

# Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 46(17):203-209, 2006

www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

## REPERTÓRIO VOCAL DE *HYLODES PHYLLODES* (AMPHIBIA, ANURA, HYLODIDAE)

MARÍLIA T. HARTMANN<sup>1,2</sup>

PAULO A. HARTMANN<sup>2</sup>

CÉLIO F.B. HADDAD<sup>3</sup>

### ABSTRACT

*Hyllodes phyllodes* is a diurnal frog, found in mountain streams in the Atlantic forest. Five vocalization types of *H. phyllodes* are described here, along with the social behavior with which they are associated. These five vocalizations include two types of advertisement calls, a courtship call, a territorial call, and a call emitted during the intervals between male-male conflicts. Frogs were studied from January 2001 to November 2002, in riverine creeks of the Atlantic forest, at Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, Municipality of Ubatuba, state of São Paulo. Frogs were observed throughout the day, for a total of 80 hours of observations and recordings of 22 individuals. The advertisement call in this study is slightly different than that originally described, and may be due to environmental conditions, or behavioral variations, at the time of recording. Vocal adaptations of diurnal species that live in a noisy aquatic environment permit aural communication in a range of sounds outside those of the water noises. Thus, the calls of *H. phyllodes* have a dominant frequency much higher than that of the noise of the water current – that is, greater than 3.5 kHz. We show here that *H. phyllodes* has the richest known vocal repertoire within the genus *Hyllodes*.

KEY-WORDS: *Hyllodes*, call, vocal repertoire, Atlantic forest.

### INTRODUÇÃO

O gênero *Hyllodes* Fitzinger, 1826, alocado recentemente na família Hyloidae (Grant *et al.*, 2006) inclui atualmente 20 espécies distribuídas em quatro grupos de espécies, com base em morfologia externa:

*H. glaber*, *H. lateristrigatus*, *H. mertensi* e *H. nasus* (Heyer, 1982; Frost, 1985; Nascimento *et al.*, 2001). *Hyllodes phyllodes* pertence ao grupo de *H. lateristrigatus*, caracterizado por espécies de tamanho pequeno a moderado, forma do corpo delgada, dorso liso e, em muitos membros, com uma clara linha dorsolateral (Heyer, 1982), sendo

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná. E-mail: mhartmann@ufpr.br

<sup>2</sup> Universidade Federal de Santa Maria – UNIPAMPA, Campus São Gabriel. E-mail: paulo.hartmann@smail.ufsm.br

<sup>3</sup> Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, São Paulo, Brasil. E-mail: haddad@rc.unesp.br

considerado o grupo mais diversificado, com 13 espécies descritas (Heyer & Cocroft, 1986; Nascimento *et al.*, 2001). Os indivíduos de *H. phyllodes* são encontrados ativos durante o dia, o que é observado em todo o gênero. *Hylodes phyllodes* ocorre em córregos de montanha ou filetes de água associados à Floresta Atlântica (Heyer *et al.*, 1990) e se distribui entre altitudes de 20 a 900 m acima do nível do mar (20 a 300 m, este estudo, 900 m na Estação Ecológica de Boracéia, Município de Salesópolis, SP; Heyer *et al.*, 1990).

O canto de anúncio de *H. phyllodes* foi descrito por Heyer & Cocroft (1986), gravado em Boracéia, SP e análises sobre os fatores ambientais que afetam a atividade de canto desta espécie foram feitas por Hatano *et al.* (2002) em Ilha Grande, RJ, mas nenhuma outra vocalização desta espécie foi citada por estes autores. As vocalizações de anúncio da maioria das espécies do grupo de *H. lateristrigatus* já foram descritas (exceções são *H. ornatus* e *H. vanzolinii*; Heyer & Cocroft, 1986), assim como de grande parte das espécies do gênero. No entanto, na maioria dos estudos com espécies de *Hylodes* são descritos de dois a três tipos de cantos por espécie (e.g., Heyer & Cocroft, 1986; Heyer *et al.*, 1990; Haddad & Pombal, 1995; Haddad *et al.*, 1996; Haddad & Giarretta, 1999; Pavan *et al.*, 2001; Nascimento *et al.*, 2001; Lingnau, 2003; Wogel *et al.*, 2004). Apenas para *H. asper* foram registradas quatro vocalizações distintas: canto de anúncio, territorial, corte e agonístico (Haddad & Giarretta, 1999). No presente estudo, caracterizamos cinco tipos de vocalizações de *Hylodes phyllodes* relacionadas com o comportamento social desta espécie: dois tipos de cantos de anúncio, canto de corte, canto territorial e canto de intervalo de briga.

## MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado entre janeiro de 2001 e novembro de 2002 em córregos na Mata Atlântica, dentro da área do Núcleo Picinguaba (23°23'S, 44°50'W, entre 20 a 300 m acima do nível do mar), Parque Estadual da Serra do Mar, no Município de Ubatuba, Estado de São Paulo. As observações foram realizadas em vários horários do dia, totalizando 80 horas de observações e gravação de 22 espécimes. O observador sentava-se próximo ao indivíduo escolhido, colocava o gravador e o microfone sobre rochas próximas a uma distância média de 50 cm, direcionando o microfone ao macho a ser gravado, até que o canto fosse emitido normalmente pelo indivíduo. A gravação era iniciada somente após o macho retornar a sua atividade de canto. Quando o indivíduo inibia-se com a presença do observador, o

microfone e gravador eram deixados ligados e o observador afastava-se para fora do alcance visual do indivíduo a ser gravado. O canto territorial foi gravado com o uso de “playbacks” de canto de anúncio ou quando emitido espontaneamente por um macho. Com os “playbacks”, o canto de anúncio foi tocado próximo a um macho vocalizando, a uma distância média de 50 cm. O ajuste de volume do gravador foi subjetivo e a resposta do macho foi gravada. O canto de intervalo de briga foi gravado durante uma interação agonística entre dois machos. O canto de corte foi gravado de um único casal, em comportamento de corte observado em abril de 2002.

As gravações das vocalizações foram realizadas com gravador UHER-4000 e microfone cardioide UHER M518A ou gravador Sony TCM-20DV com microfone dinâmico Philips SBC MD100. Exemplares testemunhos foram coletados e depositados na Coleção Célio F.B. Haddad (CFBH), depositada no Departamento de Zoologia, I.B., UNESP, Rio Claro, SP. A temperatura ambiente foi medida no momento de cada gravação, com termômetro de mercúrio de precisão 0,5 °C.

A análise das gravações foi realizada em computador Power Macintosh, usando programa Canary, versão 1.2. Os sons foram digitalizados em 22 kHz e os sonogramas foram produzidos com FFT de 256 pontos. Foram analisadas sete características acústicas: duração do canto, duração do intervalo entre cantos, número de notas, duração das notas, duração do intervalo entre as notas, frequência sonora e taxa de repetição de cada canto de anúncio por minuto.

Neste estudo utilizamos as seguintes definições: o termo canto foi considerado sinônimo de vocalização, significando o conjunto de emissões sonoras da espécie e nota foi considerada a unidade funcional do canto (Castanho, 2000).

## RESULTADOS

*Canto de anúncio:* O canto de anúncio de nove machos apresentou duração média de  $4,65 \pm 4,79$  s (amplitude de 0,38-23,83 s,  $n = 52$  cantos), com intervalo médio entre os cantos de  $4,18 \pm 1,77$  s (amplitude de 0,9-9,3 s,  $n = 48$  intervalos entre cantos). Os cantos podem ser constituídos de 4 a 185 notas ( $35,96 \pm 37,39$ ,  $n = 51$  cantos). Cada nota apresentou duração média de  $0,039 \pm 0,006$  s (amplitude de 0,013-0,057 s,  $n = 331$  notas), com intervalo médio entre elas de  $0,070 \pm 0,021$  s (amplitude de 0,035-0,218 s,  $n = 330$  intervalos entre notas); normalmente as notas formaram pares no final

do canto. A taxa de repetição registrada foi de 6,08 cantos de anúncio por minuto ( $n = 12$  machos). O canto de anúncio apresentou estrutura harmônica, sendo possível visualizar três harmônicos. O primeiro harmônico apresentou frequência entre 2,66 e 3,43 kHz, o segundo harmônico entre cerca de 3,64 e 5,22 kHz e o terceiro harmônico, menos energético, entre cerca de 5,5 e 6,0 kHz (Fig. 1a).

