heyeri* começam a estabelecer seus territórios logo ao amanhecer, emitindo o canto territorial, e ao longo de todo o dia vocalizam sobre rochas expostas no rio para atrair fêmeas. No entanto, nesse processo, o macho residente (“dono” do território) está sempre alerta a possíveis intrusos, utilizando a comunicação acústica e visual para afastar os demais machos do seu território.

Observamos 18 disputas completas por território (desde a invasão do território até um dos machos vencer) que foram usadas como base para descrever estas interações entre machos. As interações duraram entre cinco e 120 minutos ($52 \pm 37,84$ minutos, média \pm DP) e podem ser desencadeadas tanto por uma disputa de territórios propriamente dita ($n = 15$) quanto pelo deslocamento de outro macho no território ($n = 3$).

As interações se iniciam quando o macho residente aparentemente percebe a presença de um intruso no seu território. Neste momento, o residente se coloca em postura de alerta. Na postura de alerta, o indivíduo levanta os dedos dos pés do substrato, exhibe a ‘postura ereta’ e emite o canto de anúncio voltado para o intruso (Figura 5). A postura de alerta foi observada em todas as interações. A sequência de comportamentos agonísticos entre esses machos (Figura 6) se desenrola de acordo com a reação do intruso ao primeiro aviso do residente (postura de alerta).



Figura 5: Posição de alerta (dedos dos pés levantados por alguns segundos, postura ereta e canto de anúncio) de *H. heyeri*.

Os confrontos físicos ($n = 9$) tiveram duração de 60 segundos até 30 minutos ($14,07 \pm 10,15$ minutos; média \pm DP) e ocorreram em três níveis de agressividade. No primeiro nível ocorre um contato físico sutil com os oponentes de costas um para o outro (Figura 7a). Nesse caso, os oponentes apenas se tocam e podem ou não sinalizar com os dedos dos pés. Outro tipo de interação inclui um contato físico sutil com os oponentes um atrás do outro (Figura 2b e 7b), que foi observado em seis disputas por território. Nós observamos tanto interações onde um dos machos posiciona uma ($n = 1$) ou as duas mãos ($n = 5$) sobre o dorso do oponente, que permanece com o corpo abaixado. Em todos os casos o macho que ficou posicionado com a(s) mão(s) sobre o oponente venceu a disputa. Em um terceiro tipo de disputa ocorre contato físico mais agressivo (luta), no qual os machos brigam em postura de amplexo (Figura 7c). Observamos este comportamento duas vezes. Na primeira, a disputa física aconteceu dentro da água, com a metade do corpo submerso (figura 7c). Nesse caso, o residente abraçou o intruso e o conteve, impedindo o mesmo de fugir. O residente também empurrou o intruso para debaixo da água, segurando o oponente. Após 15 minutos de combate, o intruso conseguiu de desvencilhar e se afastou. Na outra ocasião, o intruso abraçou o residente, desta vez fora do rio, na margem, mas após alguns segundos o residente se retirou.

Os residentes expressaram atitudes mais agressivas em todas as interações (realizaram mais sinais visuais e vocalizações) e venceram 14 disputas, enquanto os intrusos venceram apenas quatro. Todos os intrusos que conquistaram o território alheio venceram a disputa após combate físico. Após a vitória, o vencedor, seja residente ou intruso, emite o canto de *anúncio* ($n = 13$) ou territorial ($n = 5$) em todas as direções, exibindo vários sinais visuais (exibição da garganta, postura ereta, saltos, sinalização com os dedos dos pés).

