



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

Vinicius Carvalho da Silva e Souza

Comportamento territorial de *Hylodes nasus* em um riacho na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro.

Rio de Janeiro
2011

Vinicius Carvalho da Silva e Souza

Comportamento territorial de *Hylodes nasus* em um riacho na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro.



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Patrícia Alves Abrunhosa

Rio de Janeiro
2011

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

S725

Souza, Vinicius Carvalho da Silva e.
Comportamento territorial de *Hylodes nasus* em um riacho na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro / Vinicius Carvalho da Silva e Souza. - 2011.
65 f.

Orientadora: Patrícia Alves Abrunhosa.
Dissertação (Mestrado) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.
Bibliografia: f. 59-65.

1. Anuro – Floresta da Tijuca (Rio de Janeiro, RJ) - Teses. 2. Anuro – Comportamento - Teses. 3. Territorialidade (Zoologia) – Teses. I. Abrunhosa, Patrícia Alves. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 597.8(815.2)

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação.

Vinicius Carvalho da Silva e Souza

Data

Vinicius Carvalho da Silva e Souza

Comportamento territorial de *Hylodes nasus* em um riacho na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro.

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro

Aprovado em

Banca Examinadora:

Prof^a. Dr^a. Patrícia Alves Abrunhosa (Orientadora)
Instituto de Biologia da UFRRJ

Prof. Dr. Henrique Wogel Tavares
Departamento de Ciências Biológicas da UNIGRANRIO

Prof. Dr. Hélio Ricardo da Silva
Instituto de Biologia da UFRRJ

Prof^a. Dr^a. Mara Cíntia Kiefer
Instituto de Biologia da UFF

Prof^a. Dr^a. Mônica Carolina Cardoso da Silva
Instituto de Biologia da UFRJ

Rio de Janeiro

2011

À minha família e amigos por todo incentivo que me ajudou a vencer mais uma etapa da minha vida.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado com a ajuda e incentivo de muitas pessoas. Sendo assim, agradeço:

À Universidade do Estado do Rio de Janeiro por oferecer a oportunidade de ingressar em um curso público de pós-graduação de excelente qualidade.

À FAPERJ pelo incentivo financeiro utilizado para a aquisição de equipamentos.

A todos os professores que coordenam e ministram disciplinas no curso de Pós-graduação em Ecologia e Evolução da Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Agradeço especialmente à Prof^a. Dr^a. Patrícia Abrunhosa por ser uma orientadora presente e atenciosa, sempre disposta a tirar dúvidas durante a realização do trabalho; à Prof^a. Dr^a. Monique Van Sluys por contribuir para a realização deste trabalho como leitora crítica (pré-banca); e à Prof^a. Dr^a. Mara Cíntia Kiefer por contribuir para realização deste trabalho como membro da banca examinadora.

Ao Dr. Henrique Wogel por contribuir para a realização deste trabalho como membro da banca examinadora e pelo incentivo em continuar fazendo pesquisa durante a orientação de monografia.

Ao Dr. Hélio Ricardo da Silva por contribuir para a realização deste trabalho como membro da banca examinadora e pelas discussões no início do curso.

À Dr^a. Mônica Carolina Cardoso da Silva por contribuir para a realização deste trabalho como membro da banca examinadora.

Aos responsáveis pela gestão do Parque Nacional da Tijuca que autorizaram e auxiliaram a realização deste trabalho. Agradeço especialmente a Loreto Figueira e a Katyucha por toda a ajuda e esclarecimentos.

Ao secretário, Henrique Garcia, por todos os esclarecimentos sobre os procedimentos burocráticos existentes durante todo o curso.

À minha família por todo o apoio moral e financeiro. Agradeço especialmente à Jorgenete (mãe biológica), Maria José (mãe), Lizette (mãe), Wagner (irmão) e Priscila (namorada).

Aos meus amigos por todo incentivo, principalmente durante os

momentos mais difíceis. Agradeço especialmente ao Renato Alves e Luís Carlos por sempre se fazerem presentes. Agradeço também a Érica Cristina pela grande ajuda durante os trabalhos de campo.

“A mente que se abre a uma idéia, jamais voltará ao seu tamanho original.”

ALBERT EINSTEIN

RESUMO

SOUZA, Vinicius Carvalho da Silva e. *Comportamento territorial de *Hylodes nasus* em um riacho na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro*. 2011. 65f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2011.

O comportamento territorial é exibido por animais que competem por recursos dentro de uma área específica defendida. Ao excluir competidores potenciais desta área através de comportamentos agressivos, os indivíduos territoriais garantem acesso prioritário aos recursos essenciais para sua sobrevivência e reprodução. Em anfíbios anuros, a territorialidade tem sido relacionada principalmente com espécies de reprodução prolongada, cujos sítios reprodutivos estão disponíveis durante todo o ano. O presente trabalho foi realizado em um trecho de riacho na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro. Foram realizadas quatro visitas consecutivas a área de amostragem em cada mês (abril/2009 à agosto/2010). O objetivo foi responder questões sobre a territorialidade dos indivíduos da espécie *Hylodes nasus*: (área de vida, fidelidade ao sítio, comportamentos agonísticos e combates físicos). As áreas de vida dos machos apresentaram relação significativa com o número de recapturas. O tamanho da área de vida das fêmeas foi ligeiramente maior do que dos machos. Os machos apresentaram maior fidelidade do que as fêmeas. A fidelidade apresentou resultado significativo com o CRC e a massa corporal dos indivíduos. Foram observadas 50 interações agonísticas entre machos, sendo exibidos 11 comportamentos agressivos. Foram observados 19 combates físicos, sendo os machos envolvidos classificados como residente, intruso, vencedor ou perdedor. Todas as disputas foram vencidas por indivíduos residentes. Informações a respeito da influência de fatores ambientais sobre a população de *H. nasus*, aspectos da estrutura populacional e descrição do microhabitat também são fornecidos.

Palavras-chave: Área de vida. Combate físico. Comportamento agonístico, Comportamento territorial. *Hylodes nasus* e fidelidade.

ABSTRACT

The territorial behavior is exhibited by animals that compete for resources within a specific defended area. By excluding potential competitors in this area through aggressive behavior, territorialist individuals ensure priority access to essential resources for their survival and reproduction. In anuran amphibians, territoriality has been mainly related to prolonged-breeding species, whose breeding sites are available throughout the year. This study was conducted in a portion of the river in the Tijuca Forest, Rio de Janeiro. There were four consecutive visits to the sampling area in each month (April/2009 to August/2010). The objective was to answer questions about the territorial behavior of *Hylodes nasus* (home range, site fidelity, agonistic behaviors and physical fighting). The male's home range showed a significant relation with number of recapture. The home range estimated for females was slightly larger than males. Males have higher site fidelity than females. The site fidelity showed a significant relation with individuals' SVL and body mass. There were observed 50 agonistic encounters between males, showing 11 aggressive behaviors. There were observed 19 physical fights with males being classified as resident, intruder, winner or loser. All contests were won by resident individuals. Information about the influence of environmental factors on the population of *H. nasus*, aspects of population structure and description of microhabitat are also provided.

Keywords: Home range. Physical combat. Agonistic behavior. Territorial behavior, *Hylodes nasus* and site fidelity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Indivíduo macho da espécie *Hylodes nasus*.....18
- Figura 2 - Imagem registrada por satélite do Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro. O setor vermelho representa a Floresta da Tijuca e o ponto vermelha indica a área de estudo.....20
- Figura 3 - Ponto de amostragem no trecho do riacho próximo a trilha Caminho das Almas, localizado no Parque Nacional da Tijuca, RJ (coordenada UTM = 23 K 676048 7461086).....22
- Figura 4 – Representações esquemáticas
Legenda: (A) Representação esquemática da divisão do trecho do riacho estudado em porções de acordo com a sua largura. O trecho do riacho foi dividido em nove porções diferentes. (B) Representação esquemática da captura de um indivíduo em uma determinada porção do riacho (ex.: área 2). O ponto vermelho representa o local de captura do indivíduo e os polígonos cinza representam as pedras encontradas no riacho. Também é mostrada a distância do local de captura até a margem mais próxima e a distância do local de captura até o início da porção do riacho, utilizadas para plotar a localização do indivíduo no papel milimetrado.....25
- Figura 5 - Variação no número mensal de machos ativos (barras) de *Hylodes nasus* em relação a temperatura do ar (linha vermelha), temperatura da água (linha azul) e umidade (linha verde) no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....29
- Figura 6 - Variação no número mensal de fêmeas ovuladas (barras) de *Hylodes nasus* em relação a temperatura do ar (linha vermelha), temperatura da água (linha azul) e luminosidade (linha verde) no riacho Rio das Almas no Parque Nacional da Tijuca.....30
- Figura 7 - Variação na densidade total média mensal (barras) de *Hylodes nasus* em relação a temperatura do ar (linha vermelha) e temperatura da água (linha azul) no riacho Rio das Almas no Parque Nacional da Tijuca.....31
- Figura 8 - Variação no comprimento rostro-cloacal (CRC) de fêmeas e machos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....32

Figura 9 - Variação na massa corporal de fêmeas e machos de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	33
Figura 10 - Porcentagem de machos (n=43) e fêmeas (n=45) de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca, em relação as classes de recaptura.....	34
Figura 11 - Porcentagem de machos (n=26) e fêmeas (n=15) de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca, em relação as classes de área de vida.....	35
Figura 12 - Área de vida estimada em relação ao número de recapturas para os indivíduos de <i>Hylodes nasus</i> , agrupados por sexo (fêmea e macho), no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca...36	
Figura 13 - Grau de fidelidade a área de vida de fêmeas, jovens e machos de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	38
Figura 14 - Variação no grau de fidelidade em relação ao comprimento rostro-cloacal (CRC) dos indivíduos de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	39
Figura 15 -Variação no grau de fidelidade em relação a massa corporal dos indivíduos de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	40
Figura 16 - Representatividade dos diferentes comportamentos agonísticos exibidos durante as disputas territoriais entre machos de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca....	42
Figura 17 - Representatividade do escalonamento do comportamento agonístico em relação ao desfecho da disputa (CT= canto territorial; SV= sinais visuais; CF= combate físico) entre machos de <i>Hylodes nasus</i> no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	43
Figura 18 - Freqüência (%) dos machos de <i>Hylodes nasus</i> serem residentes (n=16) (barras vermelhas) ou vencedores (n=15) (barras azuis) em relação ao tamanho e peso durante as disputas observadas no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	45
Figura 19 – Freqüência (%) dos machos de <i>Hylodes nasus</i> serem residentes (n=16) (barras vermelhas) ou vencedores (n=15) (barras azuis) em relação a condição física durante as disputas observadas no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.....	45

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Estatística descritiva do comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa corporal de machos, fêmeas e jovens de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Comparações realizadas entre machos e fêmeas. Os resultados são apresentados como média \pm desvio padrão (amplitude).....32
- Tabela 2 - Estatística descritiva da frequência de recaptura de machos, fêmeas e jovens de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Comparações realizadas entre machos e fêmeas. Os resultados são apresentados como mediana \pm desvio padrão (amplitude).....33
- Tabela 3 – Comparação entre as áreas de vida de machos e fêmeas de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Os resultados são apresentados como mediana \pm desvio padrão (amplitude).....34
- Tabela 4 – Comparação entre o grau de fidelidade dos machos, fêmeas e jovens de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Os resultados são apresentados como média \pm desvio padrão (amplitude).....37
- Tabela 5 – Comparações do comprimento rostro-cloacal (CRC), da massa corporal e da condição física entre as categorias residente ou intruso e vencedor ou perdedor de vida de machos e fêmeas de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Os resultados são apresentados como média \pm desvio padrão (amplitude).....44

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	14
1	MATERIAL E MÉTODOS.....	20
1.1	Área de estudo.....	20
1.2	Amostragens.....	22
1.3	Análises estatísticas.....	26
2	RESULTADOS.....	28
2.1	Estrutura populacional.....	28
2.2	Área de vida.....	34
2.3	Grau de fidelidade.....	37
2.4	Comportamentos agonísticos.....	40
2.5	Combates físicos.....	44
3	DISCUSSÃO.....	46
3.1	Estrutura populacional.....	46
3.2	Área de vida.....	47
3.3	Grau de fidelidade	50
3.4	Comportamentos agonísticos.....	52
3.5	Combates físicos.....	56
4	Conclusão.....	58
	REFERÊNCIAS.....	59

INTRODUÇÃO

Observações sobre comportamento territorial têm sido relatadas desde o século XVIII, mas foi a partir das idéias de Altum (1868) e Howard (1920) que a territorialidade ganhou amplo reconhecimento (Martof, 1953; Kaufmann, 1983; Lopes & De Marco, 2000). Segundo Lopes & De Marco (2000), Altum redescobriu o termo territorialidade por perceber a sua implicação populacional e o seu valor adaptativo individual. Estas idéias foram retomadas por Howard em seus trabalhos com populações de aves, o que tornou o termo mais comum entre os biólogos.

Sendo assim, o mérito pela difusão do termo territorialidade na biologia é atribuído a Howard (1920), principalmente por três contribuições importantes: (1) um estudo sistemático sobre o comportamento das aves, revelando grande riqueza de variações; (2) articulou as conexões estreitas que existem entre os padrões de exibição territorial e aqueles relacionados com a corte ao parceiro sexual; e (3) generalizou e reforçou a idéia de que a territorialidade regula a densidade populacional das populações de aves (Lopes & De Marco, 2000).

Ao longo do tempo, estudos envolvendo comportamento territorial foram ampliados para diversos táxons, e.g. Insecta (Baker, 1983; Hoffman, 1987; Lopes & De Marco, 2000); Crustacea (Dingle & Candwell, 1968); Pisces (Braddock, 1949; Davies, 1978); Amphibia (Martof, 1953; Sexton, 1960; Wells, 1977; Wells, 1978; Wells, 1980a,b; McVey *et al.*, 1981; Robertson, 1986; Crump, 1986; Given, 1988; Roithmair, 1992; Forester *et al.*, 1993; Narvaes, 1997; Lingnau, 2003; Pröhl, 2005); Reptilia (Stamps, 1973; Rand *et al.*, 1975); Aves (Howard, 1920; Noble, 1939; Brown, 1964; Krebs, 1982; Oberski & Wilson, 1991); e Mammalia (Burt, 1943; Poole & Morgan, 1976; Ostfeld, 1985; Carranza *et al.*, 1990), o que tornou o conceito de territorialidade extremamente complexo devido a existência de inúmeros sistemas territoriais diferentes (Kaufmann, 1983; Maher & Lott, 1995).

Maher & Lott (1995) realizaram revisão sobre o comportamento territorial, encontrando 48 definições diferentes na literatura específica. A definição de territorialidade mais comum encontrada foi a de que constitui defesa de uma área específica (território), com a remoção de indivíduos intrusos. Segundo Kaufmann (1983), esta definição clássica foi proposta formalmente por Noble (1939), mas já estava implícita em Altum (1886) e Howard (1920). Segundo Wilson (1975), um

território pode abranger toda a área de vida do animal ou apenas parte dela.

O comportamento territorial é exibido por animais que competem por recursos (comida, abrigo, parceiros e sítios reprodutivos) dentro de uma área específica que é defendida (Maher & Lott, 1995; Pröhl, 2005). Ao excluir competidores potenciais desta área, os indivíduos territoriais garantem acesso prioritário aos recursos essenciais para sua sobrevivência e reprodução (Wells, 1977; Kaufmann, 1983; Maher & Lott, 1995). No entanto, a exibição de comportamentos agressivos conspícuos pode atrair predadores (Heller, 1971; Carpenter & McMillen, 1976).

Segundo Brown (1964), o grau de exclusão dos competidores depende da defensibilidade do território. Assim, o animal deve defender uma área onde os gastos energéticos com a defesa sejam inferiores aos ganhos com a utilização exclusiva da mesma. Entretanto, a territorialidade é uma forma especial de competição, na qual o indivíduo necessita lutar o mínimo possível para ter mais chances de atrair fêmeas, reduzindo assim o tempo e a energia gasta com a defesa do território (Lopes & De Marco, 2000). Em geral, a exclusão total dos competidores ocorre apenas quando os residentes podem controlar com facilidade todo o espaço defendido. Além disso, a manutenção de uma área de boa qualidade pode ser determinante durante a seleção intersexual (Wells, 1977).