Em três indivíduos (somente um gravado), após a emissão do canto de anúncio, como descrito na figura 1a, houve uma modificação no ritmo e no número das notas, na intensidade e na estrutura do canto, fazendo com que a vocalização soasse diferente do canto de anúncio. Depois de emitir essa seqüência de notas incomuns, o macho voltava a emitir normalmente o canto de anúncio. Nenhuma interação foi observada durante a emissão desses cantos. A duração média deste tipo de canto foi de  $1,40 \pm 0,12$  s (amplitude de 1,23-1,52 s,  $n = 4$  cantos) e o intervalo médio entre os cantos de  $0,34 \pm 0,16$  s (amplitude de 0,18-0,51 s,  $n = 3$ ). Os cantos apresentaram de 9 a 12 notas ( $10,75 \pm 1,25$ ,  $n = 4$ ), com duração média de  $0,05 \pm 0,007$  s (amplitude de 0,03-0,06 s,  $n = 21$  notas) e intervalo médio entre as notas de  $0,09 \pm 0,07$  s (amplitude de 0,04-0,26 s,  $n = 20$ ). Os cantos apresentaram estrutura harmônica, com frequência dominante entre 3,61 e 4,99 kHz (Fig. 1b).

*Canto de corte:* Somente um macho foi gravado em comportamento de corte. No momento da gravação, o casal estava sozinho, de frente um para o outro, quase se tocando. O comportamento de corte durou cerca de uma hora até que o macho entrou no ninho submerso, sendo seguido pela fêmea. Não foram emitidos muitos cantos de corte durante o comportamento, que foi mais de interações táteis entre o macho e a fêmea. O canto de corte foi composto por dois tipos de notas. As notas do tipo 1 foram semelhantes às da vocalização de anúncio em relação à duração, intervalo e frequência dominante, porém com intensidade mais baixa e maior ênfase energética no segundo harmônico (Fig. 1c). As notas do tipo 2 foram mais curtas (duração da nota =  $0,022 \pm 0,004$ , amplitude =  $0,017-0,025$  s,  $n = 9$  notas) emitidas em grupos de 2 a 3 notas. As notas do tipo 2 apresentaram frequência dominante entre 4,55 e 5,39 kHz (Fig. 1c). Durante o comportamento de corte, o único macho gravado emitiu seqüências apenas contendo as notas do tipo 1 e seqüências onde grupos de notas do tipo 1 eram separadas por grupos de duas a três notas do tipo 2. O número de notas (tipo 1 e 2) por canto de corte foi de  $9,8 \pm 3,58$  (amplitude de 7-16 notas por canto,  $n = 10$ ).

*Canto territorial:* O canto territorial foi emitido pelo macho residente quando um intruso entrava em seu

território. Este canto foi emitido durante os experimentos de “playback”, utilizando cantos de anúncio. A duração média do canto territorial foi de  $0,254 \pm 0,158$  s (amplitude de 0,104-0,285 s,  $n = 50$  cantos de 4 machos) e com intervalo médio entre cantos de  $0,945 \pm 0,735$  s (amplitude de 0,240-1,539 s,  $n = 48$  intervalos entre cantos). O canto é composto por 2 a 3 notas curtas ( $2,74 \pm 0,44$  notas,  $n = 50$  cantos), com frequência dominante no terceiro harmônico, entre 4,55 e 5,12 kHz. A duração média das notas é de  $0,037 \pm 0,027$  s (amplitude de 0,007-0,155 s,  $n = 86$  notas). A primeira nota é mais curta que as demais (primeira nota =  $0,024 \pm 0,008$  s, amplitude de 0,007-0,041 s,  $n = 32$  notas; segunda nota =  $0,034 \pm 0,005$  s, amplitude de 0,023-0,046 s,  $n = 32$  notas; terceira nota =  $0,059 \pm 0,052$  s, amplitude de 0,025-0,155 s,  $n = 22$ ). O intervalo médio entre as notas é de  $0,059 \pm 0,013$  s (amplitude de 0,039-0,095 s,  $n = 54$ ). A taxa de repetição é de 46,2 cantos por minuto ( $n = 4$  machos) (Fig. 1d).