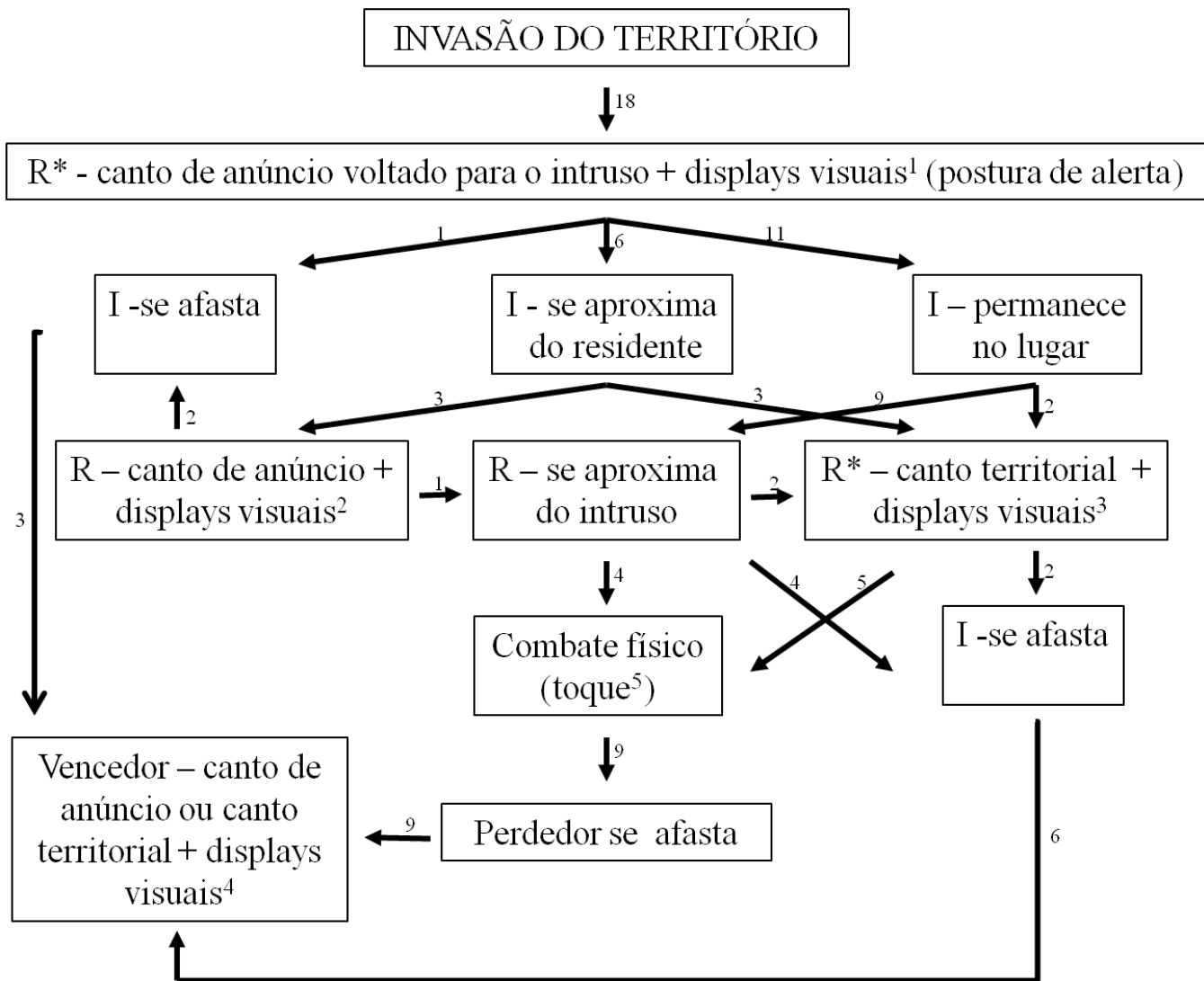


Figura 6: Catálogo das respostas apresentadas pelos machos de *H. heyeri* residentes (R) em função da invasão do território por outro macho (I). Os números que acompanham as setas indicam o número de ocasiões que observamos tal comportamento. Os números sobrescritos dentro dos retângulos indicam os sinais visuais: 1 – postura ereta, sinalização com os dedos dos pés (lervantar os dedos dos pés). 2 – sinalização com os dedos dos pés, elevação do membro, exibição da garganta, postura ereta. 3 – abrir a boca, estiramento da perna, exibição da garganta, postura ereta, saltos, sinalização com os dedos dos pés. 4 - exibição da garganta, postura ereta, saltos, sinalização com os dedos dos pés. 5 – residente e intruso podem se posicionar um de costas para o outro, um atrás do outro ou brigar em posição de amplexo e podem realizar os seguintes sinais: abaixar o corpo, exibição da garganta, postura ereta, sinalização com os dedos dos pés. O asterisco (*) representa a emissão de vocalização e exibir sinais visuais do intruso em resposta ao residente.



