



Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução

Bioacústica de *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937)
no Brasil Central

Priscila Lemes de Azevedo Silva

Goiânia – GO
Fevereiro, 2010

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR AS TESES E DISSERTAÇÕES ELETRÔNICAS (TEDE) NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: ☒ **Dissertação** ☐ **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação

Autor (a):	Priscila Lemes de Azevedo Silva		
E-mail:	priscila.lemes.azevedo@gmail.com		
Seu e-mail pode ser disponibilizado na página?	☒ Sim	☐ Não	
Vínculo empregatício do autor			
Agência de fomento:		Sigla:	
País:		UF:	
		CNPJ:	
Título:	Bioacústica de <i>Barycholos ternetzi</i> (Miranda-Ribeiro, 1937) no Brasil Central		
Palavras-chave:	<i>Barycholos ternetzi</i> , repertório acústico, densidade, influência do ambiente		
Título em outra língua:	Bioacoustics the <i>Barycholos ternetzi</i> (Miranda-Ribeiro, 1937) in Central Brazil		
Palavras-chave em outra língua:	<i>Barycholos ternetzi</i> , acoustic repertoire, density, environmental influence		
Área de concentração:	Ecologia		
Data defesa: (dd/mm/aaaa)	25/02/2010		
Programa de Pós-Graduação:	Ecologia e Evolução		
Orientador (a):	Rogério Pereira Bastos		
E-mail:	rogerioscinax@gmail.com		
Co-orientador (a):*			
E-mail:			

*Necessita do CPF quando não constar no SisPG

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento ☒ SIM ☐ NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF ou DOC da tese ou dissertação.

O sistema da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações garante aos autores, que os arquivos contendo eletronicamente as teses e ou dissertações, antes de sua disponibilização, receberão procedimentos de segurança, criptografia (para não permitir cópia e extração de conteúdo, permitindo apenas impressão fraca) usando o padrão do Acrobat.

Assinatura do (a) autor (a)

Data: ____ / ____ / ____

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.



Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução

Bioacústica de *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937) no Brasil Central

Priscila Lemes de Azevedo Silva

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências Biológicas da Universidade Federal de
Goiás, como parte dos requisitos para obtenção
do título de Mestre em Ecologia e Evolução.**

Goiânia – GO
Fevereiro, 2010

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

L551b Silva, Priscila Lemes de Azevedo.
Bioacústica de *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937) no Brasil Central [manuscrito] / Priscila Lemes de Azevedo Silva. - 2010.
50 f. : figs, tabs.

Orientador: Prof. Dr. Rogério Pereira Bastos.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Goiás, Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, 2010.
Bibliografia.

1. *Barycholos ternetzi* – Repertório acústico
2. Anuros – Cantos 3. Bioacústica I. Título.

CDU: 567.8

*Aos meus queridos pais, Ivanir e Nelceli, e
irmã Nathália, pelo amor incondicional e
pelo incentivo, sempre.*

Agradecimentos

O apoio e o constante incentivo dos amigos foram decisivos para a conclusão deste trabalho. Agradeço aos amigos que dispuseram do seu precioso tempo para ajudar nas coletas Geiziane, Danielle, Bruno, Vinícius, Priscilla Guedes, Fabiana, José Antônio, Éder, Heitor e Luciana pela companhia agradável e com tanta empolgação, apesar de todas as dificuldades.

Pela orientação e pelo estímulo nessa empreitada agradeço ao Rogério Pereira Bastos. Ao Fausto Nomura, pelas conversas no corredor e esclarecimentos na hora do café. Ao Natan Maciel pelos empréstimos de livros. Agradeço ao Dr. Luís Maurício Bini pela simpatia e orientação nas análises estatísticas, também ao Leandro Juen, Fabiana Barbosa, Bruno Barreto.

As várias discussões sobre herpetologia entre os colegas de laboratório certamente possibilitaram um aprendizado e um amadurecimento científico. Para tanto agradeço aos queridos colegas do laboratório Geiziane, Vinícius, Priscilla Guedes, Jade, Luciana, Alessandro, Raísa, Elisa, Fausto, Natan e Rogério.

A todos os amigos da Pós Graduação e, principalmente, aos queridos Geizi, Dani, Marina, Camila, Fábio, Paulina, Guilherme e Bruno pela amizade, companheirismo, brincadeiras, apoio, enfim, tudo o que fizeram para tornar estes dois anos de mestrado mais prazerosos.

À turma do “nervoso” pela descontração nos dias tensos de muito trabalho. Foram tardes maravilhosas comendo brigadeiro na copa na companhia de vocês: Rafael, Fausto, Marcão, Geizi, Dani e Marina, além de todos que esporadicamente participaram destes momentos.

Aos amigos Vinícius, Geiziane e Éder que gentilmente cederam as fotos do presente trabalho e ao Bruno pelo mapa.

Aos funcionários da Flona de Silvânia pela acolhida, principalmente, ao Leonardo e a Dona Elisa pelas conversas bem humoradas na volta do campo.

Aos professores da Pós Graduação em Ecologia e Evolução pelos ensinamentos ao longo desses dois anos de mestrado.

À minha família, pelo incansável estímulo aos estudos e por todo carinho a mim dedicados. Especialmente meus pais, que mesmo de longe, me acompanharam na realização deste trabalho, comemorando cada conquista e oferecendo apoio nos momentos difíceis.

Aos membros da banca examinadora que aceitaram o convite.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado concedida.

"Ame de início os organismos e só mais tarde se empenhe por explicações genéricas: com sorte, as descobertas hão de se seguir. Se assim não for, o amor e o prazer já terão sido suficientes".

Edward O. Wilson

Sumário

Resumo	8
Abstract.....	9
Introdução	10
Material e Métodos	13
Espécie estudada	13
Local de estudo	14
Registro e análise das vocalizações	16
Análise estatística das vocalizações	17
Resultados.....	20
Repertório vocal.....	20
Padrões da variabilidade do canto	23
Discriminação individual	24
Influência do contexto social, dos fatores ambientais e do tamanho corporal	28
Influência do ambiente.....	28
Discussão	29
Repertório vocal.....	29
Padrões da variabilidade do canto	31
Discriminação individual	33
Influência do contexto social, dos fatores abióticos e do tamanho corporal	35
Influência do ambiente.....	36
Considerações finais	38
Referências Bibliográficas.....	39

Resumo

Na maioria das espécies de anuros, os machos emitem o canto de anúncio, que contém informações como o tamanho e vigor físico. Essas vocalizações são transmitidas de maneira que mantém, ou aumenta a atratividade relativa das fêmeas no agregado reprodutivo. Dessa maneira, os machos podem engajar em competições acústicas ou físicas, limitando o espaço acústico disponível para o canto de outros machos. Com o objetivo de descrever o comportamento acústico de *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937) o estudo foi realizado em outubro de 2009, na Floresta Nacional (Flona) de Silvânia, no município de Silvânia, no Estado de Goiás. Foram amostradas três áreas distintas na Flona: mata de galeria preservada, mata de galeria alterada e área aberta. Machos de *B. ternetzi* possuem amplo repertório composto por seis tipos de cantos: canto de anúncio, canto agressivo, três tipos de canto de briga e canto de agonia. O canto de anúncio é a vocalização mais freqüente. Os cantos são curtos e de estrutura pulsionada, com exceção do canto de briga 1 e de agonia, também apresentaram três harmônicos. Os cantos de briga foram emitidos no combate físico entre dois machos. *B. ternetzi* parece combinar canto de anúncio e canto agressivo quando havia pelo menos dez indivíduos na área. Isso sugere que *B. ternetzi* pode ter um sistema gradativo de agressividade, permitindo que o macho reduza gradualmente o número de elementos atrativos e aumente a agressividade do canto. A freqüência do canto de anúncio foi o único parâmetro acústico estático tanto para os coeficientes de variação intra quanto interindividual. Embora, de acordo com a razão $CV_e/CV_i > 1$, todos os parâmetros são potencialmente usados na identificação individual para os cantos de anúncio e para o canto agressivo. A discriminação individual em baixa densidade é maior com 41% e 57,5% dependendo do canto e das propriedades acústicas do modelo. Isso sugere que existe diferença na classificação quando comparados alta e baixa densidade para os machos de *B. ternetzi*, porém, têm baixa distinção individual. Para *B. ternetzi*, a duração do canto foi o parâmetro de maior importância para as diferenças entre machos no canto de anúncio. No canto agressivo, a freqüência dominante foi o parâmetro mais importante para indivíduos de *B. ternetzi* vocalizando em alta densidade, enquanto que a duração do canto, para baixa densidade. A freqüência dominante é influenciada pela duração do canto e pelo tamanho corporal, mas não pela distância entre os indivíduos. *B. ternetzi* emite cantos mais longos e mais freqüentes em baixas temperaturas e existe uma influência positiva da duração do canto na taxa de repetição, indicando que os parâmetros temporais são mais susceptíveis às oscilações da temperatura enquanto que os espectrais, um parâmetro honesto da idade do macho. Diferenças na transmissão dos parâmetros acústicos foram percebidas somente entre os ambientes de mata de galeria alterada e área aberta, uma vez que a reverberação é uma distorção comum do som em florestas, tornando a transmissão mais eficiente em área aberta.

Palavras-chave: *Barycholos ternetzi*, repertório acústico, densidade, influência do ambiente

Abstract

Bioacoustics the *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937) in Central Brazil

In most species of anurans, the males vocalizes and through the advertisement call information such as size and physical strength are transmitted in a manner that maintains or increases the relative attractiveness of reproductive females in the household. Thus, males may to engage in competitions acoustic or physical, limiting the acoustic space available for the vocalizations of other males. The goals of this study were to describe the acoustic behavior of *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937) study was conducted in October 2009, the National Forest (NF) of Silvânia in the city of Silvânia, the State of Goiás was sampled three environment different in NF: preserved gallery forest, disturbed gallery forest and open area. Males *Barycholos ternetzi* have wide repertoire, displayed seven distinct vocalizations: advertisement call, aggressive call, three types of fighting call, distress call and mixed call. The advertisement call was the most frequent vocalization. Vocalizations are short and pulsed structure, except for fighting call 1 and distress call, as it had three harmonics. The mixed calls are formed by the emission of two or three notes similar to the advertisement call followed by an aggressive call. The vocalizations were sent to fight in physical combat between two males, while the mixed call was sent in the aggregate at least ten individuals. This suggests that the mixed calls of *B. ternetzi* could be a graded aggressive call system, which allows male to gradually reduce the number of attractive elements while increasing the aggressiveness of the call. The frequency of the advertisement call was the only acoustic parameter for both the static coefficient of variation for intra and inter. Although, according to the reason $C_{Ve} / C_{Vi} > 1$, all parameters are potentially used in individual identification for the advertisement and aggressive calls. The individual discrimination in low density is higher with 41% and 57.5% depending on the call and the acoustic properties of the model. This suggests that there is difference in ranking when compared high and low density for males of *B. ternetzi*, however, have low individual distinction. For *B. ternetzi*, the call duration was the most important parameter for the differences between males in the advertisement call. At the aggressive call, dominant frequency was the most important parameter for individuals of *B. ternetzi* vocalizing in high density, while the call duration to low density. The dominant frequency is influenced by the call duration and the body size, but not by the distance between individuals. *B. ternetzi* send calls longer and more frequent in low temperature and there is a positive influence on call duration in the repetition rate, indicating that the temporal parameters are more susceptible to fluctuations in temperature while the spectral parameter of the honest old male. Differences in the transmission of the acoustic parameters were seen only between the environments of the disturbed gallery forest and open area, since the reverberation is a common distortion of sound in forests, making the transmission more efficient in the open area.

Key words: *Barycholos ternetzi*, acoustic repertoire, density, environmental influence

Introdução

A comunicação é um processo dinâmico no qual um sinal dado por um indivíduo pode influenciar o comportamento de outro (Schwartz 2001). A eficácia da comunicação depende da transmissão dos sinais no meio ambiente (Boeckle *et al.*, 2009) e serve para facilitar e coordenar interações sociais (Toledo & Haddad, 2005), fazendo com que as informações sejam compartilhadas (Bradbury & Vehrencamp, 1998; Welch *et al.*, 1998). A atividade de vocalização é um mecanismo de comunicação primária para anfíbios anuros (Ryan 2001; Gerhardt & Huber, 2002). Em espécies cuja escolha intersexual ocorre através de sinais acústicos, a variabilidade de seus componentes é um importante mecanismo da seleção sexual (Ryan & Wilczynski, 1991; Given, 2005).