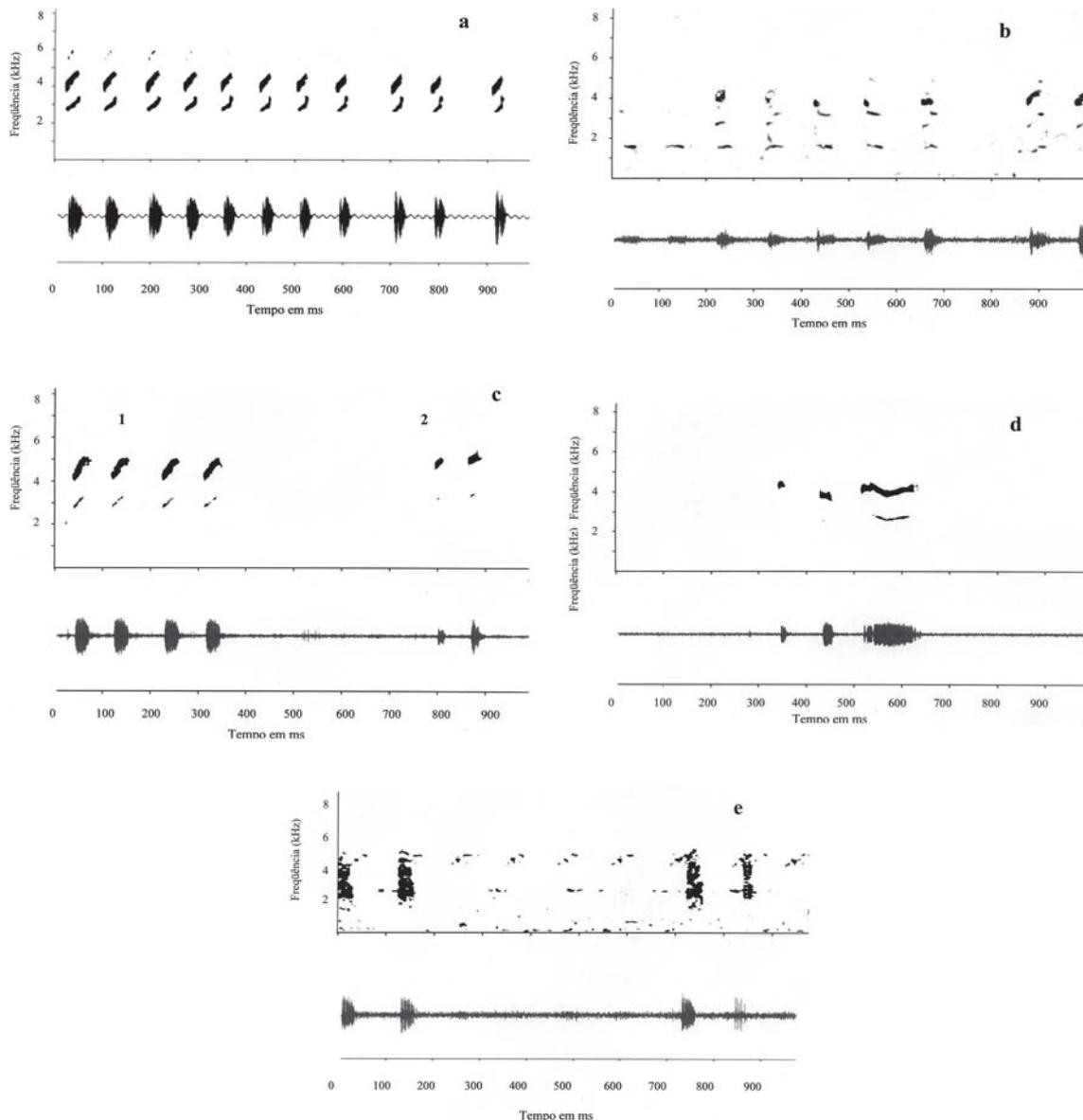
*Canto de intervalo de briga:* Os machos apresentaram um combate ritual (veja a descrição do comportamento em Hartmann *et al.*, 2005). Nos intervalos do combate os machos se separavam, ficando distantes um do outro. Em duas ocasiões um dos machos que estava em combate ritual, emitiu o canto de intervalo de briga ( $n = 2$  machos). A duração média deste canto foi de  $0,139 \pm 0,048$  s (amplitude de 0,130-0,292 s,  $n = 26$  cantos de 2 machos), com intervalo médio entre os cantos de  $0,774 \pm 0,892$  s (amplitude de 0,412-0,993 s,  $n = 25$ ). O canto possui de 1 a 4 notas. Cada nota apresenta duração média de  $0,062 \pm 0,047$  s (amplitude de 0,018-0,188 s,  $n = 58$  notas) e intervalo entre elas de  $0,008-0,101$  s ( $0,060 \pm 0,029$  s,  $n = 28$  intervalos entre notas). A primeira nota foi mais curta que as demais, com duração média de  $0,034 \pm 0,008$  s (amplitude de 0,018-0,055 s,  $n = 23$  notas). A segunda nota apresentou duração média de  $0,079 \pm 0,050$  (amplitude de 0,025-0,183 s,  $n = 24$  notas). Na terceira e quarta notas a duração média foi de  $0,050 \pm 0,019$  s (amplitude de 0,031-0,080 s,  $n = 9$  notas). A taxa de repetição foi de 63,39 cantos por minuto ( $n = 2$  machos). A frequência dominante do canto de intervalo de briga esteve entre 1,75-5,29 kHz (Fig. 1e).