Figura 7: Diferentes posições de combate físico de *H. heyeri*. a) machos de costas um para o outro, com o toque entre eles muito sutil. b) Machos em fila, e o posicionado atrás coloca as mãos sobre o oponente. c) Luta em posição de amplexo.

DISCUSSÃO

Os anfíbios podem disputar recursos, incluindo comida, abrigo e parceiros. Em algumas espécies que apresentam um alto grau de fidelidade a determinados ambientes (Duellman & Trueb, 1994) ocorre a defesa de toda ou parte da área de vida que contém esses recursos, tanto contra indivíduos da mesma espécie quanto de outras espécies. Assume-se que esse comportamento territorial confere vantagens energéticas e reprodutivas que afetam de maneira geral o valor adaptativo (Wells, 1977). Desta forma, *Hylodes heyeri* pode ser considerada uma espécie cujos machos são territoriais por defender áreas contra intrusos através de vocalizações, sinais visuais e combates físicos.

Atividade diária da sinalização acústica

Igualmente a outras espécies territorialistas diurnas, machos de *H. heyeri* começam a estabelecer seus territórios logo ao amanhecer, emitindo o canto territorial (Haddad & Giaretta, 1999). Observamos indivíduos estabelecendo territórios por toda a extensão do rio, tanto nas partes calmas como nas mais barulhentas ao contrário do que ocorre em *Hylodes asper* (Muller, 1924) (Haddad & Giaretta, 1999), que os machos se estabelecem, geralmente,

nas rochas mais altas e próximas a cachoeiras e correntezas mais rápidas, partes com maior nível de ruído.

O canto de anúncio foi a vocalização que predominou ao longo de todo o dia (figura 1), o que parece um padrão comum a outras espécies de *Hylodes* (Haddad & Giaretta, 1999; Lingnau & Bastos, 2007). Esse padrão reflete a predominância do sinal mais importante na época reprodutiva. No entanto, além de ter a função de atrair as fêmeas, o canto de anúncio também serve para manter distância dos outros machos (Wells, 2007).

Para espécies territoriais, o comportamento esperado quando os indivíduos iniciam suas atividades é o estabelecimento do território, independente se a atividade é diurna ou noturna. Isso foi confirmado, pois o canto territorial foi mais emitido no início da manhã (7 horas), quando os indivíduos estão saindo dos abrigos noturnos. Da mesma forma, *Hylodes asper* também começa a emitir o canto territorial ao amanhecer (Haddad & Giaretta, 1999).

A maior resposta a intrusos no começo da manhã pode indicar que existe uma maior ameaça de invasão neste horário (Gardner & Graves, 2005), onde machos estão a procura de um território ou de melhores locais para se estabelecer.

Sinalização visual nas disputas por território

Machos de *Hylodes heyeri* defendem ativamente o território a partir de vocalizações, exibições visuais e encontros agonísticos. A comunicação através de sinais é exibida nas disputas por território e também em interações macho-fêmea (observação pessoal). As fêmeas não possuem este repertório comportamental e aparentam não exibir o comportamento agressivo observado nos machos.

As disputas por território ocorrem pela posse de um espaço que dará ao residente prioridade aos recursos (ex: abrigo, alimento, parceiros, sítios reprodutivos) daquele local. Teoricamente, as vantagens para o animal em estabelecer e manter um território são energéticas e reprodutivas (Wells, 2007). Acreditamos que o território, para *H. heyeri*, seja

um espaço exclusivamente com função reprodutiva, utilizado para vocalizar, acasalar e ovopositar, uma vez que não observamos indivíduos forrageando nestes locais. Os efeitos reprodutivos ocorrem tanto pelo acesso direto aos parceiros na sua área, quanto pelo aumento de atratividade, e conseqüentemente, um aumento do sucesso reprodutivo (Wells, 1977). No entanto, isso não significa que os machos não se alimentam dentro do território, mas que a prioridade deva ser a atração de fêmeas e depositar os ovos. As espécies *Oophaga pumilio* (Schmidt, 1857) (Prohl, 1997) e *Allobates caeruleodactylus* (Lima and Caldwell, 2001) (Lima et al., 2002) não defendem o território contra machos não residentes que estão apenas se deslocando. Desta forma, é improvável que o território seja defendido para garantir recursos alimentares. No entanto, outras espécies de *Hylodes* se alimentam no território. Por exemplo, indivíduos machos de *H. asper* foram observados atraindo fêmeas e predando pequenos insetos e aranhas dentro do território, (Haddad & Giaretta, 1999). Da mesma forma, *H. dactylocinus* preda dentro do território, embora possa perseguir presas até 3 metros além do território, e então retornar para a mesma rocha (Narvaes & Rodrigues 2005).