A evolução de comportamentos de corte elaborados é baseada na competição entre machos e na escolha da fêmea (Arak 1983; Gerhardt 1994; Gerhardt & Huber, 2002; Wogel & Pombal Jr, 2007). As vocalizações aumentam o acesso às fêmeas, cuja escolha geralmente é baseada no canto de anúncio (Gerhardt 1994). Assim, os machos engajam em competições acústicas ou físicas, limitando o espaço acústico disponível para o canto de outros machos (Arak, 1983; Giasson & Haddad, 2006).

Os repertórios dos machos podem consistir em diversos tipos de canto, com uma complexidade de interações vocais (Schwartz & Wells, 2007). Geralmente, os cantos mais freqüentes são o de anúncio com duas funções básicas, para atração de fêmeas e para defesa de território, e o agressivo, produzido por machos residentes sinalizando sua presença ao macho invasor (Littlejohn 1977; Duellman & Trueb, 1986). No canto de anúncio, os machos asseguram que importantes informações, como atributos da sua

qualidade genética (Welch *et al.*, 1998; Doty & Welch, 2001), serão adequadamente transmitidas no espaço acústico.

Machos de muitas espécies de anuros vocalizam para atrair fêmeas no agregado reprodutivo (Lingnau *et al.*, 2004; Hartmann *et al.*, 2006). Nesses coros, os machos podem responder aos cantos de seus coespecíficos de maneira que mantém, ou aumenta, a sua atratividade relativa. Algumas espécies têm cantos relativamente mais simples, com uma única nota (*e.g. Hypsiboas raniceps*; Guimarães & Bastos, 2003), enquanto outras (*e.g. Engystomops pustulosus*; Ryan & Rand, 1990; Kime *et al.*, 1998) têm cantos mais complexos. Todavia, os cantos complexos são mais dispendiosos energeticamente (Wagner 1998). Em coros menores, machos gastam menos energia na vocalização, e seu gasto energético aumenta à medida que machos invasores chegam ao agregado sob intensa competição pelas fêmeas (*e.g.*, Wells 2001).

As fêmeas podem usar a faixa de frequência dominante como mecanismo de identificação do tamanho dos machos (Giasson & Haddad, 2006). Assim, as características espectrais são mais estereotipadas, devido à restrição do tamanho do corpo do indivíduo, enquanto que fatores ambientais podem influenciar parâmetros acústicos temporais, como a taxa de repetição e duração do canto (Gerhardt 1991; Gerhardt & Huber, 2002; Wong *et al.*, 2004; Höbel 2005). Os machos, entretanto, podem alterar características espectrais em resposta à densidade do coro, como diminuir a frequência dominante (Howard & Young, 1998; Bee *et al.*, 1999), ou alterar a estrutura do canto de anúncio (Wells & Schwartz, 1984), ou a taxa de repetição (Stewart & Bishop, 1994; Gerhardt *et al.*, 2000), dependendo do contexto social, como a distancia entre machos (Boatright-Horowitz *et al.*, 2000).

A partilha de recursos ocorre, principalmente, pela ocupação de espécies coexistentes que possuem cantos de anúncio com estrutura ou frequências distintas (Cardoso & Vielliard, 1990; Eterovick & Sazima, 2000; Silva *et al.*, 2008). Machos interagem por meio de vocalizações, sinalizações ou mesmo combates físicos, para maximizar seu sucesso reprodutivo (Höld & Amezquita, 2001; Miranda *et al.*, 2008). Dessa maneira, os machos dominantes podem excluir os competidores inferiores, permitindo que as fêmeas escolham àqueles com melhor vigor físico, atuando como um componente da seleção sexual (Wong & Candolin, 2005).

Os repertórios vocais das espécies e a relação da variação na estrutura do sinal com o contexto ecológico e social são baseados nas análises das vocalizações (Bastos & Haddad, 1999; Hartmann *et al.*, 2006). Com uma grande diversidade de sistemas de acasalamento (Haddad *et al.*, 2005), a comunicação acústica é uma boa oportunidade para investigar mecanismos para a discriminação individual (Bee *et al.*, 2001; Bee 2004). O objetivo geral desta pesquisa é descrever a comunicação acústica da rãzinha de serrapilheira *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro 1937) e testar as seguintes hipóteses:

- i) Vocalizações servem para identificação individual.

Predição: Os parâmetros como duração do canto, taxa de repetição e frequência dominante diferem entre indivíduos, dessa maneira, espera-se que os cantos variem mais entre indivíduos do que os cantos de um mesmo macho cantor.

- ii) A discriminação individual é maior em baixa densidade de indivíduos.

Predição: Indivíduos que cantam em densidade menor têm maior reconhecimento individual para atrair as fêmeas e afastar machos invasores de seu território.

iii) Parâmetros acústicos sofrem influência das variáveis ambientais, dos fatores ecológicos e das variações morfológicas do indivíduo.

Predição 1: À medida que a temperatura aumenta, mais freqüente e mais curta será a sua vocalização.

Predição 2: Quanto maior o tamanho do indivíduo, menor a freqüência dominante, maior taxa de repetição e maior duração do canto.

Predição 3: Os indivíduos diminuem a freqüência dominante para persuadir os invasores que se aproximam.

iv) Os parâmetros acústicos podem ser influenciados pelo ambiente.

Predição: O canal de comunicação é formado também pelo ambiente externo, dessa maneira, a diferença na transmissão dos parâmetros acústicos varia de acordo com a estrutura dos ambientes.

Material e Métodos

Espécie estudada

A espécie deste estudo, *Barycholos ternetzi* (Miranda-Ribeiro, 1937), apresenta características morfológicas singulares como esterno bifurcado, saco vocal subgular e coloração geral marrom (Bastos *et al.*, 2003; Figura 1). O modo reprodutivo caracteriza-se por apresentar desenvolvimento dos ovos direto, e estes são envolvidos por elementos do ambiente (*e.g.* partículas de solo) que promovem camuflagem ou proteção contra a evaporação (Pombal, 1999; Caramaschi & Pombal, 2001).

Barycholos é um gênero pertencente à família Strabomantidae que possui características como a cabeça tão larga quanto o corpo, cristas cranianas ausentes e ventre liso (Hedges *et al.*, 2008; Frost 2009). Somente duas espécies são descritas para este gênero, *B. ternetzi* e *B. pulcher*, com ocorrência no Brasil Central e nas planícies do Equador, respectivamente (IUCN 2009). *B. ternetzi* é endêmica e comum no Brasil Central, freqüentemente encontrada em ambientes florestais do Cerrado e de mata de galeria (Colli *et al.*, 2003; Araújo *et al.*, 2007).



Figura 1: Macho de *Barycholos ternetzi* em atividade de vocalização, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009.

Local de estudo

Esta pesquisa foi desenvolvida na Floresta Nacional de Silvânia (Flona), localizada no município de Silvânia, Estado de Goiás (16°39'26''S; 48°36'16''W; Figura 2), distando sete quilômetros da sede municipal e a 900m de altitude.

Na Flona são encontrados alguns tipos de vegetação característica do Cerrado, como campo cerrado, cerrado *strictu sensu*, campo sujo, floresta de galeria, além de formações vegetais oriundas de ações antrópicas. O clima da região é tropical de acordo com a classificação de Köppen é AW, com duas estações bem definidas, com

temperatura média anual de 26° C, e no mês de setembro com a temperatura mais elevada podendo atingir 39° C (Bastos *et al.*, 2003).

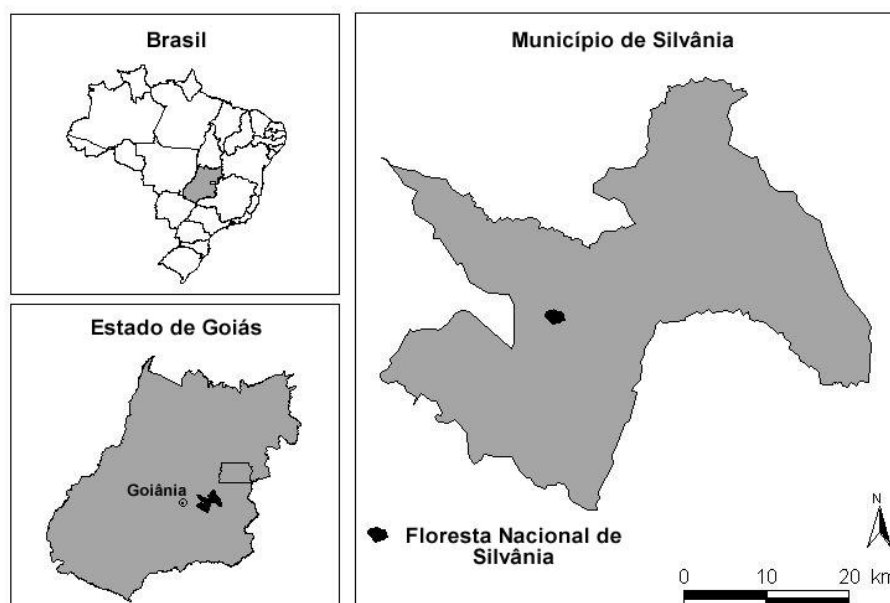


Figura 2: Mapas do Brasil e do Estado de Goiás, em destaque a Floresta Nacional de Silvânia, a sete quilômetros da sede do município de Silvânia.

Foram amostradas três áreas distintas na Flona: (a) mata de galeria preservada, (b) mata de galeria alterada e (c) área aberta (Figura 3). A mata de galeria preservada é uma típica formação florestal do Cerrado (Pinto *et al.*, 1997), associada a nascentes de rios de pequeno porte ou córregos, formando corredores fechados sobre os cursos d'água. São espécies encontradas: pau d'óleo (*Copaifera langsdorffii*), pimenta-de-macaco (*Piper arboreum*), guamirim (*Myrcia rostrata*), entre outras. A mata de galeria alterada é uma área sob efeito da pressão de pastagem. A área aberta é composta por vegetação invasora *Brachiaria* sp., vizinha de uma área de plantação de *Pinus* sp., o que impossibilita ou dificulta a recuperação natural da área.

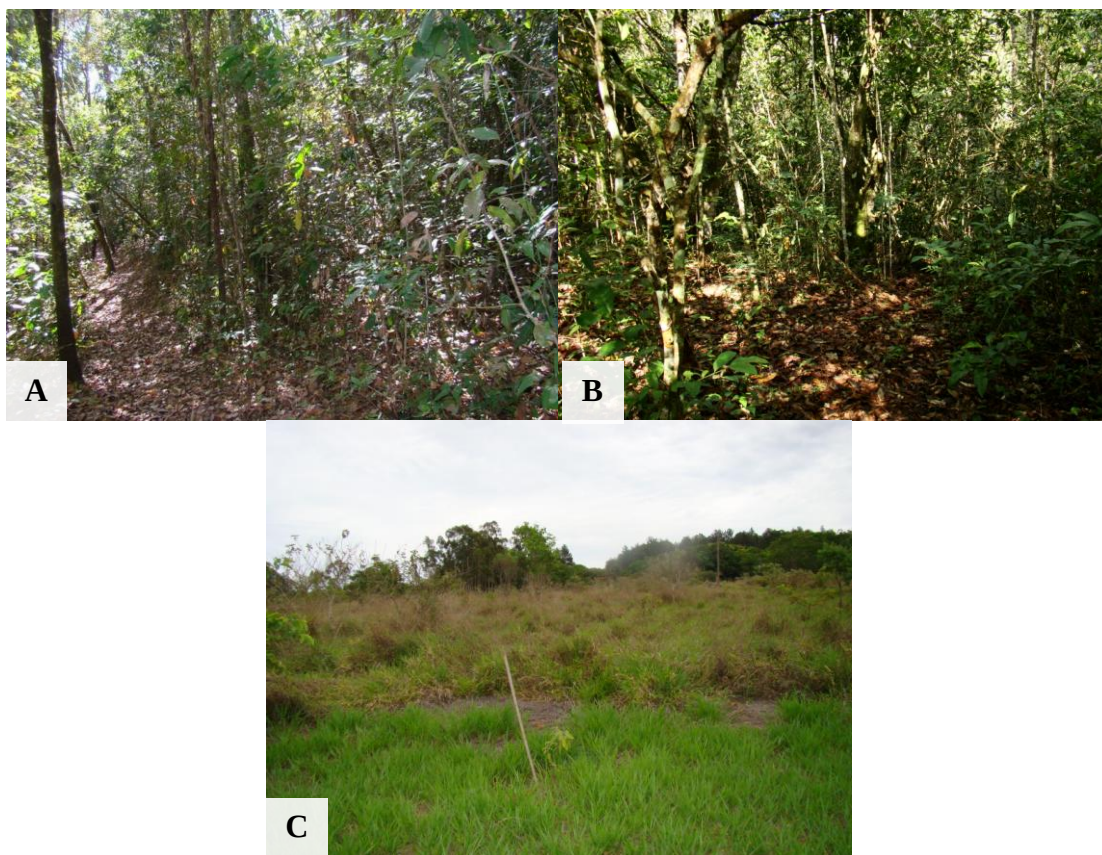


Figura 3: Área de estudo: (A) Mata preservada; (B) Mata alterada; (C) Ambiente aberto situada na Floresta Nacional de Silvânia, Município de Silvânia, Goiás, 2009.

