Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, v.63, n.4, p.685-705, out./dez.2005
ISSN 0365-4508

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DOS ANUROS EM UM BREJO DA RESERVA BIOLÓGICA DE DUAS BOCAS, SUDESTE DO BRASIL [1]

(Com 5 figuras)

GUSTAVO M. PRADO [2, 3, 4, 5]
JOSÉ P. POMBAL JR. [2, 4, 6]

RESUMO: Este estudo teve como objetivo verificar a ocorrência de partilha espacial e temporal entre as espécies de anuros em atividade reprodutiva em um brejo localizado na Reserva Biológica de Duas Bocas, Espírito Santo, sudeste do Brasil. Para avaliar a distribuição espacial, foram determinadas a altura do sítio de vocalização em relação à água (ocupação vertical) e a ocupação horizontal de microambientes do brejo. Para verificar as distribuições temporais, foram registrados o período anual e o turno diário de atividade de vocalização de cada espécie. Dezenove espécies, distribuídas em três famílias, foram registradas no brejo. Hylidae foi a família mais numerosa, seguida de Leptodactylidae e Bufonidae. A análise estatística detectou diferença significativa para a distribuição vertical dos hilídeos. Espécies das três famílias preferiram diferentes regiões e microambientes do brejo. Algumas espécies tiveram suas distribuições vertical e horizontal correlacionadas com pelo menos uma variável ambiental. O número de espécies foi positivamente correlacionado com a profundidade do brejo. As menores agregações foram observadas nos meses mais frios e as maiores, nos meses mais quentes e chuvosos do ano. O número de machos em atividade de vocalização de treze espécies foi influenciado por, pelo menos, uma variável ambiental. As análises estatísticas não mostraram diferença significativa entre os horários de início de atividade de vocalização, mas verificaram que as espécies têm horários de pico e término de atividade de vocalização significativamente diferenciados. Apesar das espécies partilharem os recursos associados à reprodução, houve alguma sobreposição quanto a todos os parâmetros avaliados neste estudo e isto sugere que as distribuições espacial e temporal não foram determinantes no isolamento reprodutivo das espécies de anuros no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas.

Palavras-chave: Anuros. Comunidade. Partilha de recursos. Reprodução.

ABSTRACT: Spatial and temporal distribution of anurans in a swamp of Reserva Biológica de Duas Bocas, Southeastern Brazil.

This study aimed to investigate space and time partitioning related to reproductive activity of anuran species in a swamp of Reserva Biológica de Duas Bocas, State of Espírito Santo, Southeastern Brasil. We evaluate space use distribution through vertical distribution, obtained by the measurement of height in relation to water, and horizontal distribution, obtained by the recognition of regions and microhabitats used as calling sites at the swamp. To verify temporal distributions, the annual activity period and daily vocalization turn of each species were recorded. Nineteen species, distributed among three families, were recorded at the swamp. Hylidae was the most numerous family, followed by Leptodactylidae and Bufonidae. Statistical analysis detected significant difference in vertical distribution of hylids. Species of three families used different microhabitats at the swamp. Vertical and horizontal distributions of nine species were influenced by environmental variables. The number of species was positively correlated with water depth. The smallest aggregations were observed in cold months and the largest, in hot and rainy months. The number of calling males of thirteen species was influenced by at least one environmental variable. Statistical analysis did not allow detection of significant differences among the onsets of species call activities, but significant differences between call activities peak and end were detected. Despite sharing reproductive resources, species had some level of overlap in all parameters searched and this suggests that spatial and temporal distributions were not determinant as a reproductive isolation mechanism of anuran species at the swamp.

Key words: Anurans. Community. Resource partitioning. Reproduction.

---

[1] Submetido em 28 de junho de 2005. Aceito em 05 de dezembro de 2005.
[2] Museu Nacional/UFRJ, Departamento de Vertebrados. Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
[3] Museu Nacional/UFRJ, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia). Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.
[4] Bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).
[5] E-mail: gmprado@ig.com.br.
[6] E-mail: pombal@acd.ufrj.br.

INTRODUÇÃO

Desde os primeiros estudos sobre partilha de recursos até o presente, o número de interações aceitas como de importância primária na organização das comunidades vem sendo ampliado gradativamente. Assim, apesar de inicialmente ter havido uma tendência implícita em considerar competição como único gerador de partilha de recursos, fatores independentes de interação interespecífica (TOFT, 1985) e fatores históricos (CADLE & GREENE, 1994; ZIMMERMAN & SIMBERLOFF, 1996) também têm sido abordados para explicar a estrutura das comunidades.

Um componente indispensável ao estudo de comunidades é a abordagem das variáveis ambientais já que, segundo BEGON, HARPER & TOWSEND (1986), nenhum sistema ecológico pode ser estudado isoladamente do ambiente no qual está inserido. Levando-se em consideração os anfíbios anuros, que além de ectotermos, em geral necessitam da manutenção da umidade da pele para respiração cutânea, fatores como temperatura e pluviosidade devem ser considerados relevantes na influência do comportamento desses organismos.