Em anfíbios anuros, a territorialidade tem sido relacionada principalmente com espécies de reprodução prolongada, cujos sítios reprodutivos podem estar disponíveis durante todo o ano (Narvaes, 1997). O desfecho das interações sociais que determinam o acesso prioritário a uma determinada área pode ser influenciado pelo tamanho (Howard, 1978; Davies & Halliday, 1978; Dyson & Passmore, 1992), condição física (Bastos & Haddad, 2002; Wogel *et al.*, 2004a) e tempo de residência (Crump, 1988; Given, 1988; Pombal *et al.*, 1994; Wogel *et al.*, 2004a) dos competidores. Os parâmetros relacionados à morfometria (CRC e massa corporal) podem ser avaliados pelos indivíduos durante uma disputa, com o objetivo de analisar a habilidade de luta de seu oponente e a sua probabilidade de ser bem sucedido. Desta forma, os indivíduos mais fracos e menores podem evitar entrar em disputas com indivíduos mais fortes e maiores, reduzindo assim o gasto energético durante a disputa (Parker, 1974; Howard, 1978; Given, 1988).

A exclusão dos competidores da área é realizada através de comportamentos agressivos, como comunicação visual, vocalização e combate físico (Heyer *et al.*, 1990; Ryan, 2001; Hödl & Amézquita, 2001; Wogel *et al.*, 2004a). Segundo Wells

(1977), no contexto de reprodução prolongada, em que a qualidade do território e os parâmetros do canto interferem na escolha da fêmea, processos evolutivos podem ter favorecido o aparecimento das sinalizações visuais e outros comportamentos estereotipados, utilizados durante a corte ou na defesa do território. Em geral, os territórios são defendidos contra indivíduos co-específicos, mas a territorialidade interespecífica tem sido descrito em espécies proximamente relacionadas e que compartilham recursos similares (Hairston, 1980; Krebs & Davies, 1993).

A exibição de comportamentos agressivos foi relatada em diversas famílias de anfíbios anuros, principalmente Aromobatidae, Dendrobatidae e Hylodidae (Sexton, 1960; Duellman, 1966; Wells, 1980a,b; McVey, *et al.*, 1981; Duellman & Trueb, 1986; Zimmerman, 1990; Roithmair, 1992; Haddad & Giaretta, 1999; Wogel *et al.*, 2004b; Pröhl, 2005; Narvaes & Rodrigues, 2005; Hartmann *et al.*, 2005; Hartmann *et al.*, 2006). Em algumas espécies de anuros, tais como, *Mannophryne collaris*, *Mannophryne trinitatis*, *Colosthetus inguinalis*, *Ranitomeya ventrimaculata* e *Oophaga pumilio*, machos e fêmeas exibem comportamento territorial (Sexton, 1960; Durant & Dole, 1975; McVey *et al.*, 1981; Pröhl, 2005). Entretanto, na maioria das espécies, apenas os machos são territoriais. Mathis *et al.* (1995) sugerem que a territorialidade em anuros está mais associada à reprodução, enquanto em salamandras, a territorialidade está mais associada a recursos não reprodutivos (alimento e abrigo).

O tempo de residência ou fidelidade em uma determinada área pode ser influenciado pela qualidade da área defendida (Pröhl, 2005), pela habilidade de luta dos indivíduos (Parker, 1974; Howard, 1978; Given, 1988), pela duração da estação reprodutiva (Pröhl, 2005) e pela disponibilidade energética (Baugh & Forester, 1994). A fidelidade pode contribuir para o aprimoramento do conhecimento sobre a área defendida, aumentando a eficiência na exclusão dos intrusos, no forrageamento e na fuga de predadores (McVey *et al.*, 1981; Crump, 1986; Wogel *et al.*, 2004a).

O tamanho da área defendida varia bastante entre as espécies de anfíbios anuros, podendo ser influenciado pelo hábito de vida, sazonalidade, densidade populacional, tamanho dos indivíduos, disponibilidade de recursos reprodutivos e não reprodutivos (Narvaes & Rodrigues, 2005). Em geral, os indivíduos de espécies com reprodução prolongada possuem territórios relativamente pequenos e não precisam realizar grandes deslocamentos, pois todos os recursos reprodutivos e não

reprodutivos essenciais estão incluídos na área defendida.

O gênero *Hylodes* Fitzinger (1826) possui 24 espécies descritas e está incluído na família Hylodidae, que possui outros dois gêneros – *Crossodactylus* Duméril & Bibron (1841) e *Megaelosia* Mrianda-Ribeiro (1923).

O conhecimento sobre o comportamento territorial na família Hylodidae é escasso. Diversos trabalhos descrevem algum comportamento agressivo, como por exemplo, canto territorial e sinais visuais (e.g. *Crossodactylus gaudichadii*: Weygoldt & Carvalho-e-Silva, 1992; *Hylodes asper*: Haddad & Giaretta, 1999; Hartmann *et al.*, 2005; *Hylodes phyllodes*: Hartmann *et al.*, 2005; Hartmann *et al.*, 2006; e *Hylodes nasus*: Wogel *et al.*, 2004b), mas são poucos os trabalhos que descrevem amplamente o comportamento territorial (e.g. *Hylodes dactylocinus*: Narvaes & Rodrigues, 2005; e *Hylodes heyeri*: Lingnau, 2003)

A espécie deste trabalho, *Hylodes nasus* (FIGURA 1), foi recentemente caracterizada como endêmica da formação rochosa conhecida como Maciço da Tijuca (Canedo, 2008). Esta formação rochosa engloba áreas florestais de importante relevância para cidade do Rio de Janeiro, como por exemplo, o Parque Nacional da Tijuca, o Jardim Botânico e o Parque Laje.



Figura 1 – Indivíduo macho de *Hylodes nasus*

Foto: Henrique Wogel.

Machos de *H. nasus* utilizam pedras próximas a riachos como sítios de vocalização, podendo saltar para dentro do riacho ou se esconder em frestas em situações de perigo (Wogel *et al.*, 2004b; Silva-e-Souza, 2007). Os machos apresentam um conspícuo comportamento durante as interações sociais, representado por exibições de sinais visuais, com provável função de atrair fêmeas e intimidar machos invasores, além de um repertório vocal com cantos de anúncio e territorial conhecidos (Wogel *et al.*, 2004b; Silva-e-Souza, 2007). Observações comportamentais em *H. nasus* mostraram que machos e fêmeas apresentaram fidelidade a área de vida (V. C. Silva e Souza, observações pessoais). Tais comportamentos têm sido observados também em machos e fêmeas de espécies próximas, *e.g.* *H. asper* (Haddad, 1999); *H. dactylocinus* (Narvaes & Rodrigues, 2005); *H. fredii* (Hatano *et al.*, 2002); e *H. heyeri* (Lingnau, 2003)

A atividade de canto de *H. nasus* ocorre durante todo o ano, havendo apenas uma pequena interrupção nos meses mais frios do ano (maio a junho) (Silva-e-Souza, 2007). Os machos apresentam comportamento territorial, excluindo machos

intrusos através de comportamentos agressivos (vocalização, *sinais visuais* e combate físico). As fêmeas, apesar de manter alguma fidelidade a área de vida, não são consideradas territoriais, pois não defendem agressivamente a área ocupada (V. C. Silva e Souza, observações pessoais).

Estudos sobre comportamento são necessários para aumentar a compreensão de como os processos ecológicos e biológicos ocorrem na natureza. O conhecimento sobre a fidelidade e o tamanho da área de vida são características comportamentais importantes para a aplicação de ações conservacionistas eficazes (Blaustein *et al.*, 1994; Gaston, 1994).

Sendo assim, o presente trabalho tem como objetivo analisar o comportamento territorial de indivíduos *H. nasus*, mais especificamente: (1) estimar a área de vida; (2) analisar o grau de fidelidade a área de vida; (3) descrever os comportamentos agonísticos referentes à defesa do território e registrar a ocorrência e o desfecho dos combates físicos entre machos.

1 MATERIAL E MÉTODOS

1.1 Área de estudo

As amostragens foram realizadas ao longo de um trecho de riacho (Rio das Almas) na Floresta da Tijuca (FT), localizada no bairro Alto da Boa Vista, município do Rio de Janeiro. Integrante do Parque Nacional da Tijuca (FIGURA 2), a FT é considerada a maior floresta urbana do mundo com aproximadamente 25,01 km de perímetro (ICMBIO, 2008).

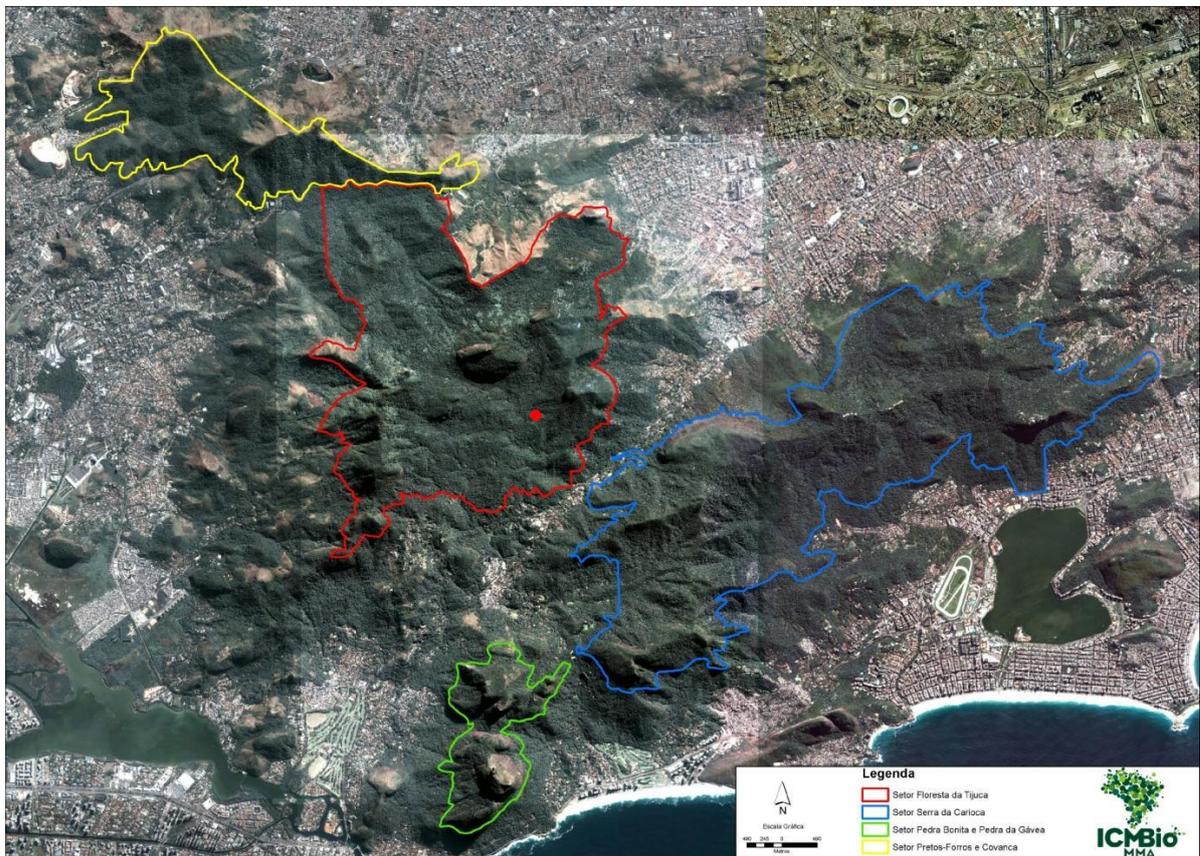


Figura 2 – Imagem registrada por satélite do Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro. O setor vermelho representa a Floresta da Tijuca e o ponto vermelha indica a área de estudo.

Fonte: ICMBIO.

O Parque Nacional da Tijuca foi originalmente chamado de Parque Nacional do Rio de Janeiro, e sofreu associações errôneas com o Parque Nacional de Itatiaia

e o Parque Nacional da Serra dos Órgãos. A partir de 1967, passou a ser chamado de Parque Nacional da Tijuca por abranger o Maciço da Tijuca, uma formação geológica constituída por serras e montanhas com cristas rochosas alinhadas em uma direção predominante NE-SE. Esta formação rochosa forma um anteparo natural aos ventos úmidos do litoral, ocasionando índices pluviométricos que chegam a ultrapassar 2.000 mm anuais. As características climáticas associadas a características edáficas, fisiogeográficas e geomorfológicas proporcionam condições favoráveis ao estabelecimento de uma formação florestal exuberante (Coimbra-Filho *et al.*, 1973; ICMBIO, 2008).

As amostragens em campo foram concentradas em um trecho de riacho (Rio das Almas) com extensão de 100 metros (FIGURA 3), localizado próximo à trilha Caminho das Almas. Este trecho (coordenada UTM = 23 K 676048 7461086 e altitude = 522 m) foi escolhido devido a ocorrência e abundância de indivíduos de *H. nasus*, sendo caracterizado por uma enorme quantidade de pedras e desníveis no solo, que propiciam a formação de pequenas quedas d'água e um rápido fluxo de água. As pedras são utilizadas como sítio de vocalização e abrigo por indivíduos da espécie *H. nasus* (Wogel *et al.*, 2004b; Silva-e-Souza, 2007).



Figura 3 – Ponto de amostragem no trecho do Rio das Almas, próximo a trilha Caminho das Almas, localizado no Parque Nacional da Tijuca, RJ (coordenada UTM = 23 K 676048 7461086).

Ao longo dos 100 metros, o riacho apresenta profundidades que variam de 5 cm a 150 cm e largura variando de 40 cm a 350 cm. Apesar da localização próxima a uma trilha muito freqüentada (Caminho das Almas), o trecho do riacho estudado é pouco visitado, pois está separado da trilha por uma encosta íngreme. Assim, a área de amostragem está relativamente livre da presença e influência dos visitantes.

1.2 Amostragens

Foram realizadas quatro visitas consecutivas à área de amostragem em cada mês, entre abril de 2009 e agosto de 2010, totalizando 68 dias de observação. As observações ocorreram entre 8:00 h e 17:00 h.

Todos os indivíduos capturados, com auxílio de uma rede de aquário, foram pesados com um dinamômetro Pesola (10g), tiveram o comprimento rostro-cloacal (CRC) medido com um paquímetro plástico (0,01 mm) e foram sexados através da presença ou ausência de sacos vocais. Posteriormente, foi calculada a condição física de cada indivíduo, através dos resíduos da regressão entre o CRC e a massa corporal. O número de machos em atividade de vocalização e o número de fêmeas ovuladas (identificadas pela coloração amarelada na parte ventral do abdômen) em cada dia de amostragem também foram registrados.

Indivíduos com CRC inferior a 3,0 cm foram classificados como jovens devido a esta medida representar o menor tamanho de um macho em que foi possível perceber a presença de sacos vocais. Tendo em vista a não possibilidade de se identificar todos os indivíduos através de marcas naturais ou coloração, os indivíduos capturados receberam marcação permanente, seguindo a metodologia de amputação de artelhos de Martof (1953), com exceção daqueles com deformações físicas naturais evidentes.

Em cada dia de amostragem, o período da manhã (8 -12 hs) era destinado à quantificação dos indivíduos e registro da sua distribuição espacial, enquanto que no período da tarde (12 – 17 hs) eram realizadas as observações naturalísticas. Segundo Silva e Souza (2007), nestes períodos ocorrem picos de atividade de *H. nasus*.

Para a quantificação dos indivíduos e estimativa da densidade total da área, realizou-se um censo ao longo do trecho do riacho através de busca ativa. A posição de todos os indivíduos capturados ao longo do riacho foi anotada para posterior avaliação da sua permanência na mesma área de vida (grau de fidelidade) e estimativa da área de vida. Foi realizada também uma descrição do microhabitat (tipo de substrato, existência de abrigos, proximidade da água) ocupado pelos indivíduos.

O termo grau de fidelidade foi definido como sendo o número máximo de dias em meses consecutivos que um indivíduo permaneceu em uma mesma área de vida. O cálculo foi feito da seguinte maneira: a partir da primeira captura, o número de dias consecutivos que um indivíduo permaneceu na mesma área começou a ser contado. Se o indivíduo não foi recapturado no mês seguinte, a contagem dos dias consecutivos de residência foi interrompida. Esta contagem foi reiniciada a partir do

valor zero após o indivíduo voltar a ser recapturado. Assim, o grau de fidelidade estimado para cada indivíduo foi o número máximo de dias em meses consecutivos em uma mesma área de vida. O grau de fidelidade foi calculado para machos, fêmeas e jovens, abrangendo toda a área de vida.