## DISCUSSÃO

O canto de anúncio descrito neste estudo apresenta pequenas diferenças em relação ao canto descrito por Heyer & Cocroft (1986) para a localidade de Boracéia, SP. Em Picinguaba, o canto de *H. phyllodes* teve maior

duração (0,38-23 s) e maior número de notas (4-185 notas) em relação a descrição original (1,05-2,10 s e 12-20 notas, respectivamente). No entanto, a frequência do canto foi semelhante nas duas populações. Como a frequência do canto é espécie específica e uma propriedade do canto de anuros considerada estável (Bee *et al.*, 2001), é possível que estas diferenças entre duração e número

de notas resultem de diferenças populacionais, relativas às condições ambientais e/ou características comportamentais dos indivíduos gravados nas duas localidades. De acordo com Heyer & Cocroft (1986) e Heyer *et al.* (1990), *H. phyllodes* canta esporadicamente em Boracéia, diferentemente de Pinguaba, onde a espécie é abundante e vocalmente conspícua durante todo



**Figura 1.** Sonograma (acima) e oscilograma (abaixo) do repertório vocal de *Hylodes phyllodes*, gravado em Pinguaba, Ubatuba, SP. **(a)** Canto de anúncio – gravado em 16 de dezembro de 2000, temperatura do ar = 24 °C e temperatura da água = 22 °C. **(b)** Modificação do canto de anúncio, gravado em 16 de agosto de 2002, temperatura do ar = 21 °C e temperatura da água = 19 °C. **(c)** Canto de corte, gravado em 12 de abril de 2002, temperatura do ar = 26 °C e temperatura da água = 22 °C. Números 1 e 2 na figura indicam nota do tipo 1 e nota do tipo 2. **(d)** Canto territorial, gravado em 13 de abril de 2002, temperatura do ar = 26 °C e temperatura da água = 22 °C. **(e)** Canto de intervalo de briga com quatro notas, gravado em 21 de agosto de 2002, temperatura do ar = 20 °C e temperatura da água = 19 °C.

o ano. O maior número de indivíduos interagindo num mesmo local pode ser responsável pelas maiores amplitudes na duração e número de notas das vocalizações de anúncio em Pinguaba e mesmo pelo uso de outros tipos de vocalizações pelos machos. É conhecido que machos de outras espécies de anuros podem modificar o comportamento de canto em resposta a machos coespecíficos e heteroespecíficos (Schwartz & Wells, 1984).