Registro e análise das vocalizações

As observações de campo foram realizadas em outubro de 2009. Cada turno de vocalização foi iniciado após o ocaso, geralmente depois das 18h, desconsiderando o horário de verão. As vocalizações de *Barycholos ternetzi* foram registradas com um gravador Marantz PMD 660 acoplado a microfone direcional Sennheiser ME66 posicionado a 50 cm do indivíduo e, depois analisados com frequência de entrada 22 kHz com resolução de 16 bits. A intensidade dos cantos foi medida através de decibelímetro Minipa (precisão de 0,1 db), também posicionado a 50 cm do macho vocalizante.

Os parâmetros acústicos analisados foram duração do canto, número de pulsos, duração do pulso, frequência dominante, intensidade e taxa de repetição do canto. Esses parâmetros foram analisados com os programas Avisoft-Sonagraph Light, Cool Edit pro e Sound Ruler. A terminologia utilizada na descrição dos cantos está de acordo com Duellman & Trueb (1994) e Gerhardt & Huber (2002), como se segue:

- i) Canto: tipo de vocalização que se caracteriza por constituir um conjunto de emissões sonoras produzidas em determinada seqüência.
- ii) Nota: unidade temporal que constitui o canto, e pode apresentar estrutura pulsionada ou harmônica.
- iii) Pulso: impulso energético enfatizado no espectro temporal de uma nota.

As medidas de comprimento-rostro-cloacal (CRC) e de massa dos indivíduos gravados foram obtidas por meio de paquímetro digital (precisão de 0,01 mm) e balança digital (precisão de 0,05 g), respectivamente. Fatores ecológicos como a distância do macho vocalizante para o indivíduo mais próximo e a densidade local foram registradas. A partir de um ponto fixo, foi estimado o número de indivíduos presente na área de estudo (100m² em cada área), considerado como a densidade local. A temperatura e a umidade relativa do ar foram tomadas por termohigrômetro digital (precisão de 0,05°C e 0,05%, respectivamente). Os espécimes testemunhos foram depositados na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Goiás (ZUFG).

Análise estatística das vocalizações

Padrões da variabilidade do canto de anúncio foram analisados e a classificação dos parâmetros segue Gerhardt (1991), que categorizou os parâmetros acústicos

específicos dos cantos como estático (estereotipados) com o coeficiente de variação intraindividual (CVi) menor ou igual a 4%, entre 5 e 12% são considerados intermediários e, acima de 12%, dinâmicos (mais variáveis). Foi comparada a variação entre os parâmetros do canto para determinar o coeficiente de variação intra e interindividual. O coeficiente intraindividual de variação (CVi) foi baseado nas médias e desvios padrão calculado para cada macho vocalizante [$CV: (DP/\bar{x}) * 100$].

O coeficiente interindividual de variação (CVe) foi baseado na média e desvio padrão da população estudada. Considerando a variação interindividual, os parâmetros com variação menor do que 10% são estáticos; entre 10-20%, intermediários; e maiores do que 20%, dinâmicos.

A razão dos coeficientes inter e intraindividual (CVe/CVi) foi calculada como uma medida de variabilidade relativa. Assim, se $CVe/CVi > 1.0$, para determinado parâmetro do canto, então esse parâmetro é relativamente mais variável entre indivíduos, logo, pode potencialmente funcionar para o reconhecimento do sinal individual, diferenciando-os de outros. Como os dados não apresentaram distribuição normal, foi realizada uma ANOVA a partir de um método de distribuição livre, com 1000 iterações por Monte Carlo (Ecosim 7.0; Gotelli & Entsminger, 2001). Dessa maneira, desconsidera o pressuposto de homocedacidade, para determinar se as propriedades do canto variam significativamente entre os indivíduos.

A disponibilidade do espaço acústico diminui com a entrada de mais indivíduos no coro, aumentando a competição entre os machos (Arak, 1983). Aqui, foi testado se há diferença no reconhecimento individual considerando machos em baixa densidade, com 15 machos cantores, e em alta densidade com mais de 30 machos vocalizando na mesma área (100m²). Para cada análise foram considerados cinco cantos de anúncio de

20 machos (100 cantos de anúncio no total) e cinco cantos agressivos para 16 machos selecionados (80 cantos agressivos no total).

A análise discriminante serve para classificar os sinais acústicos como pertencentes a um indivíduo particular. Esta análise gera uma função canônica que representa a combinação linear das variáveis originais, maximizando a representação de grupos (machos, neste caso) no espaço multidimensional (Manly 2008). O sucesso de classificação serve como uma medida de quão bem as combinações lineares das variáveis, componentes das funções discriminantes, distingue entre os indivíduos. Para classificar os cantos foi usado o procedimento de validação cruzada (*forward stepwise*). As variáveis foram transformadas vetorialmente no programa Multiv 2.4 (Pilar 2006) padronizando pelo total, seguida de normalização, uma vez que os dados são quantitativos e de escalas diferentes.

A estratégia reprodutiva pode ser vista como uma combinação de características fisiológicas, morfológicas e comportamentais que, juntas, maximizam o sucesso reprodutivo (Duellman & Trueb, 1994). Para testar como as variáveis do canto, o contexto social e o tamanho corporal afetam a frequência dominante foram feitas regressões lineares simples e múltiplas. Estes testes foram executados usando o programa Statistica 7.1 (StatSoft 2005).

O uso de técnicas multivariadas não-paramétricas é adequado porque é menos sensível aos desvios da multinormalidade, assimetria de pontos discrepantes e heterogeneidade de variâncias. A influência do ambiente nos parâmetros acústicos pode ser testada através de uma Análise de Variância Multivariada não-paramétrica. A NPMANOVA testa a diferença entre os centróides dos grupos previamente estabelecidos (ambientes, N=3) (Neff & Marcus, 1980). Essa técnica permite a obtenção

da probabilidade de ocorrência de valores menores ou iguais à estatística calculada (valores – p) sem a necessidade de utilização de resultados assintóticos (Anderson, 2001). A análise foi baseada na medida de distância Euclidiana com dados não transformados (10.000 permutações) e o teste *a posteriori* utilizado foi de Bonferroni. O gráfico gerado do padrão de agrupamento encontrado nas áreas foi feito a partir de uma análise de coordenadas principais (PCOA).

Resultados

Repertório vocal

Machos de *Barycholos ternetzi* foram observados vocalizando expostos em serrapilheira nas áreas de mata de galeria e também em ramos de vegetação com altura máxima de 25 cm, na área aberta. O tamanho médio dos machos gravados foi de $27,0 \pm 1,51$ mm (23,1- 29,4). O repertório vocal dos machos consiste de seis cantos com características distintas: canto de anúncio, canto agressivo, canto de agonia e três cantos de briga (Tabela 1). Esses cantos apresentam estrutura pulsionada, com exceção dos cantos de agonia e canto de briga 1.

A vocalização mais freqüentemente emitida por todos os machos (N=57) foi o canto de anúncio. Os cantos de anúncio são constituídos por uma única nota multipulsionada, compostos por pulsos não espaçados ou parcialmente fundidos (Figura 4A). Os machos emitiam canto agressivo em resposta a machos vizinhos que estivessem emitindo canto de anúncio ou mesmo canto agressivo (Figura 4B). Os machos também podiam emitir cantos combinados em seqüências de um a dois cantos de anúncio (distância entre os cantos de anúncio, $x=0,139 \pm 0,053$), seguida de um canto agressivo (distância entre o canto de anúncio e o canto agressivo; $x=0,122 \pm 0,026$).

Todos os machos que emitiram esses cantos combinados (mistos) estavam vocalizando com pelo menos 10 indivíduos no agregado (Figura 5).

O canto de agonia foi emitido ao final de seqüências de cantos de anúncio e cantos territoriais (Figura 6A). O canto de briga 1 foi emitido por dois machos em combate físico (Figura 6B). Ainda outros dois cantos foram emitidos esporadicamente durante o combate, o canto de briga 2 (Figura 6C) e o canto de briga 3 (Figura 6D).

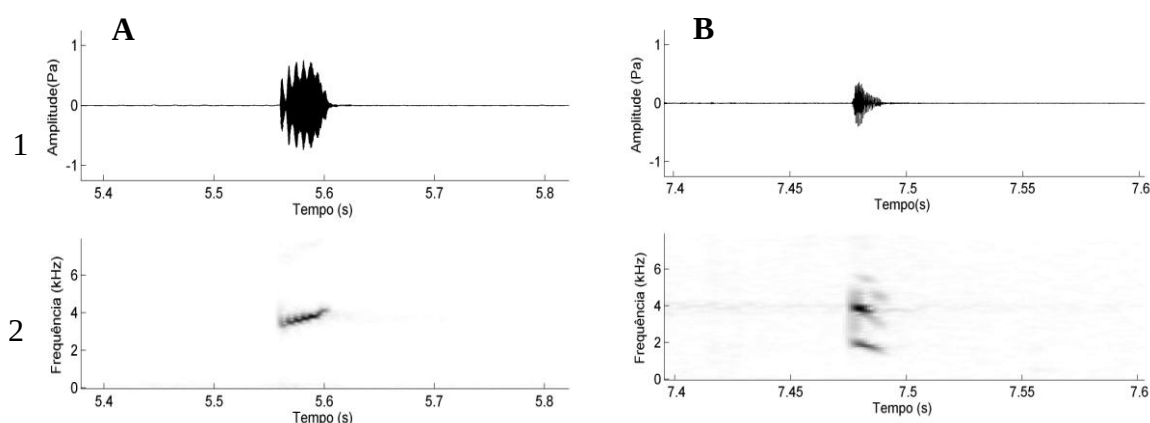


Figura 4: (1) Oscilograma, (2) Espectrograma do repertório de *Barycholos ternetzi*, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009. A) canto de anúncio; B) canto agressivo.

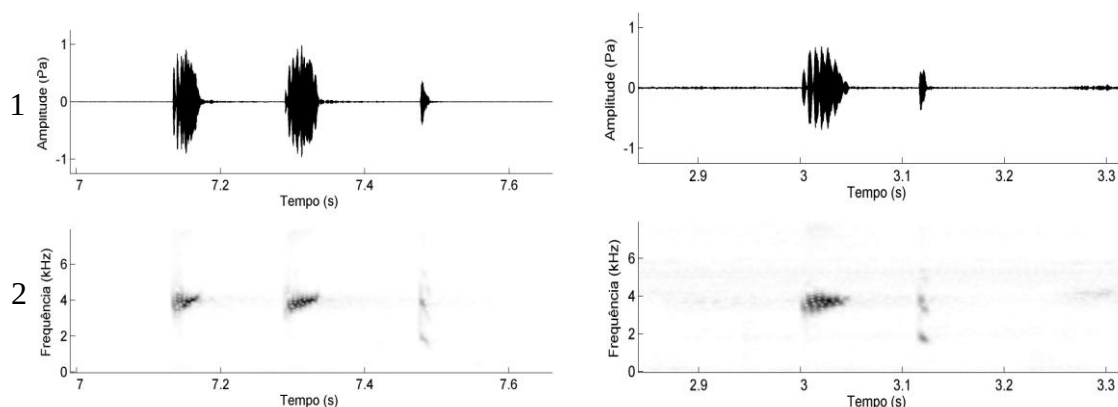


Figura 5: (1) Oscilograma, (2) Espectrograma do canto misto de *Barycholos ternetzi*, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009.