Os machos de *H. heyeri* possuem um sistema de comunicação visual complexo. Os sinais visuais que observamos nas disputas por território representam 66,6% da sinalização exibida pelas espécies de anuros da Mata Atlântica (Hartmann *et al.* 2005). *H. heyeri* possui um repertório comportamental muito parecido com *H. phyllodes* (Tabela 2), que exhibe todos os sinais registrados para *H. heyeri*, além da ‘sinalização com o pé’ (foot flagging) e ‘elevação do corpo’ (body raising).

Os comportamentos ‘estiramento da perna’, ‘elevação do membro’ e ‘sinalização com os dedos dos pés’ são executados por todas as espécies de *Hylodes* com descrição de comportamento (Tabela 2), mas nem sempre no contexto de defesa de território. *Hylodes cardosoi* foi observada exibindo o ‘estiramento da perna’ somente em interações de corte ou em conjunto com o canto de anúncio (Forti & Castanho, 2012). Todos os demais

comportamentos foram registrados em disputas por território. As espécies que executam ‘foot flagging’, o fizeram tanto em encontros agonísticos como durante a corte.

Dentre *Hylodes* spp., apenas *H. heyeri* e *H. nasus* não exibem “foot flagging”, considerado o sinal visual mais difundido entre os anuros (Hodl & Amézquita, 2001). Este sinal é exibido por quase todas as espécies de *Hylodes* já estudadas neste contexto (Tabela 2) e por diversas outras (Hodl & Amézquita, 2001; Amézquita & Hodl, 2004; Hartmann *et al.*, 2004;. Hartmann *et al.*, 2005; Wells, 2007; Preininger *et al.*, 2009). Além disso, o comportamento de ‘foot flagging’ é o sinal mais distinto e observado com maior frequência em relação à outras sinalizações (Haddad & Giaretta, 1999; Hodl & Amézquita, 2001; Amézquita & Hodl, 2004; Preininger *et al.*, 2009), tanto em encontros agonísticos quanto em conjunto com o canto de *anúncio*. Duas possibilidades existem para que o sinal não tenha sido observado, a primeira de que o sinal foi executado e não visto e a segunda de que *H. heyeri* não executa o sinal.

Um dos sinais mais executados foi a exibição com os dedos dos pés (observado 170 vezes – Figura 4), acompanhado ou não de vocalização. Esse sinal visual é bastante comum (ver Hodl & Amézquita, 2001, tabela 2) e, por esse motivo, está associado a diversos contextos comportamentais. Por exemplo, *Hypsiboas albomarginatus* (Spix, 1824) frequentemente tamborila os dedos mesmo sem haver uma situação de conflito (Giasson & Haddad, 2007).

Tabela 2: Sinais visuais exibidos pelas espécies do gênero *Hylodes*

Sinal visual	<i>H. asper</i> (Haddad & Giaretta, 1999)	<i>H. nasus</i> (Wogel <i>et al.</i> , 2004)	<i>H. dactylocinus</i> (Narvaes & Rodrigues, 2005)	<i>H. Phyllodes</i> (Hatmann <i>et al.</i> 2005)	<i>H. cardosoi</i> (Forti & Castanho, 2012)	<i>H. heyeri</i> (presente estudo)
Abaixar o corpo (body lowering)				✓		✓
Abrir a boca (mouth opening)				✓		✓
Estiramento da perna (leg stretching)	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Elevação do membro (limp lifting)	✓		✓	✓	✓	✓
Exibição da garganta (throat display)				✓		✓
Postura ereta (upright posture)	✓	✓		✓		✓
Saltos (jump display)				✓		✓
Sinal dedos dos pés (toes flagging/trembling)	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Sinalização com o pé (foot flagging)	✓		✓	✓	✓	
Elevar o corpo (body raising)	✓			✓	✓	
Chute com a perna (leg kicking)					✓	

Disputas por território

As disputas por território de *Hylodes heyeri* ocorrem com muita frequência, várias vezes no mesmo dia e com o mesmo indivíduo residente. Esses encontros são escalonados desde disputas com exibições de sinais acústicos e visuais até confronto físico.