A área de vida foi estimada através do método da área mínima de Mohr (1947), que consiste na união de pontos referentes às posições de cada indivíduo para cálculo da área interna do polígono formado. Para isto, foram utilizados pontos de referências naturais, ou seja, elementos característicos na paisagem, como por exemplo, uma pedra, uma árvore, troncos, quedas d'água e remansos, para demarcar porções do riacho. Este, portanto, foi dividido em nove porções distintas de acordo com a sua largura (FIGURA 4.A), e cada porção foi esquematizada em papel milimetrado. O início e o fim de cada uma dessas porções foram identificados por aqueles pontos de referência.

Quando um indivíduo era encontrado, tirava-se a medida desse ponto até a margem mais próxima e até o ponto de referência inicial da porção do riacho em que o indivíduo era localizado (FIGURA 4.B). Com essas medidas, a posição dos indivíduos capturados foi determinada e devidamente plotada no esquema da sua respectiva porção. Cada indivíduo capturado possui um esquema próprio, onde são registradas todas as suas localizações diárias. Assim, o método de Mohr (1947) pode ser aplicado e a área de vida dos indivíduos estimada. Desconsidera-se a possibilidade do indivíduo ter saído da área de vida de um mês para outro em que não tenha sido capturado, atribuindo a ausência do indivíduo exclusivamente a falha na recaptura.

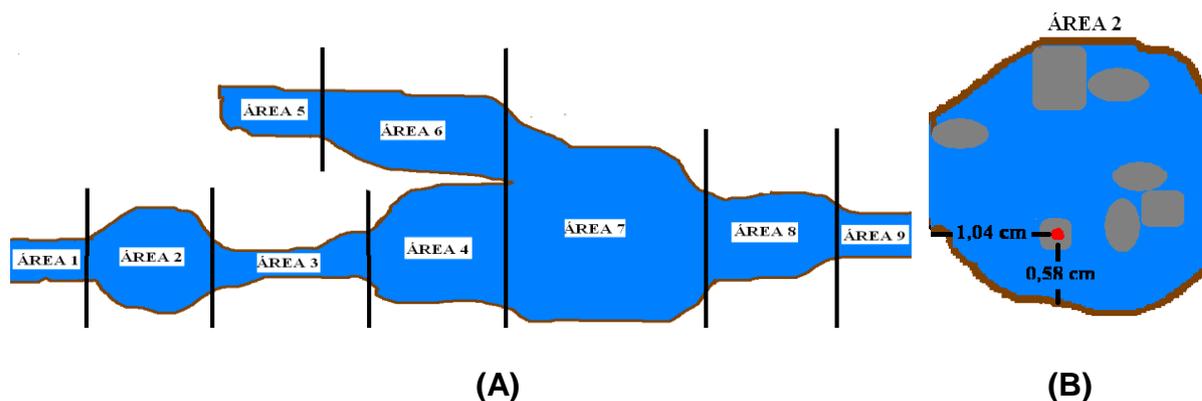


Figura 4 – Representações esquemáticas

Legenda: (A) Representação esquemática da divisão do trecho do riacho estudado em porções de acordo com a sua largura. O trecho do riacho foi dividido em nove porções diferentes. (B) Representação esquemática da captura de um indivíduo em uma determinada porção do riacho (ex.: área 2). O ponto vermelho representa o local de captura do indivíduo e os polígonos cinza representam as pedras encontradas no riacho. Também é mostrada a distância do local de captura até a margem mais próxima e a distância do local de captura até o início da porção do riacho, utilizadas para plotar a localização do indivíduo no papel milimetrado.

Nas áreas de vida ocupadas por cada indivíduo, foi possível identificar um sítio preferencial. Este sítio preferencial é possível de ser definido com base na maior permanência do indivíduo ao longo do tempo e utilização deste sítio para as principais atividades (alimentação e vocalização).

As observações naturalísticas foram realizadas para registrar as interações entre os indivíduos e os comportamentos referentes à defesa do território. Os indivíduos foram observados e aparentemente não se importavam com a presença do observador, nem mesmo a um metro de distância. Cada indivíduo envolvido em interações agonísticas foi observado de 20 a 60 minutos por dia e todos os comportamentos foram registrados em caderneta de campo ou fita cassete. Esses registros foram obtidos seguindo os parâmetros do método de animal focal (Del-Claro, 2004), caracterizado pelo registro de todas as ações ou interações de um indivíduo ou grupo de indivíduos durante um período amostral.

Durante as observações, todos os comportamentos exibidos foram registrados e descritos. Além disso, os machos envolvidos em disputas territoriais foram capturados para identificação. Esses machos foram classificados como vencedores ou perdedores e residentes ou intrusos, segundo Wogel *et al.* (2004a). O indivíduo residente é aquele que ocupou primeiro o território ou exibiu comportamento de vocalização; o indivíduo intruso é aquele que tenta conquistar ou

permanecer no território do macho residente; o indivíduo vencedor é aquele que permanece no território disputado ao final da disputa; e o indivíduo perdedor é aquele que deixa o território disputado. O desfecho da disputa foi determinado pelo abandono da área por um dos indivíduos envolvidos.

Diariamente, foram coletados dados abióticos em relação a temperatura do ar, umidade relativa do ar, temperatura da água e luminosidade com auxílio do instrumento digital THAL-300. Os dados abióticos em relação a pluviosidade foram obtidos através da estação meteorológica Alto da Boa Vista (GEO-RIO) e do posto pluviométrico GEOHECO-UFRJ, localizado na sede da administração do Parque Nacional da Tijuca.

1.3 Análises estatísticas

Para análise estatística dos dados foram utilizados teste-t de *Student*, ANOVA, regressão simples e teste-t pareado, após confirmação da normalidade e homocedasticidade dos dados. Os dados que não apresentaram distribuição normal e homocedasticidade (área de vida e grau de fidelidade) foram logaritmizados, possibilitando a utilização de testes paramétricos. Todos os testes estatísticos foram realizados no programa Systat 12.

O teste-t de *Student* foi realizado para analisar a existência de diferença significativa no CRC, na massa corporal, na frequência de recaptura e na área de vida entre machos e fêmeas.

A análise de variância (ANOVA) foi realizada para analisar a existência de diferença no grau de fidelidade a área de vida entre machos, fêmeas e jovens.

A análise de regressão foi realizada para analisar a influência dos fatores abióticos sobre o número médio mensal de machos em atividade de vocalização, número médio mensal de fêmeas ovuladas e densidade média mensal da população de *H. nasus* amostrada; para analisar a influência dos parâmetros morfológicos (CRC, massa corporal e condição física) sobre o tempo de residência que o indivíduo permanece ocupando a mesma área de vida (grau de fidelidade) e o tamanho da sua área de vida; e para analisar a influência do número de recapturas dos indivíduos sobre as áreas de vida estimadas

O teste-t pareado foi realizado para examinar se residentes e intrusos ou vencedores e perdedores envolvidos nas interações agonísticas apresentaram diferenças significativas com relação ao CRC, a massa corporal e a condição física.

2 RESULTADOS

2.1 Estrutura populacional

Durante o período de amostragem foram marcados 103 indivíduos, sendo 43 machos, 45 fêmeas e 15 jovens.

Os machos apresentaram atividade de vocalização durante quase todo o período de estudo, com exceção dos meses de maio e junho de 2009 e maio a julho de 2010. O pico da atividade vocalização foi registrado entre julho e agosto de 2009 e entre dezembro de 2009 e fevereiro de 2010 (FIGURA 5). Fêmeas ovuladas foram registradas entre outubro de 2009 e março de 2010 e em agosto de 2010 (FIGURA 6). Jovens recém metamorfoseados foram visualizados entre novembro de 2009 e fevereiro de 2010.

A influência de cada variável abiótica e o número mensal de machos em atividade de vocalização indicou uma influência positiva da temperatura do ar ($R=0,648$; $p= 0,005$) e da temperatura da água ($R= 0,587$; $p= 0,013$). A umidade relativa do ar apresentou influência negativa marginalmente significativa com o número mensal de machos em atividade de vocalização ($R= 0,477$; $p= 0,053$) (FIGURA 5). A pluviosidade ($R= 0,370$; $p= 0,144$) e a luminosidade ($R= 0,375$; $p= 0,138$) não influenciaram o número mensal de machos em atividade de vocalização.

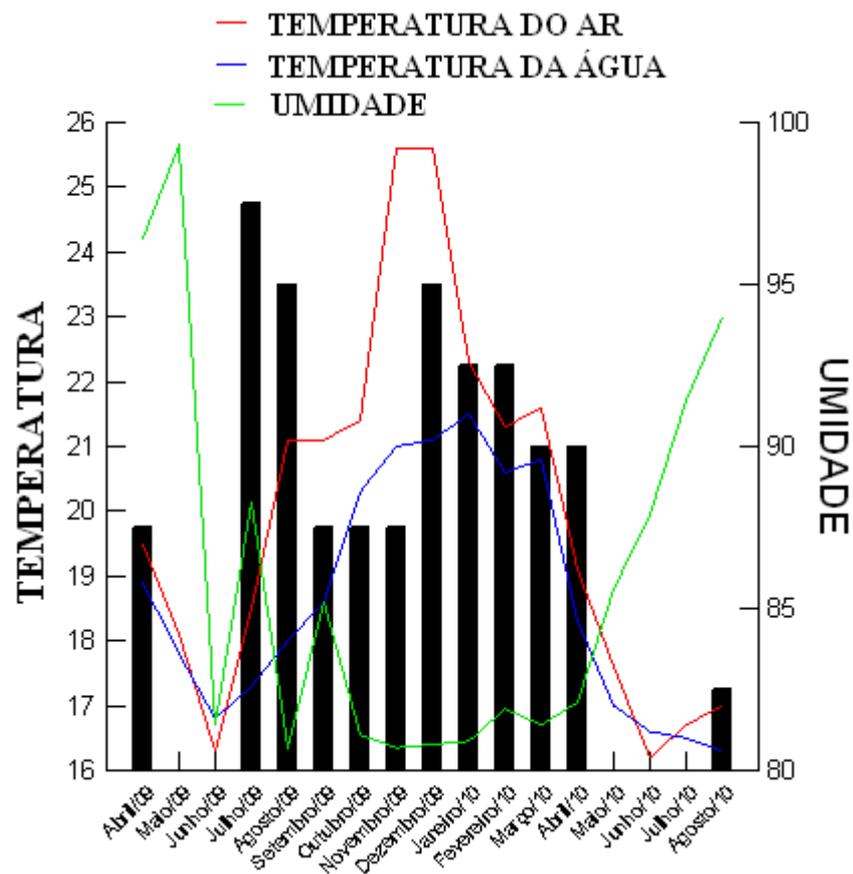


Figura 5 – Variação no número mensal de machos ativos (barras) de *Hylodes nasus* em relação a temperatura do ar (linha vermelha), temperatura da água (linha azul) e umidade (linha verde) no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

A regressão de cada variável abiótica e o número mensal de fêmeas ovuladas indicou uma influência positiva da temperatura do ar ($R= 0,576$; $p= 0,016$), da temperatura da água ($R= 0,670$; $p= 0,003$) e da luminosidade ($R=0,554$; $p= 0,021$) (FIGURA 6). A pluviosidade ($R= 0,091$; $p= 0,729$) e a umidade ($R= 0,424$; $p= 0,090$) não influenciaram o número mensal de fêmeas ovuladas.

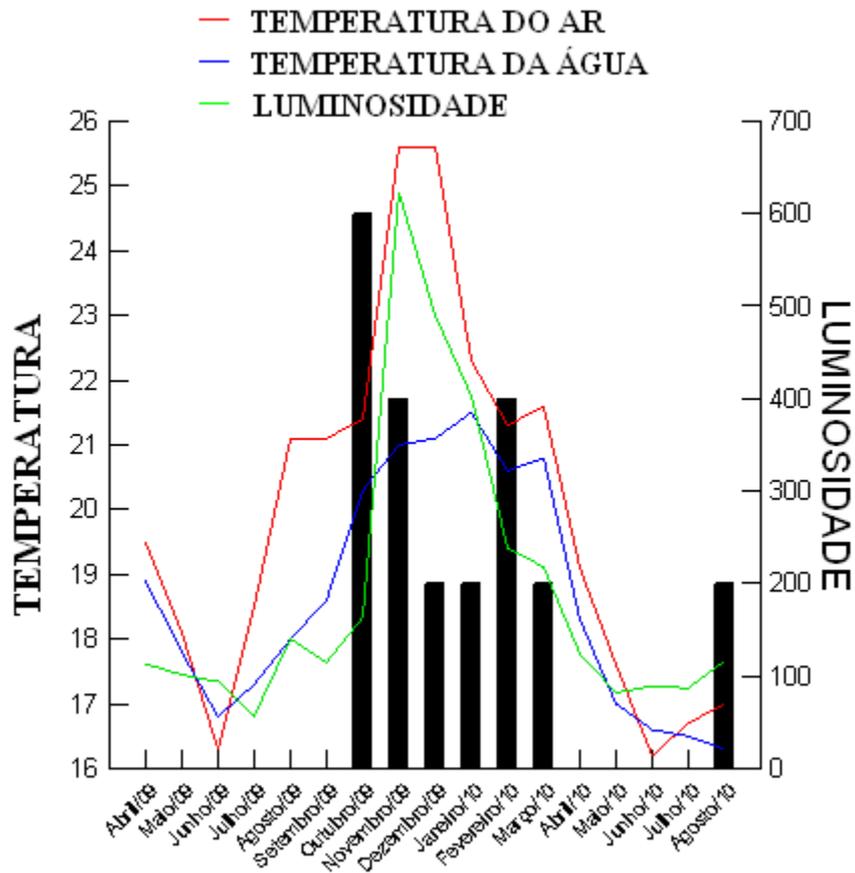


Figura 6 – Variação no número mensal de fêmeas ovuladas (barras) de *Hylodes nasus* em relação a temperatura do ar (linha vermelha), temperatura da água (linha azul) e luminosidade (linha verde) no riacho Rio das Almas no Parque Nacional da Tijuca.

A regressão de cada variável abiótica e a densidade total média mensal indicou uma influência positiva da temperatura do ar ($R= 0,723$; $p= 0,001$) e da temperatura da água ($R= 0,709$; $p= 0,001$) (FIGURA 7). A pluviosidade ($R= 0,247$; $p= 0,340$), a umidade ($R= 0,361$; $p= 0,155$) e a luminosidade ($R= 0,373$; $p= 0,140$) não influenciaram a densidade total média mensal.

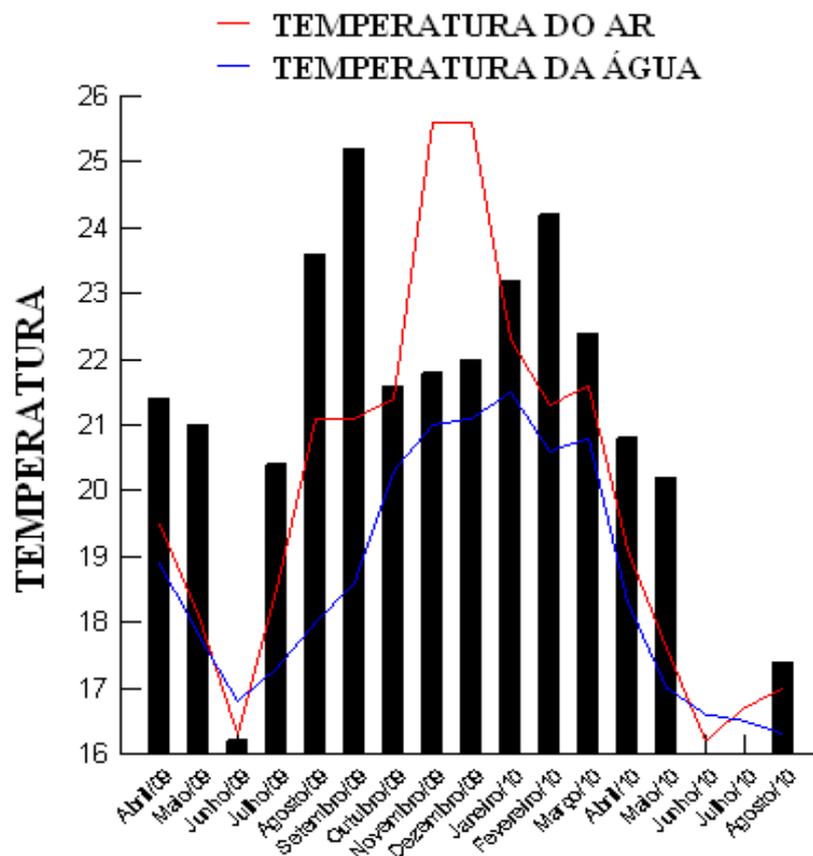


Figura 7 – Variação na densidade total média mensal (barras) de *Hylodes nasus* em relação a temperatura do ar (linha vermelha) e temperatura da água (linha azul) no riacho Rio das Almas no Parque Nacional da Tijuca.