Tabela 1: Valores médios seguidos do desvio padrão e amplitude (entre parênteses) dos parâmetros acústicos de *Barycholos ternetzi*, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009.

Parâmetros acústicos	Canto de anúncio	Canto agressivo	Canto de agonia	Canto de briga 1	Canto de briga 2	Canto de briga 3
Duração de pulsos (ms)	49 ± 8 (79 -30)	15 ± 2 (25 – 9)	74	282 ± 81 (388-159)	68,2 (72-64,3)	87,7 (97,5-78)
Número de pulsos	7,16 ± 1,47 (12 – 4)	2,09 ± 0,53 (3 - 1)	-	29 ± 7,84 (39-18)	5,5 (6-5)	10,5 (11-10)
Duração média do pulso (ms)	7 ± 1 (9- 4)	8 ± 3 (20 – 4)	-	9 ± 1 (10-8)	12,4 (17-8)	8,47 (19-7)
Frequência dominante (Hz)	3777,70 ± 175,94 (4312,77 – 3351,69)	3343,78 ± 763,42 (4466,23 – 1569,37)	3292	2730,6 ± 99,6 (2813-2615)	2503 (2842-2164)	2241,5 (2666-1817)
Frequência fundamental	-	-	1623	1395,8± 7,16 (1383-1399)	-	-
Frequência do terceiro harmônico	-	-	4915	4154± 129,74 (4014-4212)	-	-
Taxa de repetição (cantos/min)	35 ± 12,16 (59 - 12)	11 ± 5,44 (20-1)	-	45	-	-
N (cantos/♂ gravados)	285/57	265/53	1/1	5/1	2/1	2/1

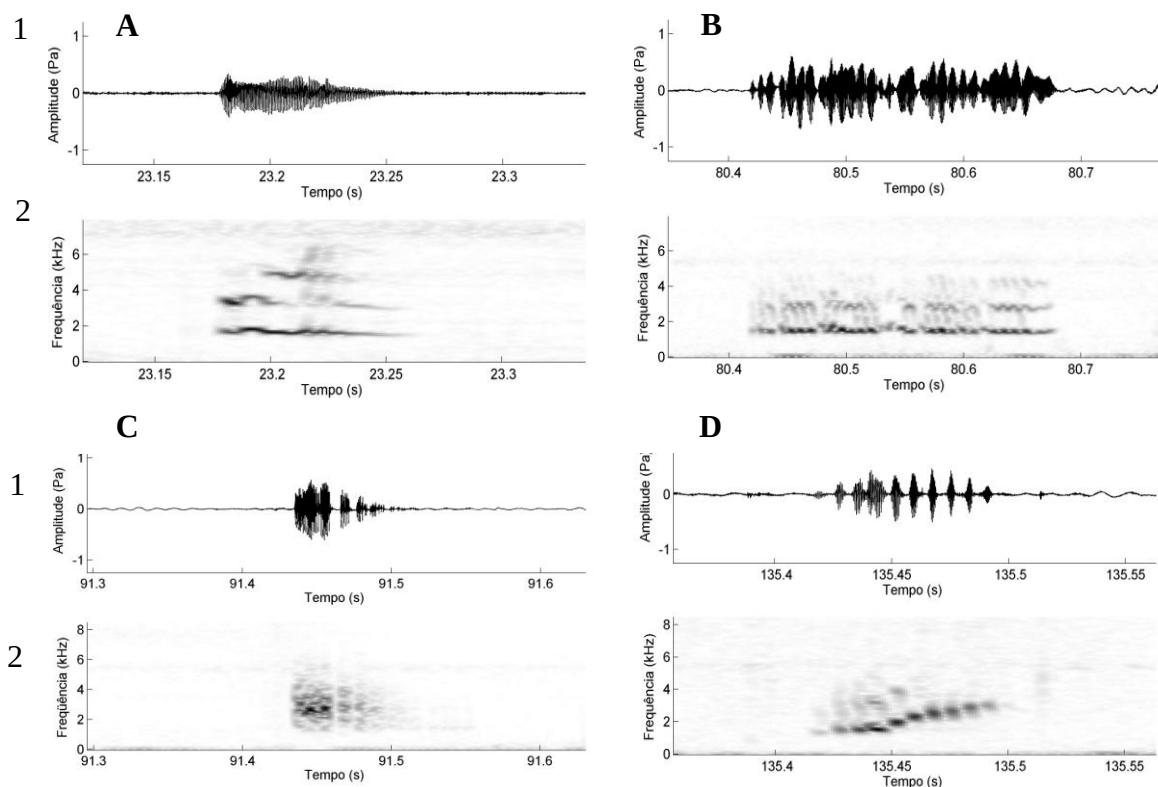


Figura 6: (1) Oscilograma, (2) Espectrograma do repertório de *Barycholos ternetzi*, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009. A) canto de agonia; B) canto de briga 1; C) canto de briga 2; D) canto de briga 3.

Padrões da variabilidade do canto

Os coeficientes de variação foram calculados para o canto de anúncio e agressivo. De acordo com a classificação de Gerhardt (1991), a frequência do canto de anúncio foi o único parâmetro estático, embora o CV da frequência do canto agressivo tenha sido um pouco maior do que os 5%. No canto de anúncio, os parâmetros acústicos temporais apresentaram maior variação, porém, somente o número de pulsos foi dinâmico. Para a variação interindividual (CVe), apenas a frequência do canto de anúncio foi estática, a duração do canto e a duração média do pulso, intermediária e os demais parâmetros, dinâmicos (Tabela 2).

A razão calculada ($CVe/CVi > 1.0$) indica que os quatro parâmetros acústicos variaram mais entre indivíduos do que dentro do mesmo indivíduo, e confirmada pela ANOVA exibindo variabilidade significativa entre indivíduos. A frequência do canto agressivo teve a maior relação ($CVe/CVi=2,96$). Assim, todos os parâmetros são potencialmente usados na identificação individual, tanto para o canto de anúncio quanto para o canto agressivo.

Tabela 2: Variabilidade intra e interindividual (CV) para quatro propriedades acústicas do canto de anúncio e do canto agressivo de *Barycholos ternetzi* e os resultados da ANOVA com 1000 iterações pelo método de Monte Carlo. * $p<0,001$

Parâmetros do canto	Classificação	CVi	Amplitude CVi	CVe	Razão CVe/CVi	F*
<i>Anúncio (N=57)</i>						N= 285
Duração do canto (ms)	Intermediário	10,42%	2,92-21,31%	17,63%	1,69	7,07
Número de pulsos	Dinâmico	13,77%	0-33,53%	20,44%	1,48	4,95
Duração média do pulso (ms)	Intermediário	10,64%	3,14-23,58%	15,04%	1,41	4,09
Frequência (Hz)	Estático	3,00%	0,11-8,19%	4,66%	1,55	5,10
<i>Agressivo (N=53)</i>						N= 262
Duração do canto (ms)	Intermediário	10,53%	0-25,88%	17,80%	1,69	7,25
Número de pulsos	Dinâmico	15,65%	0-39,12%	25,13%	1,60	4,04
Duração média do pulso (ms)	Dinâmico	17,80%	0-40,58%	38,03%	2,13	7,34
Frequência (Hz)	Intermediário	7,71%	0-43,33%	22,83%	2,96	14,46

Discriminação individual

A função da análise discriminante dos dados dos cantos incluiu todos os quatro parâmetros acústicos analisados, cuja amostragem foi de 100 cantos de anúncio (20 machos para baixa densidade e 20 machos para alta densidade). A contribuição das variáveis originais para a discriminação individual foi substituída pelo coeficiente

canônico (Tabela 3 e 4), que representa a correlação entre as variáveis originais e a função discriminante (Neff & Marcus, 1980).

Nas análises discriminantes, o sucesso de classificação para o canto de anúncio foi de 34,5% e 41%, quando considerados alta e baixa densidade, respectivamente. A combinação dos eixos canônicos não permitiu a identificação de nenhum grupo particular, havendo sobreposição dos parâmetros acústicos de todos os machos (Figura 7).

Tabela 3: Coeficiente canônico para as quatro variáveis na análise discriminante do canto de anúncio (100 cantos para 20 machos) de *Barycholos ternetzi* Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009.

Variável	Densidade							
	Alta				Baixa			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Duração do canto	0,63	-0,68	-0,04	-0,36	-0,78	0,62	-0,04	-0,09
Número de pulsos	-0,31	-0,86	0,02	0,41	-0,66	-0,43	0,27	-0,56
Duração média do pulso	0,40	0,89	-0,04	-0,19	0,69	0,45	-0,08	0,56
Frequência	-0,59	0,64	-0,47	-0,16	0,46	-0,76	-0,23	0,39
Autovalor	1,59	1,15	0,42	0,20	2,16	1,36	0,78	0,44
Proporção acumulada de explicação do eixo	47,4	81,44	94,05	100	45,66	74,36	90,8	100

Em geral, os indivíduos têm uma variação muito grande dos parâmetros acústicos e a combinação dos dois eixos canônicos não permitiu a identificação de nenhum indivíduo específico. Na validação cruzada (*forward stepwise*) o sucesso de classificação variou entre 14,1-33,3% para machos de alta densidade e 15-40%, para baixa (Tabela 5).

Tabela 4: Coeficiente canônico para as quatro variáveis na análise discriminante do canto agressivo (80 cantos para 16 machos) de *Barycholos ternetzi* Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009.

Variável	Densidade							
	Alta				Baixa			
	1	2	3	4	1	2	3	4
Duração do canto	0,50	-0,11	0,44	0,73	-0,43	-0,52	-0,43	0,61
Número de pulsos	-0,02	-0,81	-0,37	0,45	0,11	0,04	0,65	0,75
Duração média do pulso	0,22	0,63	0,39	-0,63	0,13	-0,29	-0,53	-0,78
Frequência	-0,87	-0,09	0,23	0,43	-0,06	0,99	-0,09	0,06
Autovalor	7,74	1,49	0,50	0,33	24,45	2,82	0,74	0,42
Proporção acumulada de explicação do eixo	76,96	91,75	96,75	100	85,95	95,88	98,51	100

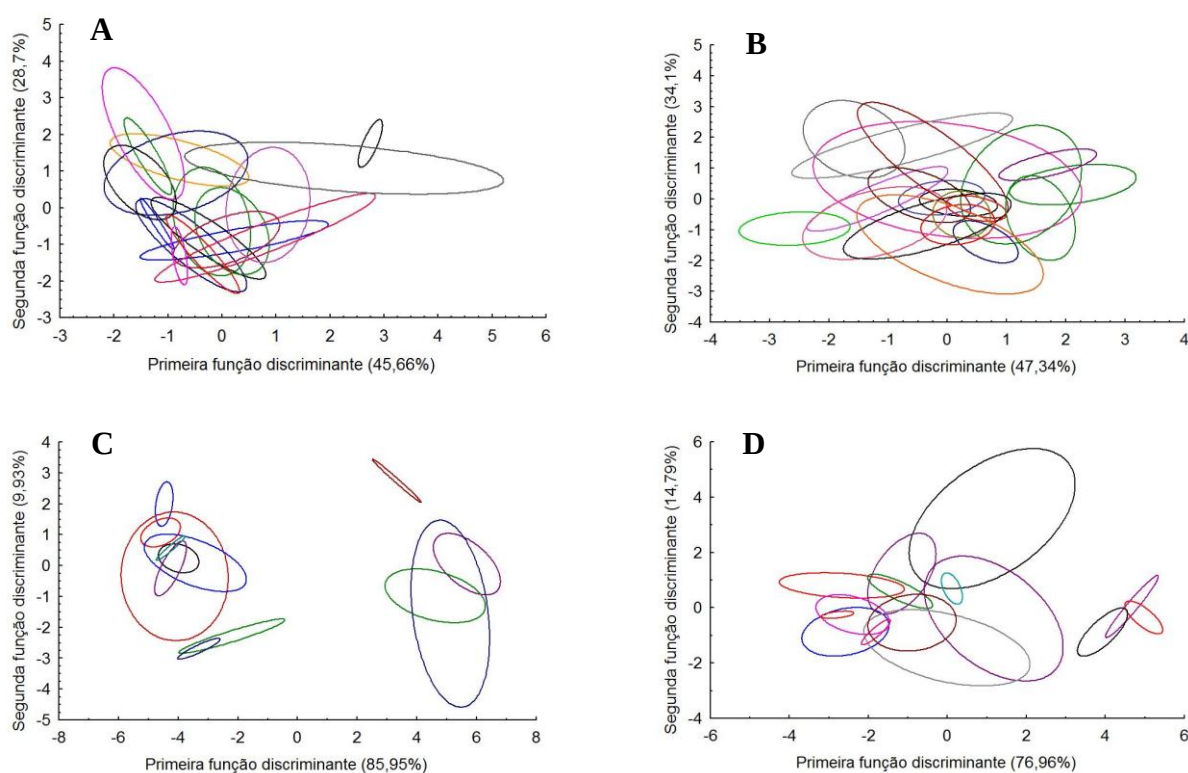


Figura 7: Coeficientes canônicos para a primeira e a segunda função discriminante. Elipse com intervalo de confiança de 95%. A) Canto de anúncio para machos em baixa densidade (n=20); B) Canto de anúncio para machos em alta densidade (n=20). C) Canto agressivo para machos em baixa densidade (n=16). D) Canto territorial para machos em alta densidade (n=16), *Barycholos ternetzi*, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009