O contato inicial não é agressivo. A primeira reação ao encontrar um macho intruso é emitir o canto de *anúncio* em postura de alerta. Defesa similar ocorre em outras espécies, como em *Colostethus inguinalis* (Dendrobatidae) que ergue o corpo do substrato e emite o canto de anúncio (Wells, 1980b). O canto de anúncio e o comportamento de tamborilar os dedos dos pés possivelmente têm função de alerta porque direcionam a atenção do receptor para os sinais visuais (Hödl & Amézquita, 2001; Preininger *et al.*, 2009).

Os comportamentos subsequentes parecem ser escalonados, com uma sequência de comportamentos agressivos com intensidade crescente, podendo chegar ao confronto físico. A princípio, o escalonamento da agressividade nas disputas é típico de anuros territoriais (Wogel *et al.*, 2004; Giasson & Haddad, 2007). O escalonamento é uma série de comportamentos pré-briga (Narins, 2003), que tem como função minimizar os riscos de danos físicos no combate, que podem ser derivados de seleção natural (Miranda *et al.*, 2008). O combate causa ferimentos, e por isso o uso de sinais serve para alertar o macho intruso, evitando o confronto.

Observamos a sinalização com os dedos dos pés em todas as etapas, desde a percepção do intruso até o momento do combate físico. A sinalização visual em anuros provavelmente evoluiu a partir da ritualização de movimentos intencionais, antes não utilizados para comunicação favorecidos pelas pressões do ambiente. Sendo assim, acredita-se que os movimentos dos dedos originaram-se a partir de movimentos de conforto, para mudar de posição, e que este sinal indica a mudança de posição antes da luta (Hödl & Amézquita, 2001).

Machos que participam de coros durante a época de reprodução aumentam a probabilidade de atrair fêmeas, mas têm de enfrentar os confrontos e altos níveis de ruídos. Associar a vocalização com sinais visuais pode não só indicar a capacidade de luta e facilitar o espaçamento, mas melhorar a detecção do macho para a fêmea (Preininger *et al.*, 2009). Em alguns casos, a evolução dos sinais visuais foi favorecida pela pressão das condições do ambiente (Hödl & Amézquita, 2001). O barulho produzido por corredeira e a disponibilidade

de luz provavelmente favoreceram a evolução de sinalizações visuais em *Hylodes* (Haddad & Giaretta, 1999; Hödl & Amézquita, 2001).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