As fêmeas foram significativamente maiores (CRC médio = 37 mm) e mais pesadas (massa corporal média = 4,9 g) que os machos (CRC médio = 35 mm e massa corporal média = 4,2 g) (TABELA 1) (FIGURAS 8 e 9).

Tabela 1 – Estatística descritiva do comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa corporal de machos, fêmeas e jovens de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Comparações realizadas entre machos e fêmeas. Os resultados são apresentados como média \pm desvio padrão (amplitude).

	MACHO (43)	FÊMEA (45)	JOVEM (15)
CRC (mm)	35 \pm 0,198 (30 – 41)	37 \pm 0,350 (30 – 49)	28 \pm 0,241 (22 – 29)
teste-t = 2,533; p = 0,014			
Massa Corporal (g)	4,2 \pm 0,737 (2,4 – 6,3)	4,9 \pm 1,028 (2,4 – 7,2)	2,1 \pm 0,516 (0,9 – 3,1)
teste-t = 2,257 ; p = 0,027			

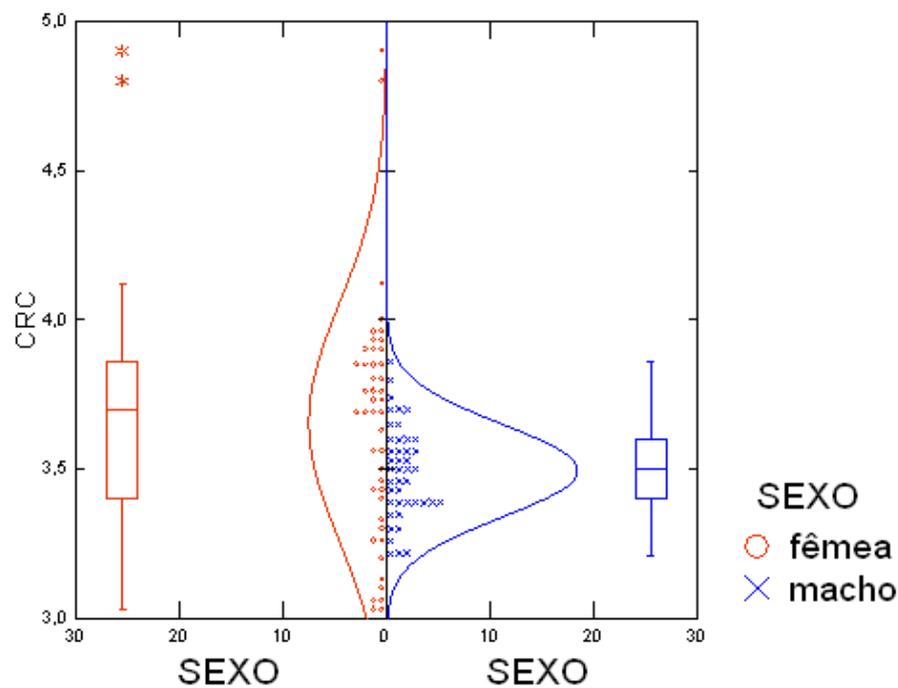


Figura 8 – Variação no comprimento rostro-cloacal (CRC) de fêmeas e machos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

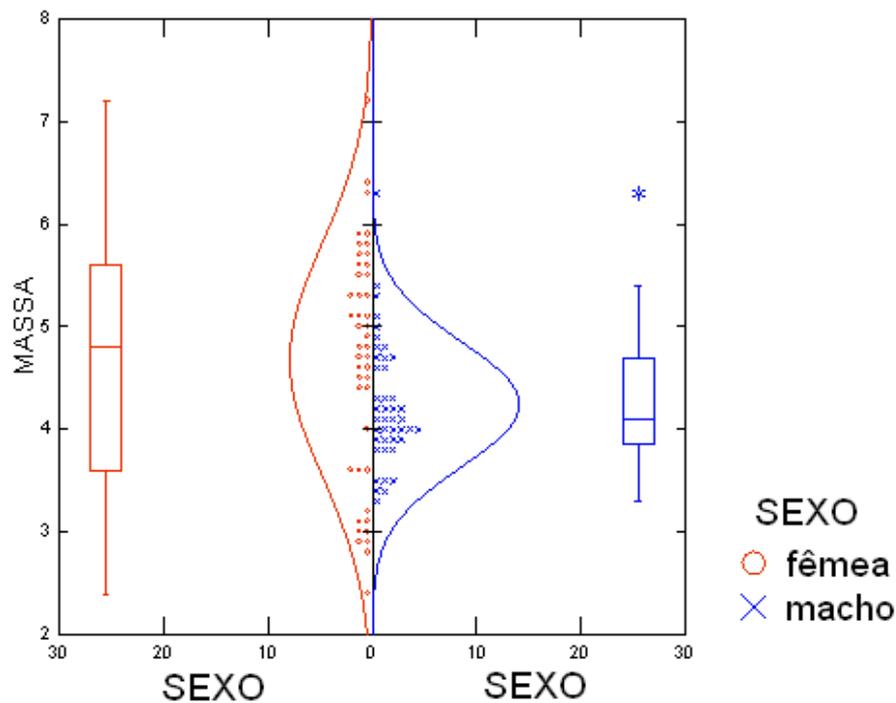


Figura 9 – Variação na massa corporal de fêmeas e machos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

Os machos apresentaram um número de recapturas ligeiramente maior do que as fêmeas, apesar do maior número de recapturas ter sido registrado para uma fêmea. Entretanto, nenhuma diferença significativa foi encontrada entre machos e fêmeas (TABELA 2) (FIGURA 10).

Tabela 2 – Estatística descritiva da freqüência de recaptura de machos, fêmeas e jovens de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Comparações realizadas entre machos e fêmeas. Os resultados são apresentados como mediana \pm desvio padrão (amplitude).

	MACHO (43)	FÊMEA (45)	JOVEM (15)
Recaptura	2,0 \pm 2,174	1,0 \pm 2,172	0,0 \pm 1,619
	(0 – 8)	(0 – 10)	(0 – 5)
teste-t = -2,319 ; p = 0,023			

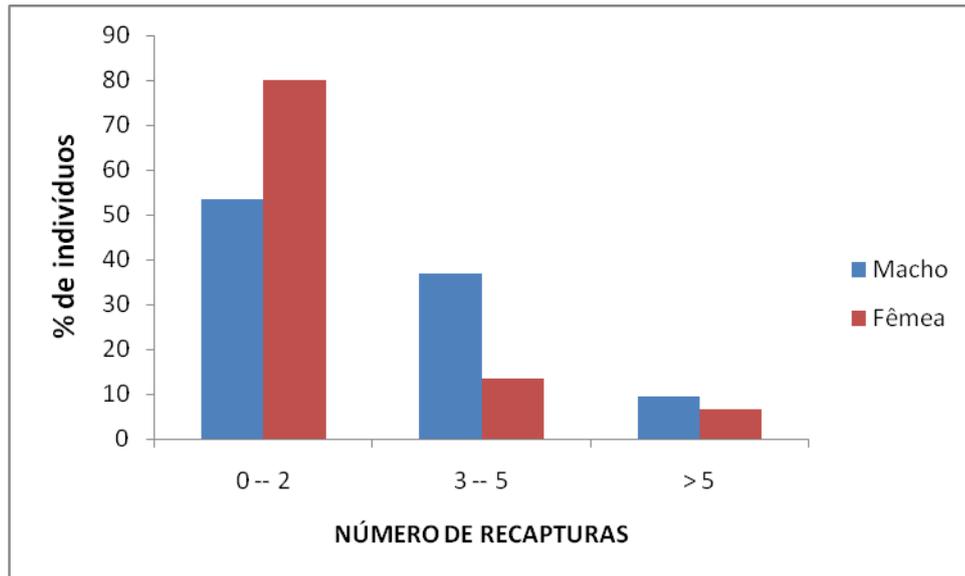


Figura 10 – Porcentagem de machos (n=43) e fêmeas (n=45) de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca, em relação às classes de recaptura.

2.2 Área de vida

Foi possível estimar as áreas de vida para 41 indivíduos, dos quais 26 eram machos e 15 eram fêmeas (TABELA 3). O tamanho da área de vida das fêmeas foi ligeiramente maior do que o tamanho da área de vida dos machos, apesar da maior área de vida amostrada ter sido para um macho (FIGURA 11). Entretanto, nenhuma diferença significativa foi encontrada entre machos e fêmeas.

Tabela 3 – Comparação entre as áreas de vida de machos e fêmeas de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Os resultados são apresentados como mediana \pm desvio padrão (amplitude).

	MACHO (26)	FÊMEA (15)
ÁREA DE VIDA (m ²)	0,64 \pm 1,113	0,91 \pm 1,070
	(0,04 – 5,18)	(0,10 – 4,08)
	(teste-t = 1,304; p=0,201)	

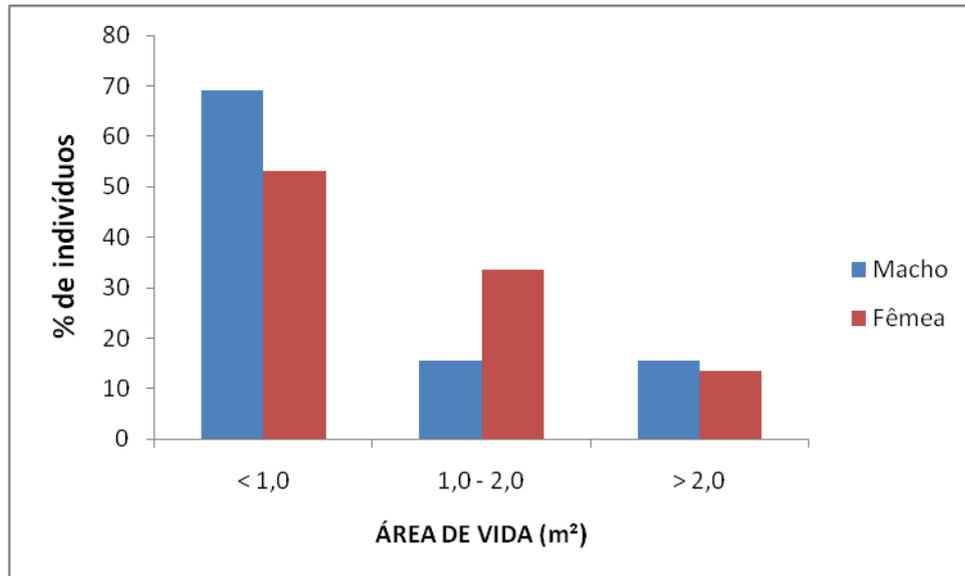


Figura 11 – Porcentagem de machos (n=26) e fêmeas (n=15) de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca, em relação às classes de área de vida.

O tipo de substrato ocupado pelos indivíduos de *Hylodes nasus* foi representado pelas pedras existentes nas margens e no leito do riacho. Dentre as pedras ocupadas por cada indivíduo, foi possível identificar um sítio preferencial. Quando se tratava de machos, o sítio preferencial era o local onde o indivíduo emitia vocalização de anúncio. Foi possível acompanhar, também nesse sítio preferencial, o comportamento de corte (n=1). Tanto para machos quanto para fêmeas, o sítio preferencial estava sempre localizado na frente de frestas, que serviam de abrigo e eram utilizadas durante a fuga de predadores e outras ameaças. Pequenos dípteros, aracnídeos, himenópteros e lagartas foram capturados no sítio preferencial ou em sítio próximos, sugerindo a função, também, de forrageio.

Devido a ausência de comportamento territorial, foi possível observar algumas fêmeas compartilhando a mesma área de vida com outras fêmeas e jovens. Apesar da reduzida movimentação durante a maioria das observações, durante a estação reprodutiva (agosto a março) algumas fêmeas foram observadas deslocando-se por alguns metros em direção a machos ativos ou áreas preferencialmente selecionadas. No entanto, ao longo das recapturas, inclusive durante a estação reprodutiva, poucas fêmeas foram amostradas longe do seu sítio preferencial

A análise de regressão entre o tamanho da área de vida e o CRC dos indivíduos não apresentou resultado significativo ($R= 0,157$; $p= 0,327$). Ao analisar

cada sexo separadamente – macho ($R= 0,116$; $p= 0,574$) e fêmea ($R= 0,035$; $p= 0,900$) – também não foi encontrado resultado significativo.

A análise de regressão entre o tamanho da área de vida e a massa corporal dos indivíduos não apresentou resultado significativo ($R= 0,164$; $p= 0,306$). Ao analisar cada sexo separadamente – macho ($R= 0,292$; $p= 0,147$) e fêmea ($R= 0,094$; $p= 0,738$) – também não foi encontrado resultado significativo.

A análise de regressão entre o tamanho da área de vida e a condição física dos indivíduos não apresentou resultado significativo ($R= 0,106$; $p= 0,508$). Ao analisar cada sexo separadamente – macho ($R= 0,273$; $p= 0,177$) e fêmea ($R= 0,183$; $p= 0,515$) – também não foi encontrado resultado significativo.

A análise de regressão entre o tamanho da área e o número de recapturas não apresentou resultado significativo ($R= 0,252$; $p= 0,112$). No entanto, ao analisar cada sexo separadamente – macho ($R= 0,452$; $p= 0,021$) e fêmea ($R= 0,029$; $p= 0,919$) – apenas para os machos foi encontrado resultado significativo. Assim, quanto maior o número de vezes em que um macho foi capturado, maior o tamanho da sua área de vida estimada (FIGURA 12).

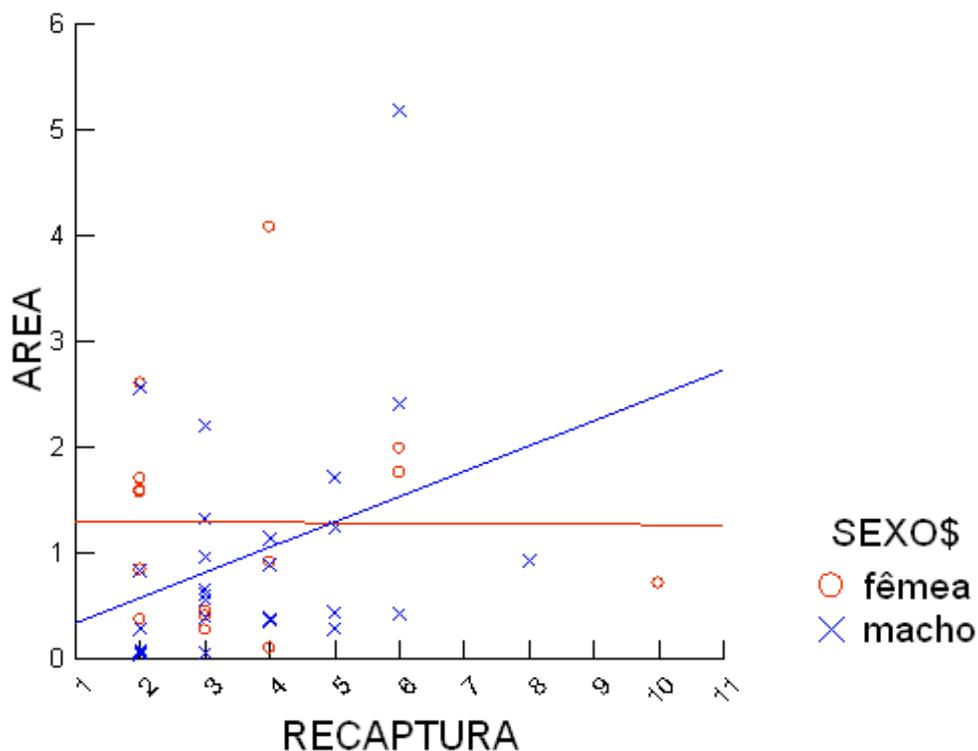


Figura 12 – Área de vida estimada em relação ao número de recapturas para os indivíduos de *Hylodes nasus*, agrupados por sexo (fêmea e macho), no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

2.3 Grau de fidelidade

Foi possível estimar o grau de fidelidade para 103 indivíduos, sendo 43 machos, 45 fêmeas e 15 jovens. Machos e fêmeas de *Hylodes nasus* exibiram um alto grau de fidelidade à área de vida por eles ocupados durante o período de amostragem. Enquanto os machos apresentaram uma média de 32 dias (amplitude = 1-136 dias) de residência em uma mesma área, as fêmeas apresentaram uma média de 14 dias (amplitude = 1-80 dias). Os jovens apresentaram menor permanência em uma mesma área (seis dias; amplitude = 1-70 dias). Entretanto, em todas as classes (machos, fêmeas e jovens), indivíduos retornavam com frequência para a mesma área após mês (es) de ausência ou insucesso do pesquisador na recaptura (TABELA 4).