Para análise discriminante com o canto agressivo (n=16 machos; 80 cantos), a combinação dos eixos canônicos separou dois grupos *a posteriori*, além da discriminação de um grupo particular no coro pequeno, que apresenta sobreposição com os demais grupos. A sobreposição dos grupos é ainda maior quando considerado os machos vocalizando em alta densidade (Figura 7).

Os indivíduos que vocalizavam em baixa densidade têm uma variação menor dos parâmetros acústicos e a combinação dos dois eixos canônicos não permitiu a identificação de nenhum indivíduo específico. O sucesso de classificação é de 53,7% para alta densidade e de 57,5%, para baixa. Na validação cruzada (*forward stepwise*) o sucesso de classificação variou entre 28,75-47,5% para machos de alta densidade e 25-56,25 %, para baixa (Tabela 5).

Tabela 5: Lambda de Willks para a forward stepwise da análise discriminante e as melhores variáveis que discriminam os indivíduos em densidade alta e baixa de machos de *Barycholos ternetzi* Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009.

Canto	Etapa	Densidade			
		Alta		Baixa	
		Variável	Lambda*	Variável	Lambda*
Anúncio	1	Duração do canto	0,454	Duração do canto	0,353
	2	Duração média do pulso	0,205	Duração média do pulso	0,159
	3	Frequência	0,144	Número de pulsos	0,088
	4	Número de pulsos	0,105	Frequência	0,052
Agressivo	1	Frequência	0,144	Duração do canto	0,155
	2	Número de pulsos	0,066	Frequência	0,035
	3	Duração do canto	0,038	Número de pulso	0,210
	4	Duração média do pulso	0,023	Duração média do pulso	0,004

*p<0,001

Influência do contexto social, dos fatores ambientais e do tamanho corporal

O modelo apresentado na Figura 8 mostra uma concepção geral de como as variáveis do canto, o contexto social, a temperatura e o tamanho do indivíduo se relacionam. A regressão linear múltipla ($R^2=0,248$; $F_{(51,3)}=5,621$; $p<0,002$) indicou que a frequência dominante foi influenciada pela duração do canto ($\beta=-0,269$; $p=0,033$) e pelo tamanho corporal ($\beta=-0,374$; $p=0,004$), mas não pela distância entre machos ($\beta=-0,206$; $p=0,104$). A duração do canto foi influenciada pela taxa de repetição do canto ($R^2=0,425$; $p<0,01$). A temperatura teve influência tanto na taxa de repetição ($R^2=0,161$; $p=0,002$) quanto na duração do canto ($R^2=0,106$; $p=0,015$).

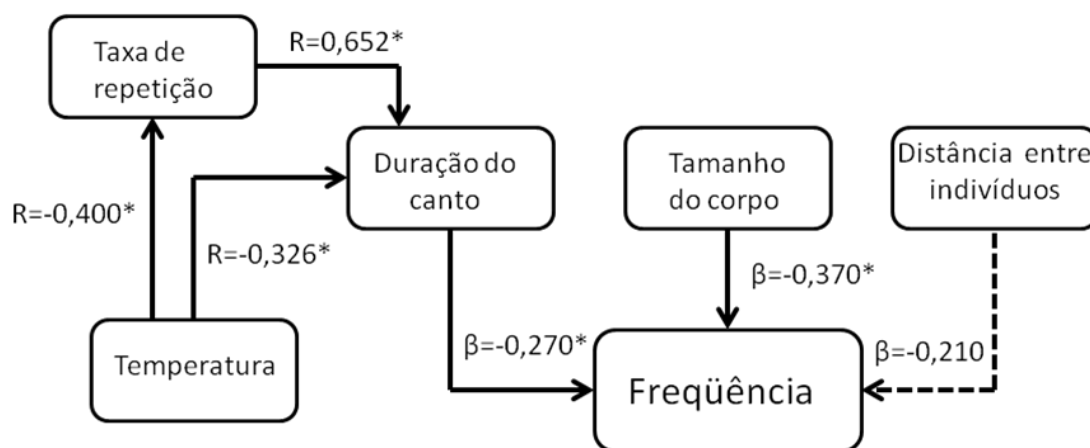


Figura 8: Relações entre os parâmetros do canto e fatores ambientais, tamanho corporal e o contexto social, amostrados na Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009. *Estatisticamente significativo.

Influência do ambiente

A partir da NPMANOVA foi observada que existe diferença nos parâmetros acústicos entre os ambientes estudados ($F=3,823$; $p<0,05$). A comparação entre pares a partir do teste *a posteriori* de Bonferroni, mostrou que as áreas mata alterada e área aberta tiveram diferenças nos parâmetros acústicos ($p=0,009$). Entre as áreas de mata de galeria preservada e alterada ($p=1$) e entre a área de mata preservada e mata alterada

($p=0,156$) não houve diferença quando comparadas par a par. A duração do canto foi o parâmetro responsável pela diferença entre as áreas de mata alterada e área aberta (Figura 9).

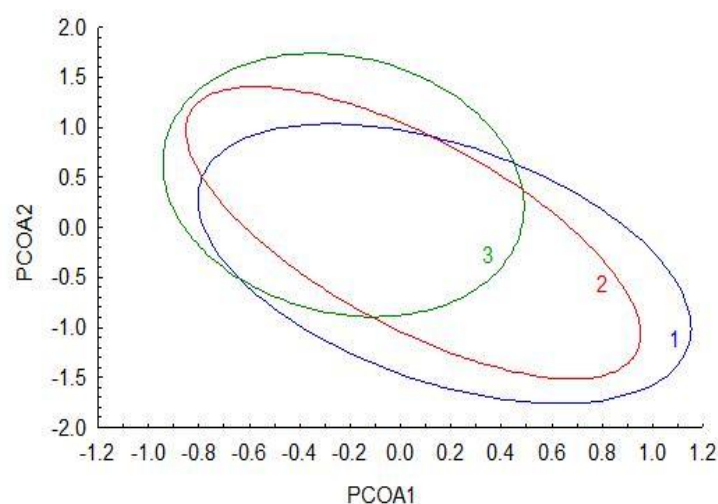


Figura 9: Influência do ambiente nos parâmetros acústico. 1: Mata alterada; 2: Mata preservada; 3: Área aberta. Elipse com intervalo de confiança de 95%. Padrão gerado através de uma Análise de Coordenadas Principais entre os ambientes amostrados para *Barycholos ternetzi*, Floresta Nacional de Silvânia, Silvânia (GO), 2009

Discussão

Repertório vocal

A complexidade do repertório acústico em *Barycholos ternetzi* reflete o típico comportamento social de reprodução prolongada (Bastos & Haddad, 2002, Wells, 1977). Somente o canto de anúncio era conhecido (Guimarães *et al.*, 2001). Além do canto de anúncio, são descritos aqui o canto agressivo, o canto de agonia e três cantos de briga. O canto de briga foi observado entre dois machos competindo por sítio de vocalização.

Machos de *B. ternetzi* emitem cantos com curta duração e ficam grandes lapsos de tempo sem vocalizar, dificultando a sua localização. Essa estratégia também foi

observada para *Eleutherodactylus* (Höbel 2005; Jansen & Köhler, 2007; Padial *et al.*, 2007), provavelmente, um mecanismo contra predadores acusticamente orientados (Ryan & Tuttle, 1983), reforçado pelo padrão de coloração críptica (Morey 1990; Hoffman & Blouin, 2000). Além disso, anuros para advertir outros indivíduos da presença de um predador potencial, podem emitir um canto de agonia (Figura 4C; Duellman & Trueb, 1994; Höld & Gollman, 1986).

A territorialidade com emissão de cantos agressivos pode impedir combates físicos (Wells 1977; Martins *et al.*, 1998). Todavia, quando o canto agressivo não é suficiente para garantir o espaçamento entre os machos, o canto de encontro é emitido durante uma disputa territorial (Haddad 1995). Raramente, machos competidores envolvem-se em combates físicos, porque demanda alto gasto energético, além de causar injúria em anuros, deixando-os susceptíveis à predação (Martins & Haddad, 1988; Toledo & Haddad, 2005).

Algumas espécies podem aumentar a complexidade do canto em situações competitivas adicionando diferentes elementos acústicos, como um sinal agressivo gradativo (Stewart & Rand, 1991; Toledo & Haddad, 2005). Machos de *B. ternetzi*, aparentemente, combinam o canto agressivo e o canto de anúncio, sugerindo este sistema (Wells 1988). Assim, o macho pode ameaçar o intruso enquanto continua atraindo as fêmeas, estratégia também observada em outras espécies: *Dendropsophus elegans* (Bastos & Haddad, 1995), *Hypsiboas raniceps* (Guimarães & Bastos, 2003), *Scinax fuscomarginatus* (Toledo & Haddad, 2005).

Padrões da variabilidade do canto

O esforço para a atividade de vocalização pode variar dentro e entre as espécies e, freqüentemente, machos ajustam a emissão de sinais acústicos em resposta ao canto de seus coespecíficos (Wells & Schwartz, 1984; Ryan 1985). *Barycholos ternetzi* apresentou grande variação intraindividual dos cantos de anúncio e agressivo e os padrões de variabilidade são semelhantes aos registrados para outros anuros. A freqüência dominante do canto de anúncio foi categorizada como estática devido à baixa variação intraindividual.

Devido a peculiaridades do aparato vocal, algumas propriedades do som, como a duração do canto e a taxa de repetição, podem ter maior variação, dependendo da espécie (e.g. *Hyla versicolor*; Gerhardt & Watson, 1995). A maioria dos parâmetros do canto que apresenta caráter dinâmico provavelmente está mais sujeitas a limitações energéticas do que morfológicas (Castellano & Giacoma, 1998). As propriedades temporais têm maior variação, pois são influenciadas por contextos sociais, densidade do coro e outros sinais (Fiedl & Klump, 2002; Gerhardt & Huber, 2002). Além disso, os parâmetros temporais podem servir como um sinal de honestidade do vigor físico do macho (Bee & Gerhardt, 2001), uma vez que a vocalização requer um grande gasto energético (Wells & Taigen, 1986; Wells, 2001; Gerhardt & Bee, 2007).

A classificação dos parâmetros em estáticos e dinâmicos são dois extremos de um contínuo de variabilidade (Gerhardt 1991). Assim, a duração dos cantos de anúncio e agressivo de *B. ternetzi*, teve variabilidade intermediária, diferente quando comparada com outras espécies como estático para *Allobates femoralis* (Gasser *et al.*, 2009) e, em dinâmico, para *Incilius alvarius* (Sullivan & Malmos, 1994). Ainda de acordo com o critério de Gerhardt (1991), as propriedades acústicas espectrais são mais estereotipadas

como observado em *Lithobates catesbianus* e em *Anaxyrus americanus* (Bee 2004; Howard & Young, 1998).