A utilização de um canto incomum, semelhante ao canto de anúncio, como o que foi aqui descrito para *H. phyllodes* é de difícil interpretação. As razões para a utilização destes cantos incomuns podem ser tão diversas quanto obscuras. No entanto, é possível que a utilização de cantos modificados esteja relacionada ao aumento da complexidade do canto, com a inclusão de notas diferentes que podem tornar o canto mais atrativo para fêmeas (e.g., Ryan, 1985; 1988; Wilczynski *et al.* 1995). Cantos complexos podem indicar à fêmea a “qualidade do macho” (Ryan, 1983) ou mostrar a localização do macho mais facilmente (Wells & Scharz, 1984), especialmente em um ambiente com ruído como os riachos. No entanto, no momento não há uma explicação conclusiva sobre a função deste canto em *H. phyllodes*.

O canto de corte é semelhante ao canto de anúncio, mas apresenta intensidade menor (a intensidade não foi medida com equipamento; sendo apenas auditivamente avaliada). As notas curtas do canto de corte de *H. phyllodes* se assemelham às notas do seu próprio canto territorial, semelhante ao que foi observado em *H. dactylocinus* (considerado canto territorial e de corte por Narvaes, 1997).

Nos trabalhos de campo, foi possível observar que o canto territorial foi comumente emitido por *H. phyllodes*, embora só tenha sido gravado para quatro machos. No uso de “playback”, houve pronta resposta ao som do canto de anúncio. O mesmo ocorreu quando outro indivíduo se aproximou de um macho vocalizando. Essa característica de emitir o canto territorial quando um macho percebe a presença de outro pode servir para evitar os riscos de um combate físico (e.g., Martins *et al.*, 1998). Em várias observações de interações agonísticas o intruso fugiu ( $n = 5$  de 8), possivelmente devido ao sucesso do canto territorial em inibir um combate; no entanto, o combate pode ocorrer como último escalonamento do comportamento territorial de *Hylodes phyllodes* (Hartmann *et al.*, 2005).

O canto de intervalo de briga foi emitido quando os machos se separavam durante o ritual de combate. Nitidamente esse canto foi um som de agressão entre os machos, possivelmente como uma tentativa de

espaçar os machos em disputa territorial, semelhante ao descrito para o canto de encontro (Haddad, 1995). Mas diferente do canto de encontro, que é emitido por machos muito próximos em momentos que antecedem as agressões físicas (Haddad, 1995), o canto de intervalo de briga aqui descrito para *H. phyllodes* foi utilizado em um comportamento muito específico durante o ritual de combate. Neste caso, os machos entraram em combate, se separaram por alguns minutos e provavelmente utilizaram o canto de intervalo de briga para determinar se a disputa continuaria ou não. Preferimos então nomear o canto com o tipo de comportamento em que está associado, buscando o melhor entendimento do uso do repertório vocal em anfíbios anuros.