Uma análise de variância (ANOVA) foi realizada para avaliar a existência de diferença no grau de fidelidade entre fêmeas, jovens e machos. O grau de fidelidade variou significativamente entre as três classes ($R= 0,395$; $F= 9,236$; $p< 0,001$) (FIGURA 13). Utilizando o teste *post hoc* Tukey foi encontrada diferença significativa no grau de fidelidade entre machos e fêmeas ($p= 0,020$) e entre machos e jovens ($p< 0,001$). A diferença no grau de fidelidade entre fêmeas e jovens não foi significativa ($p= 0,086$).

Tabela 4 – Comparação entre o grau de fidelidade dos machos, fêmeas e jovens de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Os resultados são apresentados como média \pm desvio padrão (amplitude).

	MACHO (43)	FÊMEA (45)	JOVEM (15)
FIDEEIDADE (dias)	32 \pm 1,032	14 \pm 0,956	6 \pm 0,126
	(1 – 136)	(1 – 80)	(1 – 70)
	(F=9,236; p<0,01)		

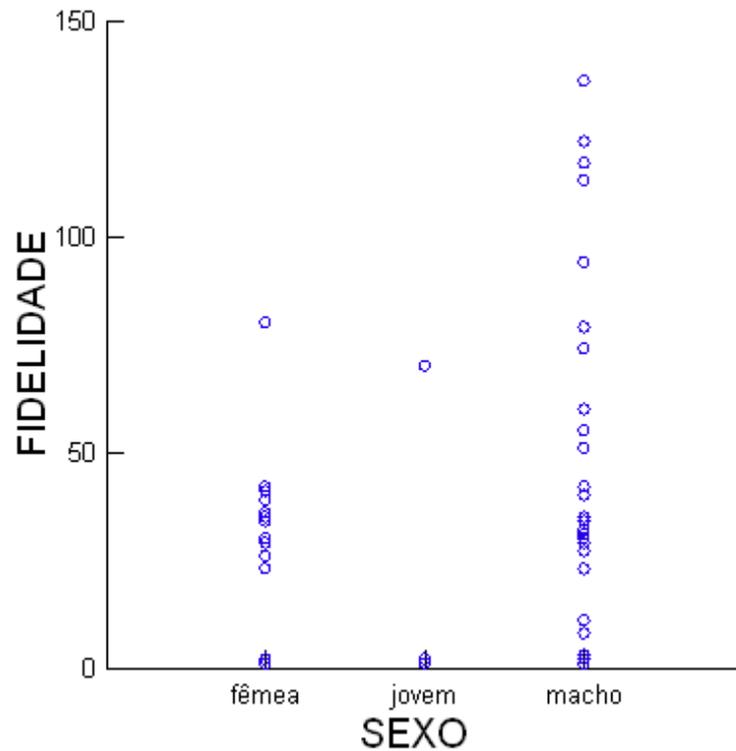


Figura 13 – Grau de fidelidade a área de vida de fêmeas, jovens e machos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

A análise de regressão entre o grau de fidelidade e o CRC dos indivíduos apresentou resultado significativo ($R= 0,259$; $p= 0,008$) (FIGURA 14). No entanto, ao analisar cada classe separadamente – macho ($R= 0,080$; $p= 0,612$), fêmea ($R= 0,152$; $p= 0,320$) e jovem ($R= 0,251$; $p= 0,366$) – não foi encontrado resultado significativo para nenhuma classe.

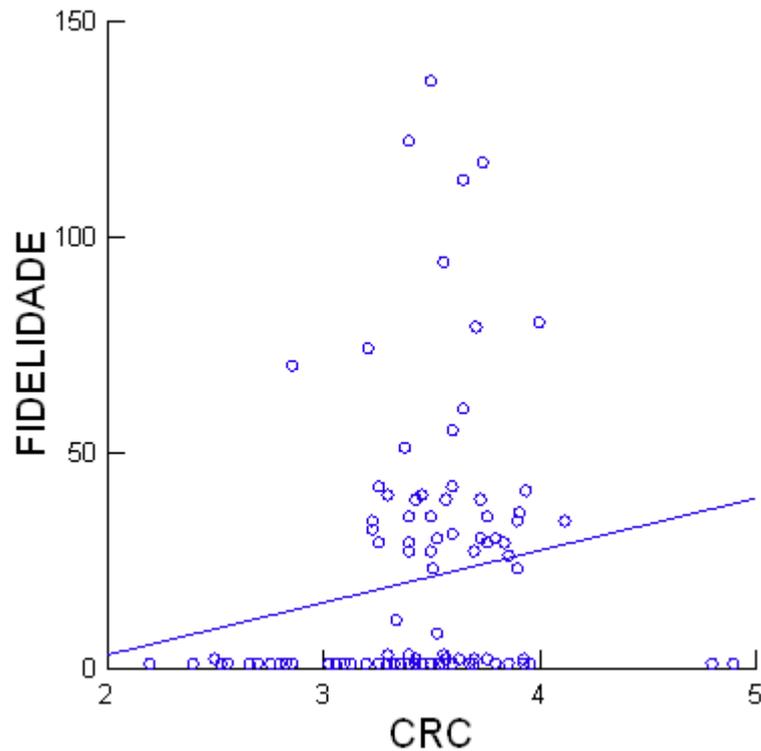


Figura 14 – Variação no grau de fidelidade em relação ao comprimento rostro-cloacal (CRC) dos indivíduos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

A análise de regressão entre o grau de fidelidade e a massa corporal dos indivíduos foi significativa ($R= 0,305$; $p= 0,002$) (FIGURA 15). No entanto, ao analisar cada classe separadamente – macho ($R= 0,182$; $p= 0,242$), fêmea ($R=0,232$; $p= 0,124$) e jovem ($R= 0,302$; $p= 0,274$) – não foi encontrado resultado significativo.

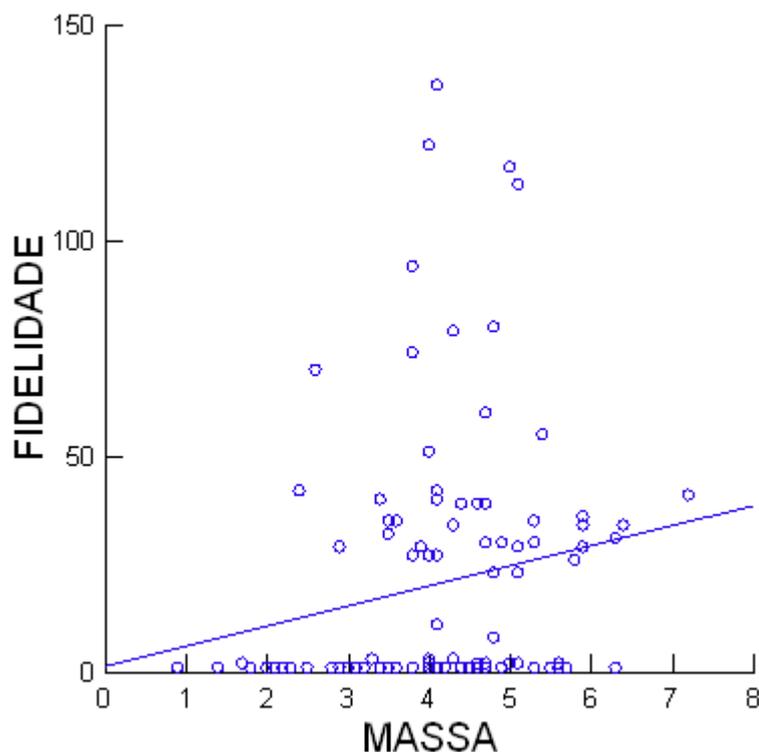


Figura 15 – Variação no grau de fidelidade em relação a massa corporal dos indivíduos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

A análise de regressão entre o grau de fidelidade e a condição física dos indivíduos não apresentou resultado significativo ($R= 0,166$; $p= 0,094$). Ao analisar cada classe separadamente – macho ($R= 0,168$; $p= 0,281$), fêmea ($R= 0,175$; $p= 0,252$) e jovem ($R= 0,055$; $p= 0,845$) – também não foi encontrado resultado significativo.

A análise de regressão entre o grau de fidelidade e o tamanho da área de vida não apresentou resultado significativo ($R= 0,163$; $p= 0,308$). Ao analisar cada classe separadamente – macho ($R= 0,159$; $p= 0,438$) e fêmea ($R= 0,148$; $p= 0,598$) – também não foi encontrado resultado significativo.

2.4 Comportamentos agonísticos

Apenas os machos exibiram comportamento territorial, defendendo ativamente seu território contra machos e jovens intrusos coespecíficos, com o uso de sinais acústicos, visuais e combates físicos. Os machos em atividade de vocalização movimentaram-se constantemente e orientaram o corpo em diferentes direções para detectar a presença de intrusos e para atração de fêmeas. Ao detectar

o intruso, os machos residentes responderam imediatamente de forma agressiva (canto territorial e sinais visuais). Quando a emissão de canto territorial ou a exibição de sinais visuais não promoveu o desfecho da disputa, o macho residente iniciou combate físico ou perseguição.

As fêmeas eram toleradas pelos machos em suas áreas de vida, porém alguns deles falhavam no reconhecimento sexual. Estes machos ameaçavam as fêmeas com comportamentos agressivos descritos abaixo e, após a aproximação, reconheciam que não se tratava de outro macho, passando a emitir o canto de anúncio e exibir comportamento de corte.

Foram observadas 50 interações agonísticas entre machos, sendo exibidos 11 comportamentos agressivos (FIGURA 16): (1) Canto Territorial; (2) Movimentação à Frente - movimentos curtos, em que o indivíduo, ao se deslocar, mantém um dos membros posteriores esticado no substrato; (3) Levantar Artelhos - movimentos verticais com os artelhos dos membros anteriores ou posteriores; (4) Movimento Circular do Membro Anterior - movimento curto de um dos membros anteriores acima da cabeça; (5) Pé-Bandeira - esticar um dos membros posteriores no ar; (6) Golpe com a cabeça - empurrar com a cabeça outro indivíduo; (7) Estiramento dos Membros Posteriores - esticar os membros posteriores simultaneamente no substrato; (8) Movimentação Lateral - movimentos curtos do corpo para os lados; (9) Subir nas costas - colocar os dois membros anteriores sobre o dorso de outro indivíduo; (10) Mordida; (11) Golpe com membro posterior - ação com um dos membros posteriores para deslocar um indivíduo próximo.

O principal comportamento agressivo adotado durante as 50 disputas territoriais entre machos foi o canto territorial (39%), seguido pela movimentação à frente (15%) e levantar artelhos (12%) (FIGURA 16).

Os comportamentos denominados movimentação à frente, levantar artelhos, pé-bandeira, estiramento dos membros posteriores e movimentação lateral também foram observados durante interações entre machos e fêmeas (corte). O comportamento denominado movimento circular do membro anterior também pode estar relacionado a limpeza dos olhos. Não foram observadas fêmeas exibindo comportamentos agonísticos.

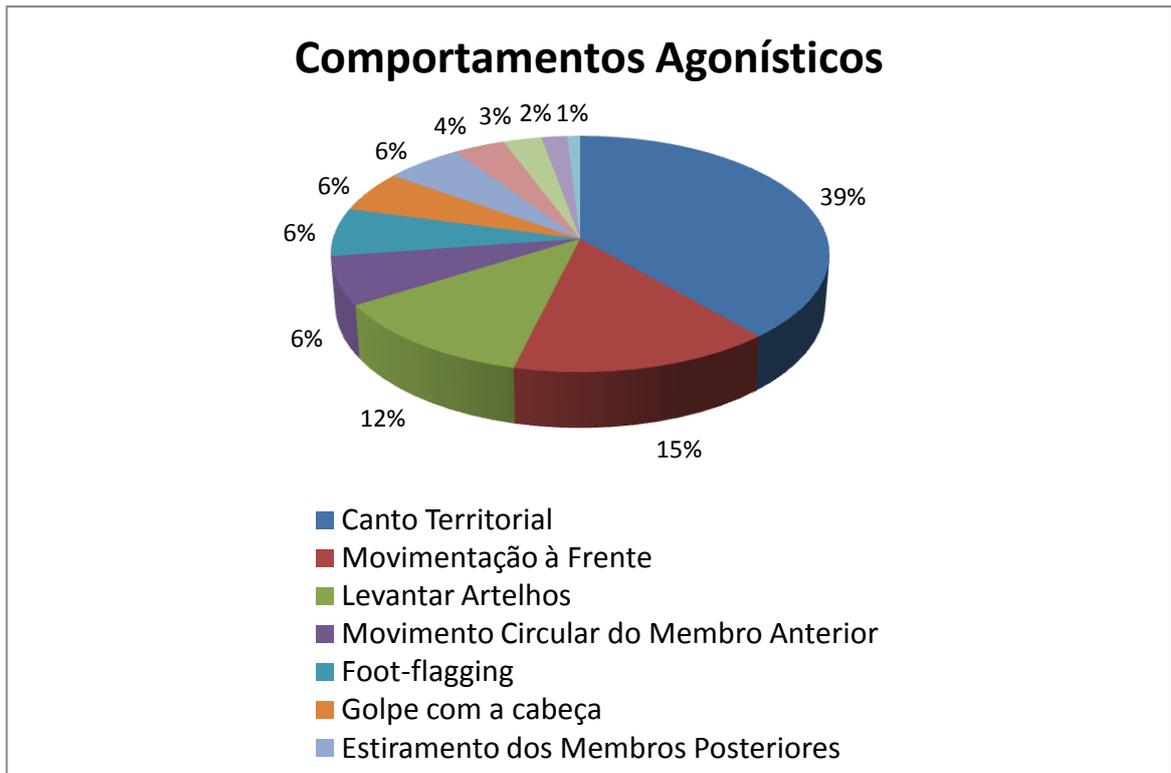


Figura 16 – Representatividade dos diferentes comportamentos agonísticos exibidos durante as disputas territoriais entre machos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

Dentre as 50 interações agonísticas observadas, 13 tiveram desfecho apenas com a emissão de canto territorial (26%), 20 tiveram desfecho com a emissão de canto territorial e exibição de sinais visuais (40%), 10 tiveram desfecho com a emissão de canto territorial, exibição de sinais visuais e combate físico (20%) e sete tiveram desfecho apenas com a aproximação de um dos indivíduos ou sinais visuais (14%) (FIGURA 17).

Escalonamento do Comportamento Agonístico

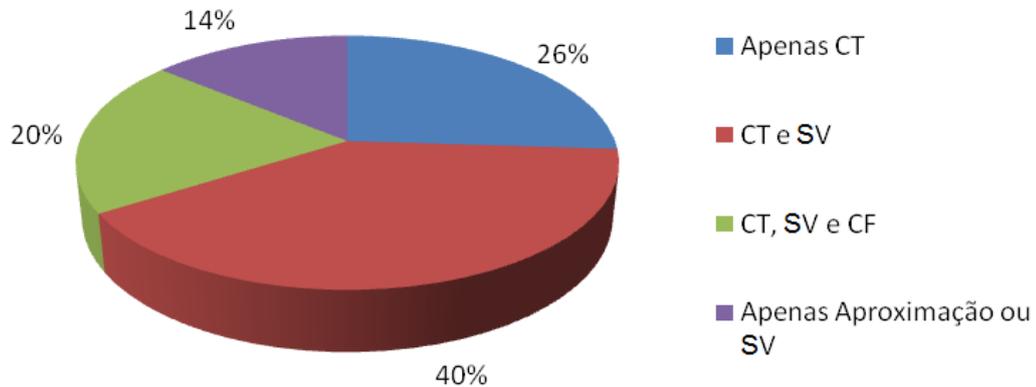


Figura 17 – Representatividade do escalonamento do comportamento agonístico em relação ao desfecho da disputa (CT= canto territorial; SV= sinais visuais; CF= combate físico) entre machos de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

Durante três observações, após o macho ativo residente ter sido capturado para identificação, outro macho inativo próximo ao local da captura entrou em atividade. Além disso, em outras três observações, o macho intruso exibiu comportamento submisso após o macho residente emitir canto territorial e sinais visuais. Estes machos intrusos posicionavam o corpo rente ao substrato e tentavam passar despercebidos. Os machos residentes não exibiram comportamentos agonísticos para os machos em postura de submissão. Também foi observado um macho inativo interceptando uma fêmea atraída por um macho ativo próximo. O macho inativo pulou na frente da fêmea, quando esta seguia o macho ativo para o interior do seu abrigo após a exibição de comportamentos de corte. Os dois machos entraram em combate físico e a fêmea permaneceu por perto durante algum tempo até abandonar a área.