Os tipos de canto têm estrutura dos parâmetros temporais e espectrais distintos, e mostram diferenças em um ou mais parâmetros (Walkowiak 1988). As propriedades dinâmicas podem transmitir informação sobre a qualidade do macho (Gerhardt 1992). Dessa forma, alta variabilidade dentro desses parâmetros pode ser explicada pela energia intrínseca de cada macho (Lesbarrères & Lodé, 2002). No canto agressivo, nenhum parâmetro foi estático e a frequência dominante teve variabilidade intermediária. Apesar da restrição morfológica que os parâmetros espectrais estão sujeitos, essa maior variação da frequência dominante pode ser uma estratégia desonesta (Wagner 1992; Bee *et al.*, 2000) para proteger o território.

Todos os parâmetros tiveram grande variação entre os indivíduos, e o número de pulsos, a duração média dos pulsos e a frequência dominante tiveram o $CVe > 20\%$. A frequência fundamental exibiu a mais confiável diferença entre os indivíduos ($CVe = 4,66\%$), padrão também encontrado para *Hyla versicolor* (Gerhardt, 1991; Gerhardt *et al.*, 1996), *Anaxyrus americanus* (Howard & Young, 1998) e *Lithobates clamitans* (Bee *et al.*, 2001). De modo geral, a característica espectral do canto foi potencialmente melhor para o reconhecimento individual do que as características temporais em ambos os cantos. Assim, de acordo com a relação direta ($CVe/CVi > 1$), todos os parâmetros acústicos podem servir para reconhecimento potencial dos indivíduos.

Discriminação individual

Todos os parâmetros do canto, bem como o tempo gasto pelo macho em atividade de vocalização, são fatores primários para a determinação do sucesso reprodutivo desse (Murphy 1994). A possibilidade de erro durante a escolha do parceiro sexual pode acontecer sempre que as decisões são baseadas em sinais que não são absolutamente distintos (Wiley 1994). Para agregações de *B. ternetzi*, o reconhecimento individual é maior em baixa densidade, tanto para o canto de anúncio quanto para o canto agressivo. O sucesso de classificação é maior no canto agressivo. Todavia, as estimativas de sucesso de classificação dependem do tamanho da amostra na análise discriminante (Manly 2008), talvez essa melhor classificação deva-se ao menor número de grupos (canto de anúncio, N=20; canto agressivo, N=16).

O ruído gerado por uma densa agregação torna a detecção e a discriminação dos cantos menos precisa (Wollerman 1999. Wollerman & Wiley, 2002). Os resultados da análise discriminante indicaram que a diferença percentual, para os cantos classificados corretamente, entre baixa e alta densidade foi maior no canto de anúncio (6,5%) quando o esperado seria no canto territorial (3,3%), uma vez que esses cantos têm a função de espaçamento e defesa de território.

Em muitos anuros, a reprodução ocorre em densas agregações, com alta sobreposição das características temporais e espectrais dos sinais acústicos que são emitidos simultaneamente num determinado coro coespecífico (Alonso & Rodríguez, 2003; Bosch & Boyero, 2005). Estes resultados indicam que existe diferença na classificação para os machos de *B. ternetzi*, quando comparados alta e baixa densidade, todavia, têm baixa distinção individual. O efeito do tamanho do agregado ou do coro sobre a discriminação individual tem sido detectado em outros anuros (Schwartz &

Gerhardt, 1998; Wollerman & Wiley, 2002), pois o alcance da emissão do sinal é maior em coro do que teria com somente um indivíduo vocalizante (Murphy 2003).

Para *B. ternetzi*, a duração do canto foi o parâmetro de maior importância para as diferenças entre machos no canto de anúncio. Machos podem adotar diferentes estratégias para evitar a sobreposição de sinais no agregado. Assim, como os parâmetros acústicos temporais são mais dispendiosos energeticamente, a duração do canto pode indicar melhor vigor físico do macho (Gerhardt 1992; Welch *et al.*, 1998). Essa preferência pode acontecer porque fêmeas de algumas espécies são mais atraídas por cantos altos e longos principalmente emitidos por machos mais experientes (Howard & Young, 1998; Welch *et al.*, 1998; Gerhardt *et al.*, 2000)

Com o canto agressivo, o macho defende e impõe limites sobre seu território (Donnelly 1989; Haddad 1995). Durante os conflitos por sítios reprodutivos ou por territórios, os machos discriminam entre sinais coespecíficos, principalmente relacionados às propriedades espectrais (Arak 1983; Given 1987; Bee & Gerhardt, 2001). No canto agressivo, a frequência dominante foi o parâmetro mais importante para indivíduos de *B. ternetzi* vocalizando em alta densidade, enquanto que a duração do canto, para baixa densidade. Dessa forma, o comportamento agressivo reduz diretamente as interações competitivas (Crocoft & Ryan, 1995; Burmeister *et al.*, 1999). Todavia, a estratégia escolhida nas agregações reprodutivas depende do tamanho da densidade, podendo optar entre exibições honestas do tamanho do macho ou pelo maior vigor físico do indivíduo presente no agregado.

Influência do contexto social, dos fatores abióticos e do tamanho corporal

O contexto social e as variáveis ambientais podem influenciar nas características do canto (Gerhardt & Huber, 2002). Como para muitos anuros (Gerhardt 1994; Giasson & Haddad, 2006), a frequência foi inversamente relacionada com o tamanho dos machos em *B. ternetzi*. A frequência dominante frequentemente é a parâmetro mais honesto do tamanho do corpo do macho (Wagner 1989; Bee & Gerhardt, 2001; Lesbarrères *et al.*, 2008), porque depende do tamanho das pregas vocais da laringe, relacionada com o tamanho global do corpo do indivíduo (Duellman & Trueb, 1994).

Contudo, as relações entre o tamanho do corpo e frequência dominante do canto, podem ser enfraquecidas pelos fatores ambientais e pelo contexto social. Os machos dominantes podem utilizar a frequência para avaliar a capacidade de luta contra um oponente, dessa maneira, machos menores recuam ou tornam-se satélites (Wagner, 1992; Bee *et al.*, 1999). Alguns anuros podem diminuir a frequência dominante em interações (Owen & Gordon, 2005), como um sinal desonesto do tamanho do corpo (Bee *et al.*, 2000) em resposta à competição territorial. Todavia, *B. ternetzi* não parece usar essa estratégia no canto de anúncio, uma vez que não existe relação entre a frequência dominante e a distância entre os machos.

O efeito da temperatura frequentemente é positivo em relação à taxa de repetição e à duração do canto (Navas & Bevier, 2001; Wong *et al.*, 2004). Contudo, a taxa de repetição e a duração do canto são inversamente relacionadas à temperatura ambiente (e.g. *Hylodes heyeri*; Lingnau & Bastos, 2007), apesar da amostra da amplitude da temperatura do ar ter sido baixa. *Barycholos ternetzi* emite cantos mais longos e mais frequentes em baixas temperaturas, exibindo uma dependência da temperatura associada ao comportamento acústico, embora a uma grande proporção (0,83-0,89) da variação não ter sido explicada por estas relações.

As relações entre temperatura e os parâmetros acústicos são esperadas (Wells 1988; Castellano & Giacoma, 1998; Howard & Young, 1998), pois afeta a taxa metabólica e altera a estrutura do canto (Navas & Bevier, 2001). Similarmente, a temperatura afeta a duração do canto em *Pseudepidalae viridis* (Howard & Young, 1998), *Anaxyrus americanus* (Giacoma & Castellano, 2001) e *Hyloxalus subpunctatus* (Navas & Bevier, 2001) e a taxa de repetição em *Acris blanchardi* (Wagner 1992) e em *Pseudacris crucifer* (Wells *et al.*, 1996).

Para *B. ternetzi*, os parâmetros acústicos temporais parecem ser mais susceptíveis às oscilações da temperatura enquanto que os espectrais, um parâmetro honesto da idade do macho. Em algumas espécies de anuros, machos podem adotar estratégias diferenciadas de acordo com a classe de tamanho, como os indivíduos menores podem compensar a alta frequência, vocalizam com maior taxa de repetição de canto (Kime *et al.*, 2004; Bernal *et al.*, 2009) indicando que possui reservas disponíveis para o acasalamento (Wells 2001; Meuche & Grafe, 2009).

Influência do ambiente

A transmissão do som é afetada por vários fatores físicos do ambiente, sujeitando os parâmetros acústicos temporais e espectrais à distorção do sinal (Forrest 1994; Bradbury & Vehrencamp, 1998; Padgham 2004) o que limita seriamente a efetividade do sinal. Diferenças na transmissão dos parâmetros acústicos foram percebidas somente entre os ambientes de mata de galeria alterada e área aberta, uma vez que a reverberação é uma distorção comum do som em florestas (Richards & Wiley, 1980; Boncoraglio & Saino, 2007), tornando a transmissão mais eficiente em área aberta (Ryan *et al.*, 1990).

A degradação do sinal pode variar na frequência dominante (Kime *et al.*, 2000; Bosch & De La Riva, 2004) ou nos parâmetros temporais (Ryan & Sullivan 1989; Mathevon *et al.*, 1996). Alguns parâmetros são melhores transmitidos do que outros devido à degradação ambiental (Feng & Schul, 2007). Nas vocalizações de *B. ternetzi*, uma pequena parte da variação na estrutura do canto pode ser explicada pela influência do ambiente e a duração do canto foi o parâmetro responsável pela diferença entre os ambientes. Os parâmetros temporais facilmente respondem a alterações comportamentais, uma vez que, os machos aumentam a duração do canto e a taxa de repetição em resposta à competição entre machos (Wagner 1989).

As vocalizações, provavelmente, são otimizadas de acordo com as condições ambientais para aumentar a propagação do som e a transferência de informação (Boeckle *et al.*, 2009). Experimentos com sons de *playback* para aves em diferentes ambientes revelaram uma correspondência entre a estrutura do canto e o efeito do ambiente (Gish & Morton, 1981; Doutrelant *et al.*, 1999; Naguib 2003), indicando que existe uma seleção ambiental na evolução da vocalização. Em anuros, alguns estudos têm demonstrado tanto uma relação negativa (Penna & Solís, 1998, Kime *et al.*, 2000; Bosch & De La Riva, 2004) quanto positiva do efeito do ambiente na transmissão do canto (Ryan *et al.*, 1990; Ryan & Wilczynski, 1991).

Considerações finais

Barycholos ternetzi possui um amplo repertório com seis tipos de canto: anúncio, agressivo, agonia, misto e três de briga. Seus cantos são curtos e de uma única nota pulsionada, à exceção de agonia e de briga 1 que são harmônicos. Além disso, *B. ternetzi* combina os cantos de anúncio e o agressivo de diferentes maneiras no canto misto sugerindo um sistema gradativo de agressividade.

Existe grande variação intraindividual em todos os parâmetros acústicos temporais, somente a frequência dominante do canto de anúncio é mais estereotipada. Todos os parâmetros acústicos tiveram grande variação entre os indivíduos, porém, o parâmetro espectral apresentou a mais confiável diferença entre os indivíduos. Além disso, a frequência dominante é o parâmetro com melhor reconhecimento individual em ambos os cantos. De acordo com a relação direta ($CV_e/CV_i > 1$), todos os parâmetros acústicos podem servir para reconhecimento potencial entre os indivíduos.

O reconhecimento individual é maior em baixa densidade, tanto para o canto de anúncio quanto para o canto agressivo. Isso sugere que existe diferença na classificação dos cantos quando comparados alta e baixa densidade para os machos de *B. ternetzi*, ainda que em baixa distinção individual. Para *B. ternetzi*, a duração do canto foi o parâmetro de maior importância para as diferenças entre machos no canto de anúncio. No canto agressivo, a frequência dominante foi o parâmetro mais importante em alta densidade, enquanto que a duração do canto, para baixa densidade de indivíduos.

A frequência foi inversamente relacionada com o tamanho dos machos em *B. ternetzi*, mas não há relação do parâmetro acústico com a distância do indivíduo mais próximo. *B. ternetzi* emite cantos mais longos e mais frequentes em baixas

temperaturas, embora a uma grande proporção da variação não ter sido explicada por estas relações.