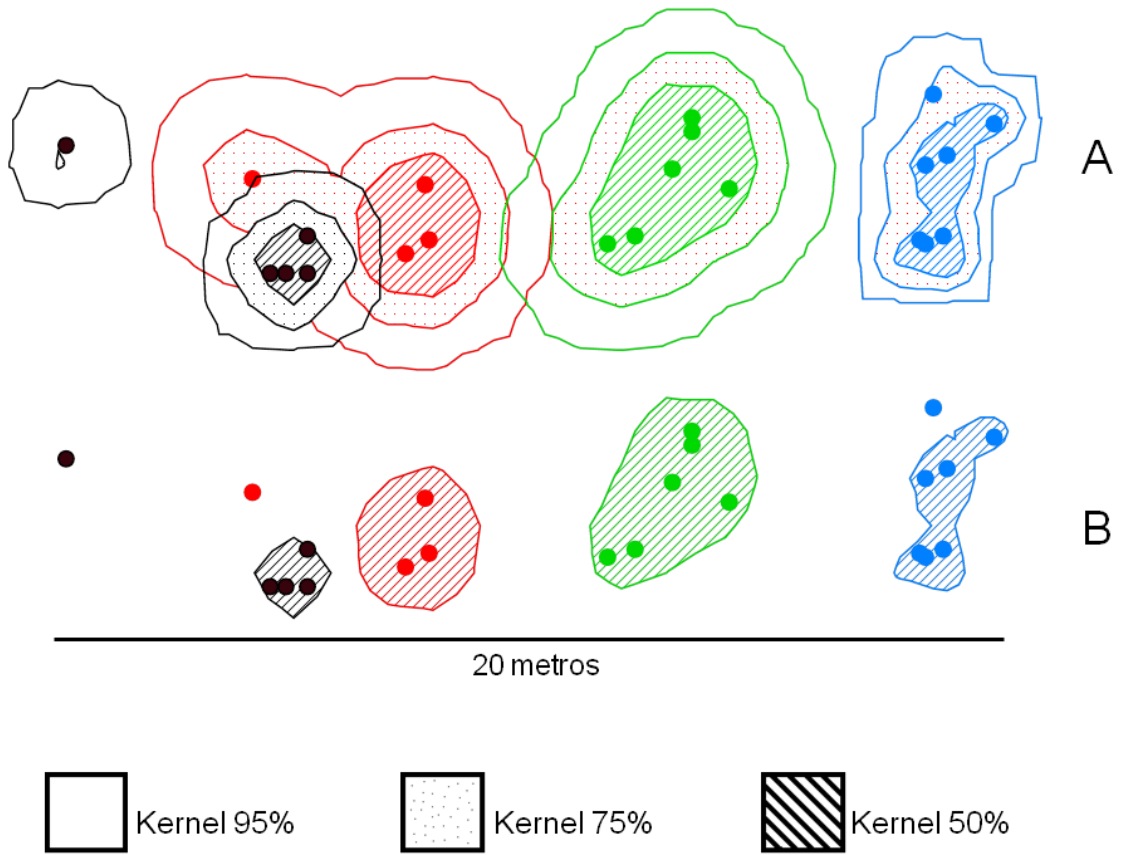
- Amézquita, A., & Hodl, W. (2004). How , when , and where to perform visual displays : the case of the amazonian frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica*, 60(4), 420–429.
- Conte, C. E., & Rossa-Feres, D. C. (2006). Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia , Anura) em São José dos Pinhais , Paraná , Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1), 162–175.
- Cunha, A. K., Oliveira, I. S., & Hartmann, M. T. (2010). Anurofauna da Colônia Castelhanos, na Área de Proteção Ambiental de Guaratuba , Serra do Mar paranaense , Brasil. *Biotemas*, 23(2), 123–134.
- Del-Claro, K. (2004). *Comportamento animal - Uma introdução á ecologia comportamental*. Jundiaí: Livraria Conceito
- Duellman, W. E., & Trueb, L.(1994). *Biology of Amphibians*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Emlen, S. T. (1968). Territoriality in the Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia*, 240–243.
- Endler, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, 139, 125–153.
- Forti, R. L., & Castanho, L. M. (2012). Behavioural repertoire and a new geographical record of the torrent frog. *Herpetological Bulletin*, 121, 17–22.
- Frost, D. R. (2013). Amphibian species of the world: an online reference. Version 5.5 New York: Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/AmericanMuseumofNaturalHistory>.

- Gardner, E. A., & Graves, B. M. (2005). Responses of resident male *Dendrobates pumilio* to territory intruders. *The Society for the Study of Amphibians and Reptiles* , 39(2), 248–253.
- Giasson, L. O. M., & Haddad, C. F. B. (2007). Mate choice and reproductive biology of *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. *American Journal of Herpetology*, (2), 157–164.
- Haddad, C. F. B., & Pombal Jr., J. P. (1995). A new species of the frog genus *Hylodes* from southeastern Brazil (Amphibia:Leptodactylidae). *Herpetologica*, 51(3), 279–286.
- Haddad, C. F. B., Pombal Jr., J. P., & Bastos, R. P. (1996). New Species of *Hylodes* from the Atlantic Forest of Brazil (Amphibia : Leptodactylidae). *Copeia*, 4, 965–969.
- Haddad, C. F. B., & Giaretta, A. A. (1999). Visual and acoustic communication in the brazilian tree frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 55(3), 325–333.
- Hartmann, M. T., Hartmann, P. A., & Haddad, C. F. B. (2004). Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog , genus *Hyla* (Anura : Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, 25, 395–406.
- Hartmann, M. T., Giasson, L. O. M., Hartmann, P. A., & Haddad, C. F. B. (2005). Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. *Journal of Natural History*, 39(19), 1675–1685.
- Heyer, W. R. (1982). Two new species of the frog genus *Hylodes* from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 95, 377–385.
- Hodl, W., & Amézquita, A. (2001). Visual signaling in anuran amphibians. In M. J. Ryan (Ed.), *Anuran communication* (pp. 121–141). Washington.
- Lima, A. P., Caldwell, J. P., & Biavati, G. M. (2002). Territorial and reproductive behavior of an amazonian dendrobatid frog, *Colostethus caeruleodactylus*. *Copeia*, 2002(1), 44–51.
- Lindquist, E. D., & Hetherington, T. E. (1996). Field studies on visual and acoustic signaling in the “earless” Panamanian golden frog *Atelopus zeteki*. *Journal of Herpetology*, 30, 347–354.