Duas disputas interespecíficas foram observadas envolvendo machos de *Hylodes nasus* e *Crossodactylus gaudichaudii*. Em ambas, o macho de *Hylodes nasus* foi vitorioso apenas com a emissão de canto territorial, expulsando o macho heteroespecífico da área.

2.5 Combates físicos

Foram observados 19 combates físicos em que ambos os indivíduos envolvidos puderam ser capturados, identificados, medidos e pesados. As disputas tiveram duração média de 4 minutos, variando de 0,5 a 23 minutos. Dentre as 19 disputas observadas, em três não puderam ser determinadas as categorias residente ou intruso e em quatro não puderam ser determinadas as categorias vencedor ou perdedor.

Não foram encontradas diferenças significativas entre o CRC dos residentes e intrusos ($p= 0,757$) ou vencedores e perdedores ($p= 0,787$) (TABELA 5). A massa corporal dos indivíduos não apresentou relação significativa entre as categorias residente e intruso ($p= 0,193$); e as categorias vencedor e perdedor ($p= 0,175$). A condição física não apresentou relação significativa entre as categorias residente intruso ($p= 1,000$) e as categorias vencedor e perdedor ($p= 1,000$).

Tabela 5 – Comparações do comprimento rostro-cloacal (CRC), da massa corporal e da condição física entre as categorias residente ou intruso e vencedor ou perdedor de vida de machos e fêmeas de *Hylodes nasus* no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca. Os resultados são apresentados como média \pm desvio padrão (amplitude).

	RESIDENTE (16)	INTRUSO (16)	VENCEDOR (15)	PERDEDOR (15)
CRC (mm)	36 \pm 0,150 (32 – 38)	35 \pm 0,240 (29 – 38)	36 \pm 0,155 (32 – 38)	35 \pm 0,249 (29 – 38)
	teste-t = 0,315; p = 0,757		teste-t = 0,275; p = 0,787	
MASSA CORPORAL (g)	4,5 \pm 0,604 (3,2 - 5,6)	4,2 \pm 0,683 (2,4 – 5,3)	4,5 \pm 0,609 (3,2 – 5,6)	4,2 \pm 0,707 (2,4 – 5,3)
	teste-t = 1,364; p = 0,193		teste-t = 1,429; p = 0,175	
CONDIÇÃO FÍSICA	0,0 \pm 0,438 (-0,6 – 1,0)	0,0 \pm 0,328 (-0,6 – 0,6)	0,0 \pm 0,426 (-0,6 – 0,9)	0,0 \pm 0,339 (-0,6 – 0,6)
	teste-t = 0,000; p = 1,000		teste-t = 0,000; p = 1,000	

Dentre as 15 disputas em que puderam ser determinadas as categorias vencedor ou perdedor, todas foram vencidas por machos residentes. Apesar das análises não terem apresentado resultado significativo, os machos maiores e mais pesados tenderam a ser residentes e vencedores (FIGURA 18). Por outro lado, os machos residentes e vencedores tenderam a apresentar as piores condições físicas (FIGURA 19).

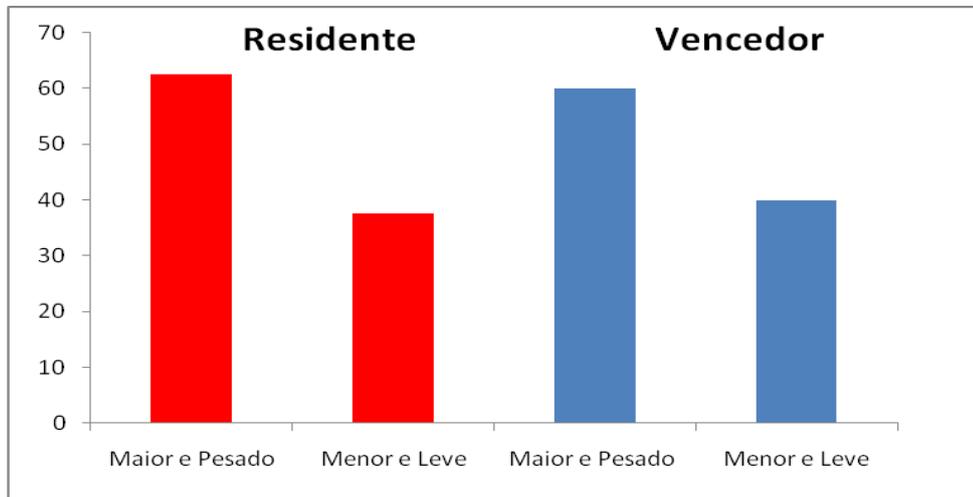


Figura 18 – Frequência (%) dos machos de *Hylodes nasus* serem residentes (n=16) (barras vermelhas) ou vencedores (n=15) (barras azuis) em relação ao tamanho e peso durante as disputas observadas no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

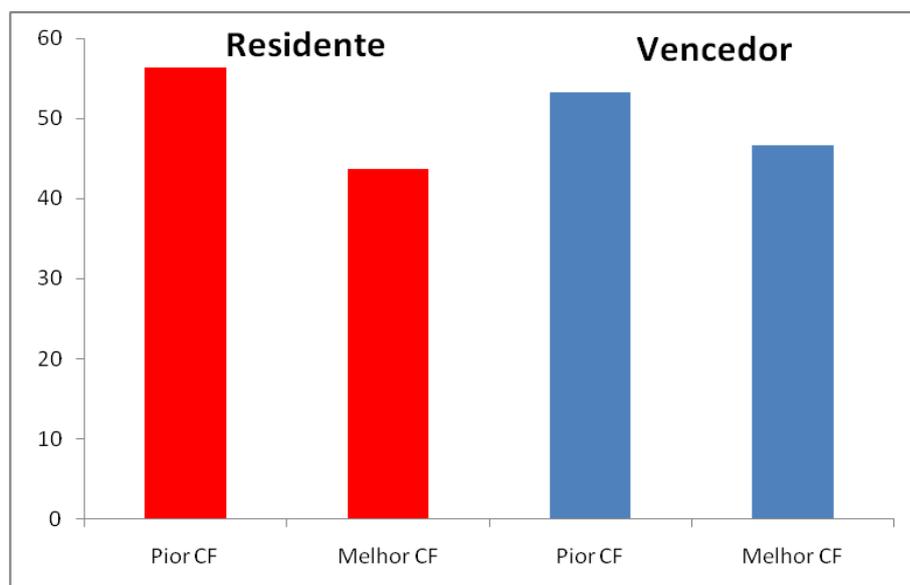


Figura 19 – Frequência (%) dos machos de *Hylodes nasus* serem residentes (n=16) (barras vermelhas) ou vencedores (n=15) (barras azuis) em relação à condição física durante as disputas observadas no riacho Rio das Almas do Parque Nacional da Tijuca.

3 DISCUSSÃO

3.1 Estrutura populacional

Na população de *Hylodes nasus* amostrada, o número mensal de machos em atividade de vocalização foi correlacionado positivamente com a temperatura do ar e da água e negativamente com a umidade relativa do ar. Este resultado é bastante comum em espécies de anuros neotropicais (Donnelly & Guyer, 1994; Bertoluci & Rodrigues, 2002; Gottsberger & Gruber, 2004)

A influência da temperatura do ar e da umidade relativa do ar sobre o número mensal de machos em atividade de vocalização de *H. nasus* já havia sido registrada em Silva-e-Souza (2007), que também encontrou como variável de maior contribuição a temperatura do ar. Resultados semelhantes foram encontrados para *Crossodactylus gaudichaudii* (Almeida-Gomes *et al.*, 2007) e *Hylodes fredei* (Hatano *et al.*, 2002).

Da mesma forma, a temperatura do ar e a temperatura da água influenciaram significativamente o número mensal de fêmeas ovuladas. Sendo assim, os períodos mais quentes do ano (agosto a abril) favorecem a ocorrência de eventos reprodutivos em *H. nasus* por estimular a atividade de vocalização nos machos e a ovulação nas fêmeas. A luminosidade também influenciou significativamente o número mensal de fêmeas ovuladas. Entretanto, a influência da luminosidade pode ter sido detectada apenas devido a sua estreita relação com a temperatura do ar.

Em *H. nasus*, as fêmeas foram significativamente maiores e mais pesadas do que os machos. Este é um padrão bastante comum encontrado em várias espécies de anfíbios anuros (Shine, 1979; Narvaes & Rodrigues, 2005).

O maior tamanho das fêmeas tem sido explicado pelo maior gasto energético necessário para a produção dos ovos (Lemckert & Shine, 1993). Em algumas espécies territoriais, em que o desfecho das disputas é determinado pelo combate físico, os machos podem ser maiores e mais pesados do que as fêmeas. Nestes anuros, o maior tamanho corporal pode representar uma vantagem na defesa do território, sofrendo influência do processo de seleção natural (Wells, 1978). Apesar da observação de combates físicos entre machos de *H. nasus*, as análises sugerem que esta característica não foi selecionada evolutivamente de forma a exercer

vantagem na defesa de territórios para machos com tamanho corporal maior.

O número de fêmeas de *H. nasus* na população amostrada foi considerado relativamente alto em relação a outros trabalhos com espécies de reprodução prolongada, de forma que a razão sexual foi de 1:1. Arak (1983) argumenta que em populações com reprodução prolongada é comum encontrar razão sexual desviada para machos. No entanto, a maior amostragem de machos nessas espécies pode ocorrer, simplesmente, pelo comportamento conspícuo de vocalização e, em algumas espécies, também pela exibição de sinais visuais (Narvaes, 1997). O elevado número de fêmeas de *H. nasus* na Floresta da Tijuca em relação a outras espécies pode ser explicado pela fidelidade observada por estes indivíduos às suas áreas de vida.

Os machos apresentaram uma freqüência de recaptura ligeiramente maior do que as fêmeas. Esta variação pode ser explicada pelo fato dos machos emitirem vocalizações e realizarem sinais visuais, tornando-os mais conspícuos e mais susceptíveis à recaptura. Os jovens apresentaram uma freqüência de recaptura muito reduzida, podendo ser explicada pela maior necessidade destes indivíduos em se deslocarem com o objetivo de encontrar sítios adequados ainda não ocupados. Uma maior freqüência no deslocamento para fora da área de amostragem pode diminuir a probabilidade de reencontrar os indivíduos (Narvaes, 1997).

3.2 Área de vida

As fêmeas de *H. nasus* apresentaram áreas de vida ligeiramente maiores do que os machos. Esta tendência pode ser atribuída ao seu maior tamanho e, conseqüentemente, à sua maior necessidade energética. Sendo assim, áreas de vida maiores provêm um espaço físico maior e pode aumentar a probabilidade do indivíduo encontrar um item alimentar (Narvaes, 1997). Além disso, durante o período reprodutivo, as fêmeas podem se deslocar em busca de parceiros mais adequados, contribuindo para aumentar a sua área de vida. Esta tendência também foi encontrada em *H. dactylocinus* (Narvaes, 1997; Narvaes & Rodrigues, 2005).

Os valores estimados para as áreas de vida de indivíduos de *H. nasus* foram considerados baixos quando comparados com outros trabalhos (e.g. *Allobates*

femoralis: Roithmair, 1992; *Pristimantis fenestratus*: Schiesari, 1996). Áreas de vida pequenas também foram encontradas para *H. dactylocinus* (Narvaes & Rodrigues, 2005), tendo os autores levantado três hipóteses: (1) pode ter havido alguma influência da densidade populacional na área estudada; (2) o fato de serem espécies de riacho, tendo a área de vida limitada pelo leito do rio (e.g. *H. dactylocinus*: Narvaes & Rodrigues, 2005; *Colostethus inguinalis*: Wells, 1980a; e *Mannophryne trinitatis*: Sexton, 1960); e (3) todos os recursos não reprodutivos e reprodutivos essenciais estarem concentrados em determinadas áreas.

O sítio preferencial identificado na área de vida de indivíduos de *H. nasus* pode ser definido como área nuclear – a porção da área de vida mais freqüentada pelo animal (Kaufmann, 1962). Este sítio situava-se sempre próximo a um abrigo (frestas nas pedras), que era utilizado como rota de fuga durante situações de perigo e, provavelmente, também corresponde aos locais de amplexo e desova. A existência de um sítio preferencial também para as fêmeas pode ser atribuída a importância da presença de um abrigo próximo e uma área de alimentação conhecida (Whitney & Krebs, 1975; Crump, 1988).

A diferença na movimentação observada dentro da área de vida entre machos e fêmeas pode ser atribuída ao comportamento territorial presente apenas nos machos. Assim, estes indivíduos realizaram o comportamento de patrulhamento deslocando-se constantemente e orientando o corpo em diferentes direções para detectar a presença de intrusos. A orientação do corpo em diferentes direções também contribui para aumentar a probabilidade de atrair uma fêmea durante o comportamento de vocalização.

Os parâmetros morfológicos (CRC, massa corporal e condição física) dos indivíduos não apresentaram relação significativa com o tamanho da área de vida. Era esperado que indivíduos maiores e mais pesados ocupassem áreas de vida maiores devido à necessidade de ocuparem mais espaço, obterem mais recursos e, especialmente nos machos, defenderem áreas de interesse reprodutivo. Segundo Tejedo (1992), indivíduos menores podem sofrer uma rápida perda de peso e energia devido ao maior custo metabólico atribuído ao crescimento. Sendo assim, a limitação energética destes indivíduos podem torná-los menos aptos a ocuparem ou defenderem uma área de vida mais extensa do que indivíduos maiores.

Entretanto, a ausência de resultado significativo entre os parâmetros morfológicos e a área de vida em *H. nasus* indica que a ocupação de uma área de vida maior pode não ter contribuição relevante para aumentar a aquisição de recursos e aumentar o sucesso reprodutivo.

Resultados significativos (positivos ou negativos) entre o tamanho da área de vida e o tamanho do indivíduo foram encontrados em Sexton (1960), Wells (1980a,b), Roithmair (1992) e Schiesari (1996), mas também não foram encontrados em Narvaes (1997) e Denton & Beebee (1993). Apesar destes trabalhos estudarem espécies que vivem em riachos, não pode ser descartado a existência de um efeito filogenético. Entretanto, é possível que não exista influência do tamanho dos indivíduos de *H. nasus* e a suas áreas de vida, assim como, em *H. dactylocinus* (Narvaes, 1997).

Alguns outros fatores, que não foram medidos neste trabalho, também podem influenciar o tamanho da área de vida nos vertebrados, como por exemplo, a sazonalidade, disponibilidade de abrigo, disponibilidade de alimento, presença de parceiros reprodutivos e a existência de sítios adequados para oviposição (Narvaes & Rodrigues, 2005). Na área de estudo, a aparente abundância de abrigos, de itens alimentares e de parceiros reprodutivos podem ter contribuído para as pequenas áreas de vida estimadas em *H. nasus*.

A ausência de resultado significativo entre o tamanho da área de vida e o número de recapturas pode ser atribuída a menor frequência de recaptura das fêmeas, comprometendo assim os resultados. Ao excluir as fêmeas da análise, foi encontrado resultado significativo entre o tamanho da área de vida e o número de recapturas entre os machos. Além disso, a ocorrência de poucas recapturas entre as fêmeas pode ter subestimado o tamanho das suas áreas de vida. Resultado significativo e positivo entre o tamanho da área de vida e o número de recapturas foi encontrado em *H. dactylocinus* (Narvaes & Rodrigues, 2005). Segundo Hayne (1949), o significado biológico da área de vida é melhor compreendido quando consideramos a intensidade do uso dos vários sítios da área pelo animal. Para isso, o número de recapturas é importante para estimar áreas de vida mais próximas da realidade.