Nas vocalizações de *B. ternetzi*, uma pequena parte da variação na estrutura do canto pode ser explicada pela influencia do ambiente. A duração do canto foi o parâmetro responsável pela diferença entre os ambientes, e tais alterações só foram percebidas somente entre os ambientes de mata de galeria alterada e área aberta.

Referências Bibliográficas

- Alonso, R.; Rodríguez, A. Advertisement Calls of Cuban Toads of the Genus *Bufo* (Anura, Bufonidae). **Phyllomedusa** 2(2), 75-82. 2003
- Anderson, M. J. A New Method for Non-Parametric Multivariate Analysis of Variance. **Austral Ecology**, 26: 32-46. 2001
- Arak, A. Vocal Interactions, Call Matching and Territoriality in a Sri Lanka Treefrog, *Phyllautus leucorhinus* (Rhacophoridae). **Animal Behaviour**, 31: 292-302. 1983
- Araujo, C. O.; Condez, T. H.; Haddad, C. F. B. Amphibia, Anura, *Barycholos ternetzi*, *Chaunus rubescens* and *Scinax canastrensis*: Distribution extension, New State Record. **Check List**, 3 (2):153-155, 2007
- Bastos, R. P.; Haddad, C. F. B. Vocalizations and Acoustic Interactions in *Hyla elegans* (Anura, Hylidae) During the Reproductive Activity. **Naturalia**, 20:165-176. 1995
- Bastos, R. P.; Haddad, C. F. B. Atividade reprodutiva de *Scinax rizibilis* (Bokermann) (Anura, Hylidae) na Floresta Atlântica, Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 16: 409-421. 1999

Bastos, R. P.; Haddad, C. F. B. Acoustic and Aggressive Interactions in *Scinax rizibilis* (Anura: Hylidae) During the Reproductive Activity in Southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **23**:97-104. 2002

Bastos, R.P.; Motta, J.A.O.; Lima, L.P.; Guimarães, L.D. **Anfíbios da Floresta Nacional de Silvânia, Estado de Goiás**. 1ª ed. 2003. 82p

Bee, M. A., S. A. Perrill, and P. C. Owen. Size Assessment in Simulated Territorial Encounters Between Male Green Frogs (*Rana clamitans*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **45**:177–184. 1999

Bee, M. A., Perrill, S. A.; Owen, P. C. Male Green Frogs Lower the Pitch of Acoustic Signal in Defense of Territories: A Possible Dishonest Signal of Size? **Behavioral Ecology**, **11**(2), 169-177. 2000

Bee, M. A.; Kozic, C. E.; Blackwell, K. J.; Gerhardt, H. C. Individual Variation in Advertisement Calls of Territorial Male Green Frogs, *Rana clamitans*: Implications for Individual Discrimination. **Ethology**, **107**: 65-84. 2001.

Bee, M. A. Within-Individual Variation in Bullfrog Vocalizations: Implications for a Vocially Mediated Social Recognition System. **Journal of Acoustic Society American** **116**(6): 3770-3781. 2004.

Bernal, X. E., Akree, K. L., Baugh, A. T., Rand, A. and Ryan, M. J. From Sender to Receiver Propagation and Environmental Effects on Acoustic Signals. **Behavioural Ecological and Sociobiology**, **63**, 1269-1279. 2009

Boatright-Horowitz, S., Horowitz, S. and Simmons, A. Patterns of Vocal Interactions in a Bullfrog *Rana catesbeiana* Chorus: Preferential Responding to Far Neighbors. **Ethology**, **106**: 701-712. 2000.

Boeckle, M. B.; Preininger, D.; Hödl, W. Communication in Noisy Environments I: Acoustic Signals of *Staurois latopalmatus* Boulenger 1887. **Herpetologica**, **65** (2), 154-165. 2009

- Boncoraglio, G.; Saino, N. Habitat Structure and the Evolution of Bird Song: A Meta-Analysis of the Evidence for the Acoustic Adaptation Hypothesis. **Functional Ecology**, **21**: 134-142. 2007
- Bosch, J. and De la Riva, I. Are Frog Call Modulated by the Environment? An Analysis with Anuran Species from Bolivia. **Canadian Journal of Zoology**, **82**: 880-888. 2004.
- Bradbury, J.W.; Vehrencamp, S.L. **Principle of Animal Communication**. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. 1998. 882p
- Burmeister, S. S., Wilczynski, W.; Ryan, M. J. Temporal Call Changes and Prior Experience Affect Graded Signalling in the Cricket Frog. **Animal Behaviour**, **57**: 611-618. 1999
- Caramaschi, U.; Pombal, J.P. Jr. *Barycholos savagei*: A Junior Synonym of *Paludicola ternetzi*, With Notes on Development. **Journal of Herpetology**, **35** (2): 357-360, 2001
- Cardoso, A. J.; Vielliard, J. Vocalização de Anfíbios Anuros de um Ambiente Aberto, em Cruzeiro do Sul, Estado do Acre. **Revista Brasileira de Biologia**, **50**(1): 229-242. 1990
- Castellano, S.; Giacoma, C. Stabilizing and Directional Female Choice for Male Calls in the European Green Toad. **Animal Behaviour**, **56**: 275-287. 1998
- Cocroft, R. B.; Ryan, M. J. Patterns of Advertisement Call Evolution in Toads and Chorus Frogs. **Animal Behaviour**, **49**: 283-303. 1995
- Donnelly, M.A. Reproductive Phenology and Age Structure of *Dendrobates pulmilio* in Northeastern Costa Rica. **Journal of Herpetology**, **23** (4):362-367. 1989
- Doty, G. V.; Welch, A. M. Advertisement Call Duration Indicates Good Genes for Offspring Feeding Rate in Gray Treefrogs (*Hyla versicolor*). **Behavioural Ecological and Sociobiology**, **49**: 150-156. 2001.
- Doutrelant, C.; Leitão, A.; Giorgi, M.; Lambrechts, M.M. Geographical Variation in Blue Tit Song, the Results of an Adjustment to Vegetation Type? **Behaviour**, **136**: 481-493. 1999

Duellman, W. E.; Trueb, L. **Biology of Amphibians**. 2^a Ed. Baltimore and London: McGraw-Hill. 1994. 670p.

Eterovick, P. C.; Sazima, I. Structure of an Anuran Community in a Montane Meadow in Southeastern Brazil: Effects of Seasonality, Habitat, and Predation. **Amphibia-Reptilia**, **21**:439-461. 2000

Feng, A. and Schul, J. Sound Processing in Real-World Environments. *In*: Narins, P.; Feng, A.; Richard, F.; Popper, A. (Eds.) **Hearing and Sound Communication in Amphibians**. New York: Springer, 2007. Pp. 323-350.

Forrest T.G. From Sender to Receiver: Propagation and Environmental Effects on Acoustic Signals. **American Zoologist**, **34**:644-654. 1994

Friedl, T.W.P; Klump, G. M. The Vocal Behaviour of Male European Treefrogs (*Hyla arborea*): Implications for Inter- and Intrasexual Selection. **Behaviour**, **139** (1): 113-136. 2002

Gasser, H.; Amézquita, A.; Hödl, W. Who is Calling? Intraspecific Call Variation in the Aromobatid Frog *Allobates femoralis*. **Ethology**, **115**: 596-607. 2009

Gerhardt, H.C.; Bee, M.A. Recognition and Localization of Acoustic Signals. *In*: Narins, P.; Feng, A.; Richard, F.; Popper, A. (Eds.) **Hearing and Sound Communication in Amphibians**. New York: Springer, 2007. Pp. 113-146.

Gerhardt, H.C. Female Mate Choice in Treefrogs: Static and Dynamic Acoustic Criteria. **Animal Behaviour**, **42**:615-636. 1991

Gerhardt, H. C. Multiple Messages in Acoustic Signals. **Neurosciences**, **4**: 391-400. 1992.

Gerhardt, H. C. The Evolution of Vocalization in Frogs and Toads. **Annual Review Systematics**, **25**: 293-324. 1994

Gerhardt H.C.; Watson G.F. Within-male variability in call properties and female preference in the grey treefrog. **Animal Behaviour**, **50**: 1187-1191. 1995

Gerhardt, H. C.; Dyson, M.; Tanner, S. Dynamic Properties of the Advertisement Calls of Gray Tree Frogs: Patterns of Variability and Female Choice. **Behavioral Ecology**, 7: 7-18. 1996

Gerhardt, H.; Roberts, J.; Bee, M.; Schwartz, J. Call Matching in the Quacking Frog (*Crinia georgiana*). **Behavioural Ecological and Sociobiology**, 48: 243-251. 2000

Gerhardt, H.C.; Huber, F. **Acoustic Communication in Insects And Anurans: Common Problems and Diverse Solutions**. University of Chicago Press, Chicago and London, 2002. 531p

Giacoma, C.; Castellano, S. Advertisement Call Variation and Speciation in the *Bufo viridis* Complex. In: Ryan, M. J., (Ed.) **Anuran Communication** Smithsonian Inst. Press, Washington DC, 2001. Pp. 205-219.

Giasson, L. O. M.; Haddad, C. F. B. Social Interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the Significance of Acoustic and Visual Signals. **Journal of Herpetology**, 40 (2): 171-180. 2006

Gish, S. L.; Morton, E. S. Structural Adaptations to Local Habitat Acoustics in Carolina Wren Song. **Zeitschrift fur Tierpsychol**, 56:74–84. 1981

Given M. F. Vocalizations and Acoustic Interactions of the Carpenter Frog, *Rana virgatipes*. **Herpetologica**, 43:467–481.1987

Given, M. F. Vocalizations and Reproductive Behavior of Male Pickerel Frogs, *Rana palustris*. **Journal of Herpetology**, 39:223–233. 2005

Gotelli, N.J.; Entsminger, G.L. **EcoSim: Null models software for ecology**. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465
<http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>. 2001

Guimarães, L. D.; Lima, L. P.; Juliano, R. F.; Bastos, R.P. Vocalizações de Espécies de Anuros (Amphibia) no Brasil Central. **Boletim do Museu Nacional**, 474: 1-15. 2001

- Guimarães, L. D.; Bastos, R. P. Vocalizations and Acoustic Interactions in *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) During the Breeding Season. **Iheringia, Série Zoologia**, 93 (2): 149-158. 2003.
- Haddad, C. F. B. Comunicação em Anuros (Amphibia). In: Titto, E. A. L., Ades, C.; Costa, M. J. R. P. (Eds.), Anais de Etologia XIII. Pp. 116-132. 1995
- Haddad, C. F. B.; Prado, C. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, 55 (3): 207-217. 2005
- Hartmann, M. T., Hartmann, P. A.; Haddad, C. F. B. Repertório Vocal de *Hylodes phyllodes* (Amphibia, Anura, Hylodidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 46(17), 203-209. 2006
- Hedges, S. B.; Duellman, W. E.; Heinicke, M. P. New World Direct-Developing Frogs (Anura, Terrarana): Molecular Phylogeny, Classification, Biogeography, and Conservation. **Zootaxa**, 1737: 1-182. 2008
- Höbel, G. On the Acoustic Communication System of *Eleutherodactylus fitzingeri* (Anura: Leptodactylidae). **Herpetological Review**, 36 (3): 242-244. 2005
- Hoffman, E. A.; Blouin, M. S. A Review of Colour and Pattern Polymorphisms in Anurans. **Biological Journal of the Linnean Society**, 70, 633-665. 2000
- Hödl, W.; Gollmann, G. Distress Calls in Neotropical Frogs. **Amphibia-Reptilia** 7: 11–21. 1986
- Höld, W; Amézquita, A. Visual Signaling in Anuran Amphibians. In: M. J. Ryan (Ed.), **Anuran Communication**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 2001. Pp. 121-141.
- Howard, R. D.; Young, J. R. Individual Variation in Male Vocal Traits and Female Mating Preferences in *Bufo americanus*. **Animal Behaviour**, 55: 1165-1179. 1998
- IUCN (World Conservation Union), Conservation International & Nature Serve. 2009. **Global Amphibian Assessment**. Disponível em <http://www.globalamphibians.org> (Acessado em outubro de 2009)

Jansen, M.; Köhler, J. The Advertisement Call of *Eleutherodactylus fraudator* (Anura: Brachycephalidae) from Bolivia. **South American Journal of Herpetology**, **2** (3), 198-200. 2007

Kime, N. M., Rand, A. S., Kapfer, M.; Ryan, M. J. Consistency of Female Choice in the Túngara Frog: A Permissive Preference for Complex Characters. **Animal Behaviour**, **55**, 641–646. 1998

Kime, N. M.; Turner, W. R.; Ryan, M. J. The Transmission of Advertisement Calls in Central American Frogs. **Behavioral Ecology**, **11**(1), 71-83. 2000

Kime, N. M.; Burmeister, S. S.; Ryan, M. J. Female Preference for Socially Variable Call Characters in the Cricket Frog, *Acris crepitans*. **Animal Behaviour**, **68**:1391-1399. 2004

Lesbarrères, D; Lodé, T. Variations in Male Calls and Responses to an Unfamiliar Advertisement Call in a Territorial Breeding Anuran, *Rana dalmatina*: Evidence for a “Dear Enemy” Effect. **Ethology Ecology & Evolution**, **14**: 287-295. 2002

Lingnau, R., Guimarães, L. D.; Bastos, R. P. Vocalizações de *Hyla wernerii* (Anura, Hylidae) no Sul do Brasil. **Phyllomedusa**, **3**(2), 115-120. 2004

Lingnau, R.; Bastos, R. P. 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**(17-20): 1227-1235. 2007

Littlejohn, M.J. Long-Range Acoustic Communities in Anuran: An Integrated and Evolutionary Approach. In: Taylor, D. H.; Guttman, S. I. (Eds.) **The Reproductive Biology of Amphibians**. New York. Plenum, New York, P. 263-264. 1977

Manly, B. F. J. Métodos Estatísticos Multivariados: Uma Introdução. 3ª Ed. Editora Bookman. 2008. 229p.