- Lingnau, R. (2003). Comunicação acústica e visual, territorialidade e comportamento reprodutivo de *Hylodes heyeri* (Anura: Leptodactylidae) no município de Morretes, Estado do Paraná, Brasil, Dissertação de mestrado da Universidade Federal de Goiás.
- Lingnau, R., & Bastos, R. P. (2007). Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae): Repertoire and influence of air temperature on advertisement call variation. *Journal of Natural History*, 41, 1227–1235.
- Lingnau, R., Canedo, C., & Pombal Jr., J. P. (2008). A New Species of *Hylodes* (Anura: Hylodidae) from the Brazilian Atlantic Forest. *Copeia*, (3), 595–602.
- Maack, R. (1981). *Geografia física do estado Paraná*. (p. 450 p).
- MacDiarmid, R. W., & Adler, K. (1974). Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frog of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica*, (30), 75–78.
- Miranda, D. B., Garey, M. V., Monteiro-Filho, E. L. ., & Hartmann, M. T. (2008). Sinalização visual e Biologia Reprodutiva de *Dendropsophus weneri* (Anura: Hylidae) em área de Mata Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. *Pap. Avulsos Zool*, 48(29), 335–343.
- Narvaes, P., & Rodrigues, M. T. (2005). Visual communication, reproductive behavior, and home range of *Hylodes dactylocinus* (Anura, Leptodactylidae). *Phyllomedusa*, 4, 147–158.
- Nascimento, L. B., Pombal Jr., J. P., & Haddad, C. F. B. (2001). A new frog of the genus *Hylodes* (Amphibia: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil. *Journal of Zoology*, 254(4), 421–428.
- Pombal Jr., J. P., Sazima, I., & Haddad, C. F. B. (1994). Breeding behavior of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalydae). *Journal of Herpetology*, 28, 526–519.
- Preininger, D., Boeckle, M., & Hodl, W. (2009). Communication in noide environments II: Visual signaling behavior of male foot flagging frogs *Staurois latopalmatum*. *Herpetologica*, 65(2), 166–173.
- Prohl, H. (1997). Territorial behaviour of the strawberry poison-dart frog, *Dendrobates pumilio*. *Amphibia-Reptilia*, 18, 437–442.

- Robertson, J. G. M. (1986). Male territoriality , fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Anim Behav*, 34, 763–772.
- Sazima, I., & Bokermann, W. C. A. (1982). Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 5: *Hylodes otavioi* sp. n. (Anura, Leptodactylidae). *Revta Bras. Zool.*, 42, 767–771.
- Wells, K. D. (1977). THE SOCIAL BEHAVIOUR OF ANURAN AMPHIBIANS, 666–693.
- Wells, K. D. (1980a). Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(3), 199–209. doi:10.1007/BF00569201
- Wells, K. D. (1980b). Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica*, (36), 189–199.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians* (p. 1148). London.
- Weygoldt, P. (1989). Changes in the composition of mountain stream frog communities in the Atlantic mountains of Brazil: Frogs as indicators of environmental deteriorations? *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 243(4), 249–255.
- Wiewand, T. A. (1969). Vocalization, aggressive behavior, and territoriality in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia*, 2, 276–285.
- Wogel, H., Weber, L., & Abrunhosa, P. (2004). The tadpole, vocalizations and visual displays of *Hylodes nasus* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 25(2), 219–227.

ANEXO



Anexo I: Representação das áreas de vida e territoriais de quatro machos de *Hylodes heyeri* recapturados nas mesmas etapas de amostragem em um trecho de 20 metros do rio. Cada cor representa um indivíduo. Na figura A, acima, há sobreposição de algumas áreas estimadas pelo kernel 95% e 75%. Na figura B, as estimativas do kernel 50% não se sobrepõe.