3.3 Grau de fidelidade

Machos, fêmeas e jovens de *H. nasus* diferiram com relação ao seu grau de fidelidade à área de vida. Alguns indivíduos foram recapturados várias vezes na mesma área de vida, porém não em meses consecutivos. Entretanto, não podemos afirmar que os indivíduos, durante os meses em que não foram recapturados, permaneceram na mesma área de vida. Dessa forma, podemos supor duas situações, não excludentes: (1) os indivíduos permaneceram na mesma área de vida, mas não foi possível recapturá-los por terem fugido durante a amostragem ou por não terem saído de seus abrigos; e (2) os indivíduos deixaram a suas áreas de vida temporariamente retornando mais tarde, quando foi possível recapturá-los.

Se os indivíduos permaneceram na mesma área de vida, não sendo recapturados por terem fugido ou por estarem dentro do abrigo, a fidelidade média em *H. nasus* pode ser maior do que os valores obtidos neste trabalho. Assim, considerando o período de tempo total que um indivíduo foi recapturado em uma mesma área de vida, incluindo meses não consecutivos, a maior fidelidade teria sido registrada para uma fêmea (438 dias). Da mesma forma, a fidelidade média seria 2,25 vezes maior nos machos, 4,43 vezes maior nas fêmeas e 4,5 vezes maior nos jovens. A elevada fidelidade à área de vida estimada para *H. dactylocinus* (doze meses) (Narvaes & Rodrigues, 2005) corrobora com esta situação.

Se os indivíduos deixaram a área de vida temporariamente retornando mais tarde, quando foi possível recapturá-los, podemos acreditar que a espécie *H. nasus* apresente *homing behavior*. O *homing behavior* é um definido como um comportamento de retorno do indivíduo ao seu local de origem (Wells, 2007). Entre os significados adaptativos deste comportamento, podemos citar a capacidade de um indivíduo em retornar a uma área previamente conhecida, que fornece recursos necessários a sua sobrevivência, após ter sido deslocado dela (Wells, 1980a) ou ter saído em busca de uma área de melhor qualidade em relação à alimentação, abrigo ou reprodução (Wells, 2007).

A fidelidade à área de vida é uma característica relativamente comum entre muitas espécies de anfíbios anuros. Entretanto, existe uma grande variação no grau de fidelidade a área de vida entre os anuros: *H. dactylocinus* - doze meses (Narvaes & Rodrigues, 2005); *C. inguinalis* - seis meses (Wells, 1980a); *Allobates femoralis* - 79 dias (Ringler *et al.*, 2009); *Lithobates virgatipes* - 77 dias (Given, 1988) e

Lithobates clamitans - 49 dias (Wells, 1977). Os dados disponíveis de fidelidade à área de vida, em espécies de reprodução prolongada, podem ser subestimados pela limitação do período de amostragem do pesquisador ou superestimado quando não se tem o acompanhamento continuado da população.

Diversas espécies de anfíbios anuros mantêm fidelidade a uma determinada área apenas durante a época reprodutiva, período que muitas vezes coincide com a estação chuvosa. No entanto, as espécies que habitam ambiente de riacho possuem elevado suprimento de água e alimento, tornando possível a fidelidade à área por longo tempo (Narvaes & Rodrigues, 2005).

Crump (1986) e Whitney & Krebs (1975) argumentam que a fidelidade a uma determinada área garante uma vantagem aos indivíduos, por serem capazes de escapar facilmente de predadores através de rotas de fuga eficientes previamente conhecidas. Além disso, o conhecimento da área também pode promover um aumento na eficiência de forrageamento. Sendo assim, a fidelidade a uma determinada área sofre influência do processo de seleção natural. As observações naturalísticas de *H. nasus* evidenciaram a eficiência das rotas de fuga e na captura de itens alimentares dos machos e das fêmeas, podendo ser atribuída à fidelidade as suas áreas de vida.

As medidas morfológicas de tamanho e massa dos indivíduos de *H. nasus* estiveram relacionadas com o grau de fidelidade. De fato, era esperado que indivíduos maiores e mais pesados fossem capazes de permanecer em uma mesma área durante mais tempo devido a maior disponibilidade energética encontrada nestes indivíduos (Tejedo, 1992). Em relação a *H. nasus*, esta hipótese é atribuída apenas aos machos, que defendem ativamente a área de vida e tentam excluir machos intrusos, permanecendo em uma área de boa qualidade por mais tempo. Entretanto, ao analisar cada classe separadamente, não foi encontrado resultado significativo, inclusive para os machos. A condição física dos indivíduos não apresentou relação significativa com o grau de fidelidade. Sendo assim, é possível que os parâmetros morfológicos analisados não influenciem o grau de fidelidade dos indivíduos ou o tamanho amostral analisado não tenha sido suficiente para perceber este efeito.

O grau de fidelidade à área de vida não apresentou relação significativa com o tamanho da área de vida. Ao analisar cada classe separadamente, também não foi

encontrado resultado significativo. Em relação a indivíduos territoriais, a manutenção da fidelidade a uma área de vida extensa pode exigir um alto custo energético (Lopes & De Marco, 2000). Em *H. nasus*, esta hipótese é atribuída apenas aos machos, que tentam manter a dominância ao longo da sua área de vida, excluindo todos os machos e jovens intrusos. Tendo em vista que as maiores áreas de vida em *H. nasus*, provavelmente, não garantem um aumento na aquisição de itens alimentares e no sucesso reprodutivo, torna-se inviável energeticamente manter fidelidade às áreas de vida extensas. Logo, a ausência de resultado significativo entre o grau de fidelidade e o tamanho da área de vida corrobora a hipótese de que a ocupação de áreas de vida maiores não garantem benefícios (maior aquisição de itens alimentares e maior sucesso reprodutivo) aos residentes e, conseqüentemente, não é viável manter um alto grau de fidelidade a estas áreas de vida.

Resultados significativos foram encontrados em *H. dactylocinus* (Narvaes & Rodrigues, 2005) e *Allobates femoralis* (Roithmair, 1992). Nestas espécies, a ocupação de áreas de vida maiores podem garantir benefícios (maior aquisição de itens alimentares e maior sucesso reprodutivo) aos machos residentes, investindo energia em manter a dominância destas áreas de vida por um longo período de tempo.

3.4 Comportamentos agonísticos

Em *H. nasus*, apenas os machos exibiram comportamento agressivo diante da aproximação de machos intrusos, com o uso de sinais acústicos, sinais visuais e de combates físicos. Segundo Lopes & De Marco (2000), os machos são comumente capazes de manter uma relativa dominância às pequenas áreas de vida, onde é possível energeticamente vigiar todo o território. Os machos de *H. nasus* apresentaram áreas de vida relativamente pequenas, sendo viável energeticamente vigiar todo o seu território e excluir todos os machos e jovens intrusos.

Os territórios defendidos pelos machos de *H. nasus* incluíram sítio de alimentação, sítio de vocalização, sítio de corte, abrigo e abundante disponibilidade de água. Ringler *et al.* (2009) encontraram territórios com os mesmos propósitos para indivíduos de *A. femoralis*, chamando-os de território de múltiplo propósito, por

incluir recursos reprodutivos e não reprodutivos. Wilson (1975) propôs uma classificação dos territórios em diferentes tipos de acordo com a sua utilização pelos indivíduos. Segundo Wilson (1975), os territórios encontrados em *H. nasus* e *A. femoralis* são do tipo A (uma área defendida dentro da qual o animal se abriga, corteja parceiros sexuais, acasala, nidifica e onde ocorre a maior parte da coleta de recursos alimentares). No entanto, a maioria dos estudos com anfíbios anuros registram a territorialidade relacionada apenas para propósitos reprodutivos (PRÖHL, 2005), incluídos como território tipo B (uma grande área defendida na qual ocorrem todas as atividade reprodutivas, mas que não é onde o animal encontra seu suprimento básico de alimento), tipo C (uma pequena área defendida em torno do ninho) ou tipo D (territórios de acasalamento e/ou pareamento), de acordo com a classificação dos territórios de Wilson (1975).

A manutenção de territórios de boa qualidade demanda alto gasto energético, mas é essencial para a sobrevivência e para o sucesso reprodutivo dos machos (Howard, 1978; Whithan, 1986). Logo, supõe-se que exista uma pressão seletiva responsável pelo comportamento territorial encontrado nos machos.

Em algumas espécies de anuros, como por exemplo, na família Aromobatidae e Dendrobatidae, as fêmeas também são territoriais e defendem ativamente os seus territórios (Pröhl, 2005). Em *H. nasus*, a ausência de comportamentos agonísticos nas fêmeas podem não apresentar uma contribuição relevante para a sua sobrevivência e sucesso reprodutivo, por conseguinte, sendo um comportamento que não sofreu pressões seletivas.

Hylodes nasus possui vasto repertório comportamental exibido durante disputas territoriais. O principal comportamento exibido por machos de *H. nasus* durante as disputas territoriais foi o canto territorial, seguido pela movimentação à frente e levantar os artelhos. Em *H. dactylocinus* (Narvaes & Rodrigues, 2005), o canto territorial e levantar os artelhos também foram comumente exibidos, além de extensões rápidas dos membros anteriores e posteriores e pé-bandeira. O canto territorial é um tipo de vocalização comum em diversas espécies de anuros, sendo emitido durante interações entre machos com o objetivo de permitir a defesa de um território (Wells & Schwartz, 1984).

A espécie *H. nasus* exhibe sinais visuais durante o comportamento de corte para atrair as fêmeas e durante as disputas territoriais para repelir machos intrusos

(Wogel *et al.*, 2004b; presente estudo). Todos os sinais visuais exibidos por machos de *H. nasus* foram semelhantes aos sinais visuais descritos para *H. heyeri* (Lingnau, 2003).

Além de facilitar a comunicação, os sinais visuais podem ser exibidos com o objetivo de promover o desfecho de uma disputa, sem a necessidade de ocorrer combate físico (Abrunhosa & Wogel, 2004). O escalonamento do comportamento agressivo até o combate físico pode ocorrer quando o canto territorial ou os sinais visuais não promovem a desistência de um dos machos envolvidos na disputas (*e.g.* *Dendropsophus ebraccatus*: Wells & Schwartz, 1984; *Uperoleia rugosa*: Robertson, 1986; *Scinax rizibilis*: Bastos & Haddad, 2002; *Phyllomedusa burmeisteri*: Abrunhosa & Wogel, 2004; *Hylodes nasus*: Wogel *et al.*, 2004b).

Os sinais visuais são comportamentos exibidos através da movimentação das patas, sendo observados principalmente por espécies diurnas que vivem associadas a riachos, como por exemplo, espécies incluídas no gênero *Hylodes* (Lingnau, 2003; Wogel *et al.*, 2004b; Narvaes & Rodrigues, 2005). Acredita-se que os sinais visuais tenham evoluído como uma adaptação ao alto nível de interferência sonora encontrado em ambientes de riacho, facilitando a comunicação durante disputas territoriais e encontros reprodutivos (Halloy & Espinoza, 2000; Hödl & Amézquita, 2001). No entanto, este tipo de comportamento torna os indivíduos mais conspícuos e, assim, mais susceptíveis à predação (Frittsch *et al.*, 1988). Esta desvantagem pode ser minimizada pelo estabelecimento de rotas de fuga ou ao pular dentro d'água (Lingnau, 2003; Wogel *et al.*, 2004b; Narvaes & Rodrigues, 2005; Silva-e-Souza, 2007).

Evitar o combate físico é comum entre espécies territoriais (*e.g.* *Hylodes heyeri*: Lingnau, 2003; *Hylodes dactylocinus*: Narvaes & Rodrigues, 2005; *A. Femoralis*: Roithmair, 1992; *Hyalinobatrachium fleischmanni*: Greer & Wells, 1980; e *Phyllomedusa rohdei*: Wogel *et al.*, 2004a), reduzindo os gastos energéticos e o risco de injúrias (Howard, 1978; Wells, 1978; Given, 1988; Lopes & De Marco, 2000). Sendo assim, a seleção natural deve favorecer estratégias que resolvam as disputas territoriais, sem a necessidade do combate físico (Smith & Price, 1973).

Em *H. nasus*, foi observado o comportamento territorial escalonado, cujo os machos emitem primeiramente o canto territorial. Caso a emissão de canto territorial não seja suficiente para provocar o desfecho da interação agonística, os machos aumentam o nível de agressividade exibindo os sinais visuais. Se a emissão do

canto territorial e a exibição de sinais visuais não forem suficientes para provocar o desfecho da interação agonística, o nível de agressividade pode aumentar ainda mais através de combate físico. Entretanto, a maioria das disputas terminou apenas com a emissão do canto territorial ou a exibição de sinais visuais, principalmente quando envolveu machos com assimetrias morfológicas (Robertson, 1986).

O comportamento territorial é desenvolvido em espécies que possuem modos reprodutivos especializados, requerendo recursos essenciais limitados, e em espécies que apresentam alta fidelidade a uma determinada área (Duellman & Savitzky, 1976; Gabor & Jaeger, 1995). Narvaes (1997) sugere que *H. dactylocinus* pode ter desenvolvido comportamento territorial devido à reprodução prolongada e pelo fato da espécie se reproduzir em ninhos, previamente escolhidos ou escavados pelo macho dentro do seu território. O mesmo argumento pode ser atribuído ao desenvolvimento do comportamento territorial em *H. nasus*, embora ainda não se conheça com detalhes o comportamento reprodutivo da espécie.

O número de machos em atividade de vocalização de *H. nasus* sempre foi relativamente reduzido, quando comparado com o número total de machos registrado. Sendo assim, alguns machos inativos permaneciam próximos aos machos ativos, o que sugere a existência de um comportamento alternativo ao comportamento de vocalização: o de macho satélite. Além disso, as observações de machos inativos entrando em atividade de vocalização após a vacância de um território anteriormente ocupado por um macho ativo; as observações de machos intrusos adotando postura submissa após a exibição de comportamentos agressivos por machos residentes; e a interceptação de uma fêmea por um macho inativo, atraída pela vocalização de um macho ativo, corroboram a hipótese da existência do comportamento de macho satélite em *H. nasus*.

Três hipóteses são levantadas para explicar o comportamento de um macho satélite: limitações energéticas (Robertson, 1986), à espera de vacância de território e parasita sexual (Wells, 1977). De acordo com as observações em campo, pode-se associar o comportamento satélite de machos de *H. nasus* às duas últimas hipóteses levantadas.

3.5 Combates físicos

A ausência de resultados significativos entre os parâmetros morfológicos e as categorias individuais durante as disputas (residente, intruso, vencedor e perdedor) pode ser atribuída a abundância dos recursos (alimento, água, abrigo, sítios de vocalização) na área amostrada, tornando a estratégia do combate físico pouco vantajoso. Por outro lado, a ausência de resultado significativo pode ser atribuída ao tamanho amostral analisado, não sendo suficiente para perceber este efeito. Assim, aumentando o número de disputas, é possível que a tendência de machos maiores e mais pesados serem residentes e vencedores torne-se significativa.

De fato, era esperado que machos maiores e mais pesados fossem residentes e vencedores com maior frequência do que machos menores e mais leves, devido a maior disponibilidade energética encontrada nestes indivíduos (Tejedo, 1992). Por outro lado, os machos residentes e vencedores tenderam a apresentarem as piores condições físicas. Este resultado difere daquele encontrado por Wogel *et al.* (2004a). A utilização da condição física como um parâmetro morfológico em estudos com anuros é recente, sendo necessário o desenvolvimento de mais estudos para detectar sua relativa importância.

Segundo Smith & Price (1973), os machos conseguem obter informações sobre o tamanho e peso de seus adversários, com o objetivo de abandonar ou não o território disputado. Esta avaliação entre os indivíduos ocorre principalmente através dos sinais visuais exibidos (Davies & Halliday, 1978) e da vocalização (Morton, 1977; Robertson, 1986). Porém, a ausência de diferença significativa entre o tamanho, a massa corporal e a condição física dos indivíduos de *H. nasus* envolvidos nas disputas (residente e intruso; vencedor e perdedor), torna improvável que estes parâmetros morfológicos sejam avaliados durante a disputa.

Todas as disputas observadas foram vencidas pelos indivíduos residentes. Este resultado pode ser explicado pelo baixo nível de agressividade exibido pelos indivíduos intrusos. Em outras espécies de anuros, Howard (1978), Wells (1978) e Given (1988) também encontraram uma elevada frequência dos machos residentes serem os vencedores das disputas.