Adaptações na vocalização de espécies diurnas que vivem em riachos de correnteza permitem a comunicação sonora em um canal livre do barulho d’água. Os cantos de *H. phyllodes* têm frequência dominante acima do barulho da correnteza, ou seja, maior que 3,5 kHz (discussão sobre as frequências do canto de *Hylodes* acima do barulho da água em Vielliard & Cardoso, 1996). O canto de anúncio dessas espécies e de muitas outras que vivem em ambientes ruidosos, precisa ser propagado a grandes distâncias; para tanto precisa se destacar do barulho do riacho e se propagar com o mínimo de degradação possível no ambiente. Estas características traduzem-se em notas curtas e puras com concentração de energia numa faixa temporal estreita acima do barulho de fundo do ambiente, ritmicamente separadas dentro de seqüências (e.g., Dubois & Martens, 1984), com intervalos iguais ou maiores que a duração das notas (Vielliard & Cardoso, 1996). Esse padrão é o mesmo de outras espécies de *Hylodes* (Heyer, 1982; Haddad & Pombal, 1995; Haddad *et al.*, 1996; Haddad & Giaretta, 1999; Nascimento *et al.*, 2001; Wogel *et al.*, 2004) e também ocorre em *Crossodactylus caramaschii* (que também utiliza riachos de correnteza; Bastos & Pombal, 1995). Em *Cycloramphus boraceiensis* e *C. semipalmatus*, espécies que vivem em riachos de correnteza, as vocalizações não apresentam seqüências ritmadas, mas apresentam as outras duas características (Heyer *et al.*, 1990).

Este estudo identifica *H. phyllodes* como a espécie com o repertório vocal mais rico do gênero até o momento. Possivelmente outras espécies de *Hylodes* apresentam uma grande variedade de cantos associada aos diferentes comportamentos, como a territorialidade e os sinais visuais descritos, por exemplo, para *H. asper* (Haddad & Giaretta, 1999) e *H. phyllodes* (Hartmann *et al.*, 2005). São necessários mais estudos de comportamento e vocalização para entender melhor a biologia destes anfíbios diurnos.

## RESUMO

*Hyllodes phyllodes* é um anfíbio diurno, que ocorre em córregos de montanha associados à Floresta Atlântica. Neste estudo, são caracterizados cinco tipos de vocalizações de *Hyllodes phyllodes* relacionadas com o comportamento social desta espécie: dois tipos de canto de anúncio, canto de corte, canto territorial e canto de intervalo de briga. O estudo foi realizado entre janeiro de 2001 e novembro de 2002 em córregos na Mata Atlântica, dentro da área do Núcleo Picinguaba, Parque Estadual da Serra do Mar, no Município de Ubatuba, Estado de São Paulo. As observações foram realizadas em vários horários do dia, totalizando 80 horas de observações e gravação de 22 espécimes. O canto de anúncio descrito neste estudo apresentou pequenas diferenças em relação ao canto descrito originalmente, mas estas diferenças provavelmente são resultado de condições ambientais e/ou características comportamentais dos indivíduos gravados em Picinguaba e Boracéia. Adaptações na vocalização de espécies diurnas que vivem em riachos de correnteza permitem a comunicação sonora em um canal livre do barulho d'água, deste modo, os cantos de *H. phyllodes* têm frequência dominante acima do barulho da correnteza, ou seja, maior que 3,5 kHz. Este estudo identifica *H. phyllodes* como a espécie com o repertório vocal mais rico do gênero.

PALAVRAS CHAVE: *Hyllodes*, canto, repertório vocal, Mata Atlântica.