Martins, M.; J. P. Pombal JR.; Haddad, C. F. B. Escalated Aggressive Behavior and Facultative Parental Care in the Nest Building Gladiator Frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia**, **19**: 65-73. 1998

- Matheovon, N. Aubin, T.; Dabelsteen, T. Song Degradation During Propagation: Importance of Song Post for the Wren *Troglodytes troglodytes*. **Ethology**, **102**: 397-412. 1996
- Meuche, I.; Grafe, T. U. Supplementary Feeding Affects the Breeding Behaviour of Male European Treefrogs (*Hyla arborea*). **BMC Ecology**, **9** (1): 1-7. 2009
- Miranda, D. B., Garey, M. V., Monteiro-Filho, E. L. A.; Hartmann, M. T. Sinalização Visual e Biologia Reprodutiva de *Dendropsophus werneri* (Anura: Hylidae) em Área de Mata Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, **48**: 335-343. 2008
- Miranda-Ribeiro, A. Alguns batrachios novos das colleções do Museu Nacional. **O Campo**. May: 66-69. 1937
- Morey SR. Microhabitat Selection and Predation in the Pacific Treefrog, *Pseudacris regilla*. **Journal of Herpetology**, **24**: 292–296. 1990
- Morton, E.S. Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. **American Naturalist**, **109**: 17-34. 1975
- Murphy, C. G. Chorus Tenure of Male Barking Treefrogs, *Hyla gratiosa*. **Animal Behaviour**, **48**: 763–777. 1994
- Murphy, C. The Cause of Correlations between Nightly Numbers of Male and Female Barking Treefrogs (*Hyla gratiosa*) Attending Choruses. **Behavioral Ecology**, **14** (2): 274-281. 2003
- Naguib, M. Reverberation of Rapid and Slow Trills: Implications for Signal Adaptations to Long-Range Communication. **Journal of Acoustic Society American**, **113** (3): 1749-1756. 2003
- Navas C. A.; Bevier C. R. Thermal Dependency of Calling Performance in the Eurythermic Frog, *Colostethus subpunctatus*. **Herpetologica**, **57**: 384-95. 2001

- Neff, N. A.; Marcus, L. F. **A Survey of Multivariate Methods for Systematics.** Numerical Methods in Systematic Mammalogy Workshop. American Society of Mammalogists. 1980
- Owen, P. C.; Gordon, N. M. The Effect of Perceived Intruder Proximity and Resident Body Size on the Aggressive Responses of Male Green Frogs, *Rana clamitans* (Anura: Ranidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **58**: 446-455. 2005
- Padgham, M. Reverberation and frequency attenuation in forests - implications for acoustic communication in animals. **Journal of Acoustic Society American**, **115** (1), 402-410. 2004
- Penna, M.; Solís, R. Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. **Behavioural Ecological and Sociobiology**, **42**: 371-381. 1998
- Pillar, V. D. **MULTIV: Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling. User's Guide v. 2.4.** 2006. 51p
- Pinto, J.R.R., Ribeiro, G.L.S., Benvenuti, D.; Maciel, A.A.A. Composição Florística e Estrutura da Comunidade Arbóreo-Arbustiva de um Trecho da Floresta de Galeria da Queda D'água Véu-de-Noiva, Parque Nacional da Chapada dos Guimarães, MT. In: Leite, L. L.; Saito, C.H. (Eds.) **Contribuição ao Conhecimento Ecológico Do Cerrado.** Editora da Universidade de Brasília, Brasília, 1997. Pp.12-21.
- Pombal, J.P.Jr. Oviposição e Desenvolvimento de *Brachycephalus ephippium* (Anura, Brachycephalidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, **16** (4): 967-976. 1999
- Rand, A. S.; M. J. Ryan. The Adaptive Significance of a Complex Vocal Repertoire in a Neotropical Frog. **Zeitschrift Für Tierpsychologie**, **57**:209–214. 1981
- Richards, D. G.; Wiley, H. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication. **The American Naturalist**, **115** (3): 381-399. 1980
- Ryan, M. J.; Tuttle, M. D. The Ability of the Frog-Eating Bat to Discriminate Among Novel and Potentially Poisonous Frog Species Using Acoustic Cues. **Animal Behaviour**, **31**(3): 827-833. 1983

Ryan, M. J. Energetic Efficiency of Vocalization by the Frog *Physalaemus pustulosus*. **Journal Experimental in Biology**, **116**: 47-52. 1985

Ryan, M. J.; Sullivan, B. K. Transmission Effects on Temporal Structure in the Advertisement Call of Two Toads, *Bufo woodhousi* and *Bufo valliceps*. **Ethology**, **80**: 182-189. 1989

Ryan, M. J. Vocal Morphology of the *Physalaemus pustulosus* Species Group (Leptodactylidae): Morphological Response to Sexual Selection for Complex Calls. **Biological Journal of The Linnean Society** **40**:37–52. 1990

Ryan, M. J.; A. S. Rand. The Sensory Basis of Sexual Selection for Complex Calls in the Túngara Frog, *Physalaemus pustulosus* (Sexual Selection for Sensory Exploitation). **Evolution** **44**:305–314.1990

Ryan, M. J., Wilczynski, W. Evolution of Intraspecific Variation in the Advertisement Call of a Cricket Frog (*Acris crepitans*, Hylidae). **Biology Journal of Linnean Society**, **44**: 249–271. 1991

Ryan, M. J. **Anuran Communication**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 2001. 252p

Schwartz J. J., Gerhardt H. C. The Neuroethology of Frequency Preferences in the Spring Peeper. **Animal Behaviour**, **56**:55–69. 1998

Schwartz, J. J. Call Monitoring and Interactive Playback Systems in the Study of Acoustic Interactions among Male Anurans. *In*: Ryan, M. J. (Ed.), **Anuran Communication**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 2001. Pp. 183-204

Schwartz, J. J.; Wells, K. D. The Behavioral Ecology of Anuran Communication *In*: Narins, P.; Feng, A.; Richard, F.; Popper, A. (Eds.) **Hearing and Sound Communication in Amphibians**. New York: Springer, 2007. Pp. 44-86.

Silva, R. A.; Martins, I. A.; Rossa-Feres, D.C.. Bioacústica e Sítio de Vocalização em Taxocenoses de Anuros de Área Aberta no Noroeste Paulista. **Biota Neotropica**, **18** (3) 123-134. 2008

Statsoft, INC. **Statistica (data analysis software system), version 7.1.** (www.statsoft.com). 2005

Stewart, M. M.; Bishop, P. J. Effects of Increased Sound Level of Advertisement Calls on Calling Male Frog, *Eleutherodactylus coqui*. **Journal of Herpetology** **28**:46–53. 1994

Toledo, L. F.; Haddad, C. F. B. Acoustic Repertorie and Calling Behavior of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**, **39** (3), 455-464. 2005

Wagner, W. E. J. Fighting, Assessment and Frequency Alteration in Blanchard's Cricket Frog. **Behavioural Ecological and Sociobiology**, **25**: 429-436. 1989

Wagner, W. E. Jr. Graded Aggressive Signals in Blanchard's Cricket Frog: Vocal Responses to Opponent Proximity and Size. **Animal Behavior**, **38**: 1025-1038. 1992

Walkowiak W. Neuroethology of Anuran Call Recognition. *In*: Fritzsche B., Ryan M.J., Wilczynski W, Hetherington T.E., Walkowiak W. (Eds.) **The Evolution of the Amphibian Auditory System**. New York: Wiley, 1988, Pp. 485–509

Welch, A.M.; Semlitsch, R.D.; Gerhardt, H.C. Call Duration as an Indicator of Genetic Quality in Male Gray Tree Frogs. **Science**, **280**:1928-1930. 1998

Wells, K. D. The Social Behaviour of Anuran Amphibians. **Animal Behaviour**, **25**: 666-693. 1977

Wells, K. D.; Schwartz, J.J. Vocal Communication in a Neotropical Treefrog, *Hyla ebraccata*: Advertisement calls. **Animal Behaviour**, **32**: 405-420. 1984

Wells, K. D.; Taigen, T. L. The Effects of Social Interactions on a Calling Energetic in the Gray Treefrog (*Hyla versicolor*). **Behavioural Ecological and Sociobiology**, **19**: 9-18. 1986

Wells, K. D. The Effect of Social Interactions on Anuran Vocal Behavior. - *In*: Fritzsche, B., Ryan, M. J., Wilczynski, W., Hetherington, T. E.; Walkowiak, W. (Eds.), **The Evolution of the Amphibian Auditory System**. John Wiley and Sons. 1988. Pp. 433-454.

Wells, K. D.; Schwartz, J. J. Vocal Communication in a Neotropical Treefrog, *Hyla ebraccata*: Aggressive Calls. **Behaviour**, **91**: 128-145. 1984

Wells, K. D.; Taigen, T. L.; O' Brien, J. A. The Effect of Temperature on Calling Energetics of the Spring Peeper (*Pseudacris crucifer*). **Amphibia-Reptilia**, **17**:149-158. 1996

Wells, K. D. The Energetics of Calling in Frogs. In: Ryan, M. J. (Ed.), **Anuran Communication**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 2001. Pp 45-60

Wells, K.D; Schwartz, J.J. The Behavioural Ecology of Anuran Communication . In: Narins, P.M.; Feng, A.S., Fay, R.R., Popper, A.N., (Ed) **Hearing and Sound Communication in Amphibians**. New York: Springer-Verlag, 2007

Wiley, R.H. Errors, Exaggeration and Deception in Animal Communication. In: Real, L.A. (Ed) **Behavioural Mechanism in Evolutionary Ecology**. Chicago: University of Chicago Press. 1994. Pp 157-189

Wogel, H.; Pombal JR., J. P. Comportamento Reprodutivo e Seleção Sexual em *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) (Anura, Hylidae). **Papéis Avulsos De Zoologia**, **47** (13):165-174. 2007

Wollerman, L. Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata*. **Animal Behaviour**, **57**: 529-236. 1999

Wollermann, L.; Wiley, R. H. Possibilities for Error During Communication by Neotropical Frogs in a Complex Acoustic Environment. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **52**:465-473. 2002

Wong, B. B. M., Cowling, A. N. N., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F.; Cooper, P. D. Do Temperature and Social Environment Interact to Affect Call Rate in Frogs (*Crinia signifera*)? **Austral Ecology**, **29**: 209-214. 2004

Wong, B. B. M.; Candolin, U. How is Female Mate Choice Affected by Male Competition? **Biological Review**, **80**: 559-571. 2005