Segundo Braddock (1949), Dawkins & Krebs (1978) e Lopes & De Marco (2000), a residência pode influenciar o desfecho das disputas territoriais devido aos

indivíduos invasores não possuírem experiência na área disputada. Braddock (1949) referiu-se à tendência dos machos residentes serem vencedores em disputas territoriais sobre machos intrusos como o “efeito da residência prioritária”. Por outro lado, Robertson (1986) argumenta que a residência pode não influenciar o desfecho das disputas devido aos custos energéticos exigidos na manutenção da dominância de um território. Assim, durante a dominância de um território, os machos residentes sofrem maior perda de peso do que os machos intrusos. Em um determinado momento, estes indivíduos tornam-se menos capazes de repelir os intrusos e perdem a sua dominância.

Durante disputas em que machos acusticamente ativos de *H. nasus* competiram com machos inativos, todas foram vencidas pelos machos em atividade de vocalização. Este resultado pode ser explicado devido aos machos ativos terem maior disposição energética do que os machos inativos (Taigen & Wells, 1985; Ryan, 1988). Nas disputas entre machos ativos, onde foi possível determinar o vencedor e o perdedor, supões-se que os indivíduos apresentaram um equilíbrio de competitividade e optaram por compartilhar a área. Tais observações corroboram a hipótese de que os indivíduos evitam escalonar o comportamento territorial até o combate físico.

4 CONCLUSÃO

A temperatura do ar e a temperatura da água influenciaram positivamente o número mensal de machos em atividade de vocalização, o número mensal de fêmeas ovuladas e a densidade total média mensal. A luminosidade influenciou positivamente apenas o número mensal de fêmeas ovuladas e a umidade influenciou negativamente apenas o número mensal de machos ativos. Logo, a temperatura do ar e da água foram consideradas as principais variáveis abióticas que influenciam a atividade de vocalização e reprodutiva de *H. nasus*.

O tamanho da área de vida das fêmeas foi ligeiramente maior do que dos machos. No entanto, apenas entre os machos, a área de vida apresentou relação significativa com o número de recapturas. A fidelidade maior nos machos do que nas fêmeas e apresentou relação significativa com o CRC e a massa corporal dos indivíduos.

Dentre as 50 interações agonísticas observadas entre machos, foram descritos 11 comportamentos agonísticos. Dentre os 19 combates físicos observados entre machos, todos foram vencidos por indivíduos residentes. Não foi encontrada uma relação entre o CRC e a massa corporal e a probabilidade dos indivíduos serem vencedores ou perdedores e intrusos ou residentes durante os combates físicos.

REFERÊNCIAS

- Abrunhosa P. A., Wogel H. 2004. Breeding behavior of the leaf-*frog* *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura: Hylidae). *Amphibia-reptilia*. 25:125-135.
- Almeida-Gomes M., Sluys M. V., Rocha C. F. D. 2007. Calling activity of *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Hylodidae) in an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande. *Belg. J. Zool.* 137: 203-207.
- Altum J. B. T. 1868. *Der Vogel und sein Leben*. Niermann, Münster.
- Arak A. 1983. Male-male competition and male choice in anuran amphibians. In: Bateson P, editor. *Mate Choice*. Cambridge: Cambridge University. p. 181-210.
- Baker R. R. 1983. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology*. 28:65-89.
- Bastos R. P., Haddad C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 23(1):97-104.
- Baugh J. R., Forester D. C. 1994. Prior residence effect in the dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behaviour*. 131(3-4):207-224.
- Bertoluci J., Rodrigues M. T. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 23:161-167.
- Blaustein A. R., Wake D. B., Sousa W. P. 1994. Amphibian declines: judging stability, persistence, and susceptibility of populations to local and global extinctions. *Conservation Biology*. 8:60-71.
- Braddock J. C. 1949. The effect of prior residence upon dominance in the fish *Platypoecilus maculatus*. *Physiol. Zool.* 22:161-169.
- Brown J. L. 1963. Aggressiveness, dominance, and social organization in the Steller jay. *Condor*. 65:460-484.
- Brown J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin*. 76:160-169.
- Brown J. L., Orians G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1:239-262.
- Burt W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal*. 24:346-352.
- Canedo C. C. 2008. Revisão taxonômica de *Hylodes Fitzinger, 1826* (Amphibia, Hylodidae) [Tese]. [Rio de Janeiro (RJ)]: Universidade Federal do Rio de Janeiro Janeiro.

- Carpenter F. L., MacMillen R. E. 1976. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. *Science*. 194:639-642.
- Carranza J., Alvarez F., Redondo T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. *Anim. Behav.* 40:79-88.
- Coimbra-Filho A. F., Aldrighi A. D. 1971. A restauração da fauna do Parque Nacional da Tijuca, GB, Brasil. *Plub. Avul. Mus. Nac. Rio de Janeiro*. 57:1-30.
- Coimbra-Filho, A. F.; Aldrighi, A. D.; Martins, H. F. 1973. Nova contribuição ao restabelecimento da fauna do Parque Nacional da Tijuca, GB, Brasil. *Brasil Florestal*. 4(16):7-25.
- Crump M. L. 1986. Homing and site fidelity in a neotropical frog, *Atelopus varius* (Bufonidae). *Copeia*. (2):438-414.
- Crump M. L. 1988. Aggression in harlequin frogs: male-male competition and a possible conflict of interest between the sexes. *Anim. Behav.* 36:1064-1077.
- Davies N. B., Halliday, T. R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*. 274:683-685.
- Dawkins R., Krebs J. R. 1978. *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 494p.
- Del-Claro K. 2004. *Comportamento animal: uma introdução à ecologia comportamental*. Valência: Tundra Ediciones. 104 p.
- Denton J. S., Beebee T. J. C. 1993. Density-related features of natterjack toad (*Bufo calamita*) populations in Britain. *J. Zool. Lond.* 299:105-119.
- Dingle H, Candwell R. L. 1968. The aggressive and territorial behavior of the mantis shrimp *Gonodactylus bredini* Manning (Crustacea Stomapoda). *Behaviour*. 33:115-136.
- Donnelly M. A., Guyer C. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylidfrogs. *Oecologia*, 98:291-302.
- Duellmann W. E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatidae frogs. *Herpetologica*. 22(3):217-221.
- Duellman W. E.; Savitzky, A. H. 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. *Herpetologica*. 32(4):401-404.
- Duellman, W. E.; Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*. New York: McGraw-Hill Book. 670 p.
- Durant P., Dole J. M. 1975. Aggressive behavior in *Colostethus* (= *Prostherapis*) *collaris* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica*. 31:23-26.

- Dyson M. L., Passmore N. L. 1992. Inter-male spacing and aggression in African painted reed frogs. *Hyperolius marmoratus*. *Ethology*. 91:237-247.
- Fitzinger L. 1826. Neue classification der reptilien nach ihren natürlichen verwandtschaften. Viena: Museums zu Wien. 66p.
- Forester D. C., Cover J., Wisniewski A. 1993. The influence of time residency on the tenacity of territorial defense by the dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Herpetologica*. 49:94-99.
- Fretwell S. D. 1972. Population in a seasonal environment. Princeton: University press. 217 p.
- Fritzsche B., Ryan M. J., Wilczynski W., Hetherington, T. E., Walkowiak, W. (editors). 1988. The evolution of amphibian auditory system. New York, John Wiley.
- Gabor C. R., Jaeger R. G. 1995. Resource quality affects the agonistic behavior of territorial salamanders. *Animal Behaviour*. 49:71-79.
- Gaston K. J. 1994. Measuring geographic range sizes. *Ecography*. 17:198-205.
- Given M. F. 1988. Territoriality and aggressive interactions of male carpenter frogs, *Rana virgatipes*. *Copeia*. 1988:411-421.
- Gottsberger B., Gruber, E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a Neotropical anuran community. *J. Trop. Ecol.*, 20:271-280.
- Greer B. J., Wells K. D. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical American frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica*. 36(4):318-326.
- Haddad C. F. B., Giaretta, A. A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura, Leptodactylidae). *Herpetologica*. 55:324-333.
- Hairston N. G. 1980. Evolution under interspecific competition: field experiments in terrestrial salamanders. *Evolution*. 34:409-420.
- Halloy, M., Espinoza, R. E. 2000. Territorial encounters and threat displays in the neotropical frog *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae). *Herpetol. Nat. Hist.* 7(2):175-180.
- 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. *J. Nat. Hist.*, 39(19):1675-1685.
- Hartmann M. T.; Hartmann, P. A., Haddad, C. F. B. 2006. Repertório vocal de *Hylodes phyllodes* (Amphibia, Anura, Hylodidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*. 46(17).

- Hatano F. H., Rocha C. F. D., Sluys M. V. 2002. Environmental factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hylodes phyllodes*: Leptodactylidae). *J. Herpetol.* 36(2):314-318.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *J. Mammal.* 30(1):1-18.
- Heller H. C. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): interspecific aggression. *Ecology*, 52:312-329.
- Heyer W. R., Rand A. S.; Cruz, C. A. G., Peixoto O. L. 1988. Decimations, extinctions and colonizations of frogs populations in Southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica.* 20(3):230-235.
- Heyer W. R., Rand A. S., Cruz C. A. G., Peixoto O. L., Nelson C. E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arq. Zool. São Paulo.* 31(4):231-410.
- Hödl W., Amézquita A. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. In: M. J. Ryan editor. *Anuran communication*. Washington, DC: Smithsonian Institution. p. 121-141.
- Hoffman A. A. 1987. Territorial encounters between *Drosophila* males of different sizes. *Anim. Behav.* 35:1899-1901.
- Howard, H. E. 1920. *Territory in bird life*. London: John Murray.
- Howard, R. D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology.* 59(4):789-798.
- ICMBIO. 2008. Parque Nacional da Tijuca: plano de manejo. Brasília: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade.
- Kaufmann J. H. 1962. Ecology and social behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panamá. *University of California Publications in Zoology.* 60:95-222.
- Kaufmann J. H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58:1-20.
- Krebs J. R. 1982. Territorial defence in the great tit, *Parus major*: do residents always win?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:185-194.
- Krebs, J. R., Davies N. B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Oxford: Blackwell.
- Lemckert F. L., Shine R. 1993. Costs of reproduction in a population on the frog *Crinia signifera* (Anura: Myobatrachidae) from Southeastern Australia. *J. Herpetol.* 27(4):420-425.
- Lima A. P., Caldwell J. P., Biavati G. M. 2002. Territorial and reproductive behavior of an Amazonian dendrobatid frog, *Colostethus caeruleodactylus*. *Copeia.* 2002 :44-51.

- 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]. [Góias]: Universidade Federal de Goiás.
- Lopes F. S., De Marco JR P. 2000. Comportamento territorial em insetos: aspectos conceituais e estudos de casos. In: Martins R. P., Lewinsohn, T. M., Barbeitos M. S., editors. Ecologia e comportamento de insetos. Série Oecologia Brasiliensis. 8:193-222.
- MacVey, M. E.; Zahary, R. G.; Perry, D.; MacDougal, J. 1981. Territoriality and homing behavior in poison-dart frog (*Dendrobates pumilio*). Copeia. 1981:1-8.
- Maher C. R, Lott D. F. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. Anim. Behav. 49:1581-1597.
- Martof B. S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. Ecology. 34(1):165-174.
- Mathis A., Jaeger R. G., Keen H., Ducey P. K., Walls S. C., Buchanan B. W. 1995. Aggression and territoriality by salamanders and a comparison with the territorial behavior of frogs. In: H. Heathole , Sullivan B. K. , editors. Amphibian biology. Chipping Norton, New South Wales, Australia: Surrey Beatty and Sons. p. 633-676.
- Mohr C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. Am. Mid. Nat. 37:223-249.
- Morton, E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. Am. Nat. 111(981):855-869.
- Narvaes P., Rodrigues M. T. 2005. Visual communication, reproductive behavior, and home range of *Hylodes dactylocinus* (Anura, Leptodactylidae). Phyllomedusa. 4(2):147-158.
- Narvaes P. 1997. Comportamento territorial e reprodutivo de uma nova espécie de *Hylodes* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil [Dissertação]. [São Paulo, SP]: Universidade de São Paulo. 104 p.
- Noble G. K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. Auk. 56:263-273.
- Oberski I. M., Wilson, J. D. 1991. Territoriality and site-related dominance: on two related concepts in avian social organization. Ethology. 87:225-236.
- Ostfeld R. S. 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents. Am. Nat. 126:1-15.
- Parker W. S. 1974. Home range, growth, and population density of *Uta stansburiana* in Arizona. J. Herpetol. 8(2):135-139.
- Pombal JR J. P, Sazima I. , Haddad C. F. B. 1994. Breeding behaviour of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). J. Herpetol.

28:516-519.

Poole, T. B.; Morgan, D. R. Social and territorial behavior of laboratory mice (*Mus musculus* L.) in small complex areas. *Anim. Behav.* 24:476-480.

Pröhl, H. 2005. Territorial behavior in dendrobatid frogs. *J. Herpetol.* 39(3):354-365.

Rand, A. S.; Gorman, G. C.; Rand, W. M. 1975. Natural history, behavior, and ecology of *Anolis agassizi*. *Smithson. Contrib. Zool.* 176:27-38.

Ringler M., Ursprung E., Hödl W. 2009. Site fidelity and patterns of short- and long-term movement in the brilliant-thighed poison frog *Allobates femoralis* (Aromobatidae). *Behav. Ecol. Sociobiol* [Internet][Acesso em: 5 jun. 2009].

Robertson J. G. M. 1986. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Anim. Behav.* 34:763-772.

Roithmair M. E. 1992. Territoriality and male mating success in the dart-poison frog *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology.* 92:331-343.

Ryan M. J. 1988. Energy, calling, and selection. *Am. Zool.* 28:885-898.

Ryan M. J. 2001. *Anuran communication*: Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Schiesari L. C. 1996. Territorialidade em *Eleutherodactylus fenestratus* (Steindachner) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae)[Dissertação]. [São Paulo (SP)]: Universidade de São Paulo. 96 p.

Setz E. A. F. 1991. Métodos de quantificação de comportamentos de primatas em estudos de campo. *A Primatologia no Brasil.* 3:411-435

Sexton O. J 1960. Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid frog *Prostherapis trinitatis*. *Ecology.* 41:107-115.

Shine R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia.* 1979: 297-306.

Silva-e-Souza V. C. 2007. Influência de fatores ambientais e sociais na atividade de vocalização de *Hylodes nasus* (Lichtenstein, 1823) (Anura, Hylodidae) na Floresta da Tijuca, Rio de Janeiro – RJ [Monografia]. [Rio de Janeiro (RJ)]: Universidade Gama Filho.

Smith J. M., Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature.* 246:15-18.

Stamps, J. A. 1973. Displays and social organization in female *Anolis aeneus*. *Copeia.* 2010:264-272.

Taigen T. L., Wells, K. D. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *J. Comp. Physiol. B.* 155:163-170.

- Tejedo M. 1992. Large male mating advantage in natterjack toads, *Bufo calamita*: sexual selection or energetic constraints? *Anim. Behav.* 44:557-569.
- Wells K. D. 1977. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology.* 58:750-762.
- Wells K. D. 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. *Anim. Behav.* 26:1051-1063.
- Wells K. D. 1980a. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colosthetus inguinalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6:199-209.
- Wells, K. D. 1980b. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colosthetus trinitatis*). *Herpetologica.* 36(2):189-199.
- Wells, k. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians: The University of Chicago Press. 1148 p.
- Wells K. D., Schwartz J. J. 1984. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: aggressive calls. *Behaviour.* 91(1/3):128-145.
- Weygoldt, P. 1989. Changes in the composition of mountain stream frog communities in the atlantic mountains of Brazil: frogs as indicators of environment deterioration? *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 234(4):249-255.
- Weygoldt P., Carvalho-e-Silva S. P. 1992. Mating and oviposition in the hylodine frog *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia.* 13:35-45.
- Whitham T. G. 1986. Costs and benefits of territoriality: behavioral and reproductive release by competing aphids. *Ecology.* 67:139-147.
- Whitney C. L., Krebs J. R. 1975. Mate selection in Pacific tree frogs. *Nature.* 255:325-326.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology.* Havard: Belknap.
- Wogel H., Abrunhosa P. A., Pombal JR J. P. 2004a. Vocalizations and aggressive behavior of *Phyllomedusa rohdei* (Anura: Hylidae). *Herpetological Review.* 35:239-243.
- Wogel H., Abrunhosa P. A., Weber L. N. 2004b. The tadpole, vocalizations and visual displays of *Hylodes nasus* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia.* 25:219-227.
- Zimmerman E. 1990. Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae. In: W. Hanke, organizador. *Biology and physiology of amphibians.* New York: Gustav Fischer Verlag Stuttgart. p. 62-73.