## AGRADECIMENTOS

A Luis O.M. Giasson pelo auxílio nas atividades de campo. Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis pela licença de captura, coleta e transporte (licença número 025/02-RAN-IBAMA) e ao Instituto Florestal, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, pela permissão de acesso e apoio logístico. Ao CNPq, Capes e Fapesp pelas concessões de bolsas e auxílios financeiros.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bastos, R.P. & Pombal Jr., J.P. 1995. New species of *Crossodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic rain forest of Southeastern Brazil. *Copeia*, 1995:436-439.
- Bee, M.A.; Kozich, C.E.; Blackwell, K.J. & Gerhardt, H.C. 2001. Individual variation in advertisement calls of territorial male green frogs, *Rana clamitans*: implication for individual discrimination. *Ethology*, 107:65-84.
- Castanho, L.M. 2000. *História natural de uma comunidade de anuros da região de Guaraqueçaba, litoral norte do Estado do Paraná*. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro. (Tese de doutorado).
- Dubois, A. & Martens, J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. *Journal für Ornithologie*, 125:455-463.
- Frost, D.R. (Ed.). 1985. *Amphibian Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference*. Allen Press, Lawrence.
- Grant, T.; Frost, D.R.; Caldwell, J.P.; Galiardo, R.; Haddad, C.F.B.; Kok, P.J.R.; Means, D.B.; Noonan, B.P.; Schargel, W. E.; Wheeler, W. 2006. Phylogenetic systematics of dart poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299:1-262.
- Haddad, C.F.B. 1995. Comunicação em anuros. *Anais de Etologia*, 13:116-132.
- Haddad, C.F.B. & Giaretta, A.A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hyllodes asper* (Anura, Leptodactylidae). *Herpetologica*, 55:324-333.
- Haddad, C.F.B. & Pombal Jr., J.P. 1995. A new species of *Hyllodes* from southeastern Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 51:279-286.
- Haddad, C.F.B.; Pombal Jr., J.P. & Bastos, R.P. 1996. New species of *Hyllodes* from the Atlantic forest of Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). *Copeia*, 1996:965-969.
- Hartmann, M.T.; Giasson, L.O.M.; Hartmann, P.A. & Haddad, C.F.B. 2005. Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. *Journal of Natural History*, 39:1675-1685.
- Hatano, F.H.; Rocha, C.F. & Sluys, M.V. 2002. Environmental factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hyllodes phyllodes*: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 36:314-318.
- Heyer, W.R. & Cocroft, R.B. 1986. Descriptions of two new species of *Hyllodes* from the Atlantic forest of Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 99:100-109.
- Heyer, W.R. 1982. Two new species of the frog genus *Hyllodes* from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 95:377-385.
- Heyer, W.R.; Rand, A.S.; Cruz, C.A.G.da; Peixoto, O.L. & Nelson, C.E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, 31(4):231-410.
- Lingnau, R. 2003. *Comunicação acústica e visual, territorialidade e comportamento reprodutivo de *Hyllodes heyeri* (Anura: Leptodactylidae) no município de Morretes, Estado do Paraná, Brasil*. Universidade Federal de Goiás, Goiânia. (Dissertação de Mestrado).
- Martins, M.; Pombal Jr., J.P. & Haddad, C.F.B. 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*, 19:65-73.
- Narvaes, P. 1997. *Comportamento territorial e reprodutivo de uma nova espécie de *Hyllodes* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil*. Universidade de São Paulo, São Paulo. (Dissertação de Mestrado).
- Nascimento, L.B.; Pombal Jr., J.P. & Haddad, C.F.B. 2001. A new frog of the genus *Hyllodes* (Amphibia: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Brazil. *Journal of Zoology*, 254:421-428.
- Pavan, D.; Narvaes, P. & Rodrigues, M.T. 2001. A new species of leptodactylid frog from the Atlantic forest of southeastern Brazil with notes on the status and the speciation of the *Hyllodes* species groups. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41:407-425.
- Ryan, M.J. 1988. Constraints and Patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: Frittsch, B.; Ryan, M.J.; Wilczynski, W.; Hetherington, T.E. & Walkiwak, W. (Eds),

- The evolution of the Amphibian auditory System*. John Wiley, New York, p. 637-677.
- Schwartz, J.J. & Wells, K.D. 1984. Vocal behavior of the Neotropical treefrog *Hyla phlebodes*. *Herpetologica*, 40:452-463.
- Vieliard, J.M.E. & Cardoso, A.J. 1996. Adaptação de sinais sonoros de anfíbios e aves a ambientes de riachos com corredeiras. In: Pefaur, J.E. (Ed.), II Congresso Latino Americano de Herpetologia, Venezuela. *Anais*, p.97-119.
- Wells, K.D. & Scharz, J.J. 1984. Vocal communication in a Neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: advertisement calls. *Animal Behaviour*, 32:405-420.
- Wilczynski, W. Rand, A.S. & Ryan, M.J. 1995. The processing of spectral cues by the call analysis system of the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Animal Behaviour Evolution*, 39:229-237.
- Wogel, H., Abruñhosa, P.A. & Weber, L.N. 2004. The tadpole, vocalizations and visual displays of *Hylodes nasus* (Anura, Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 25:219-117.

Recebido em: 03.07.2006

Aceito em: 17.11.2006