CRUMP (1974) relatou a grande variedade de estratégias de vida apresentadas por espécies de anuros tropicais, quando comparadas às de regiões temperadas. Devido à maior diversidade faunística nos trópicos, é de se esperar que haja aumento no número de interações entre espécies ecologicamente similares, o que deve aumentar a pressão para maior segregação ecológica (INGER, 1969). Para explicar a coexistência de espécies em áreas com maior diversidade, MARGALEF (1963) sugeriu que as relações entre elas sejam mais especializadas, havendo menor sobreposição de nichos. Para HEYER *et al.* (1990), espécies relacionadas tendem a apresentar similaridade ecológica em partes discretamente diferentes do ambiente, mas ainda assim a sobreposição de nichos pode existir.

Apenas nas últimas décadas um maior número de estudos buscando o conhecimento sobre a organização e estrutura das comunidades de anuros vem sendo realizado no Brasil (HÖDL, 1977; WEYGOLDT, 1986; CARDOSO & MARTINS, 1987; CARDOSO, ANDRADE & HADDAD, 1989; HEYER *et al.*, 1990; CARDOSO & HADDAD, 1992; ROSSA-FERES & JIM, 1994, 2001; BLAMIRES *et al.*, 1997; POMBAL, 1997; ARZABE, 1999; BERNARDE & DOS ANJOS, 1999; ETEROVICK & SAZIMA, 2000; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a, 2002b; ABRUNHOSA, WOGEL & POMBAL, no prelo) e muitos destes apontam para a partilha acústica como o principal fator determinante do isolamento reprodutivo. Ainda assim, HADDAD, CARDOSO & CASTANHO (1990) e HADDAD, POMBAL & BATISTIC (1994) verificaram que, em situações específicas e raras, pode ocorrer hibridação entre espécies sincronopátricas aparentadas.

Com relação à partilha espacial, enquanto HÖDL (1977) encontrou resultados favoráveis a sua ocorrência, BLAMIRES *et al.* (1997) e POMBAL (1997) verificaram que as espécies se sobrepõem no uso de microambientes. ROSSA-FERES & JIM (2001) encontraram segregação espacial entre espécies taxonomicamente relacionadas que vocalizaram nos estratos verticais da vegetação, mas não entre espécies que vocalizaram no chão. A partilha temporal, apesar de reduzir as interações interespecíficas, tem sido referida como de importância secundária, já que as espécies neotropicais apresentam grande sobreposição temporal na estação chuvosa (POMBAL, 1997). POMBAL (1997) sugere ainda que a maioria das espécies de anfíbios anuros se agrega para reprodução em um sistema que pode ser considerado "lek".

Partindo da premissa que a coexistência de espécies em uma comunidade é possibilitada pela partilha de recursos disponíveis no ambiente, este estudo teve como objetivo (1) verificar a ocorrência de segregação espacial, considerando a distribuição vertical e a seleção de microambientes; e (2) verificar a ocorrência de segregação temporal, incluindo sazonalidade e turno de vocalização das espécies de anfíbios anuros de um brejo permanente da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A Reserva Biológica de Duas Bocas (RBDB) faz parte do Domínio Morfoclimático da Floresta Atlântica (*sensu* AB'SABER, 1977) e está localizada na região sudeste do Estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil, apresentando área de 2.910ha com altitudes variando entre 200 e 738m. O clima é litorâneo úmido, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano, umidade relativa do ar superior a 70% e precipitação média anual de aproximadamente 1.500mm. A temperatura média anual varia de 19 a 22°C (PLANAVE, 1996).

A represa da RBDB situa-se à altitude de 200m acima do nível do mar, tem área de 51ha e profundidade variando entre 0,5 e 5m (PLANAVE, 1996).

O estudo foi desenvolvido em um local permanentemente alagado, incluindo 10m de sua margem, sendo o conjunto denominado "brejo da RBDB" (20°16'51"S, 40°28'37"W).

O brejo da RBDB está em contato direto com a represa e é circundado por mata secundária, onde são encontradas duas poças temporárias situadas a aproximadamente 50m da margem do brejo. Para este estudo, o brejo da RBDB foi subdividido em oito regiões, de acordo com a presença ou ausência de água e características da vegetação (Fig.1): (A) em contato direto com a represa e ocupada predominantemente por taboa e, secundariamente, por vegetação herbácea; (B) ocupada predominantemente por pteridófita e, secundariamente, por vegetação herbácea e taboa; (C) desprovida de vegetação, com manchas de pteridófitas, gramíneas e vegetação herbácea; (D) totalmente ocupada por vegetação arbustiva densa; (E) região marginal em contato com vegetação herbácea; (F) região marginal situada a sudoeste do brejo, em contato com vegetação arbustiva densa; (G) região marginal em contato com ambiente contendo pequenas manchas de taboa e gramíneas e (H) região marginal recoberta por vegetação heterogênea constituída por plantas herbáceas e gramíneas, alagada após chuvas torrenciais.

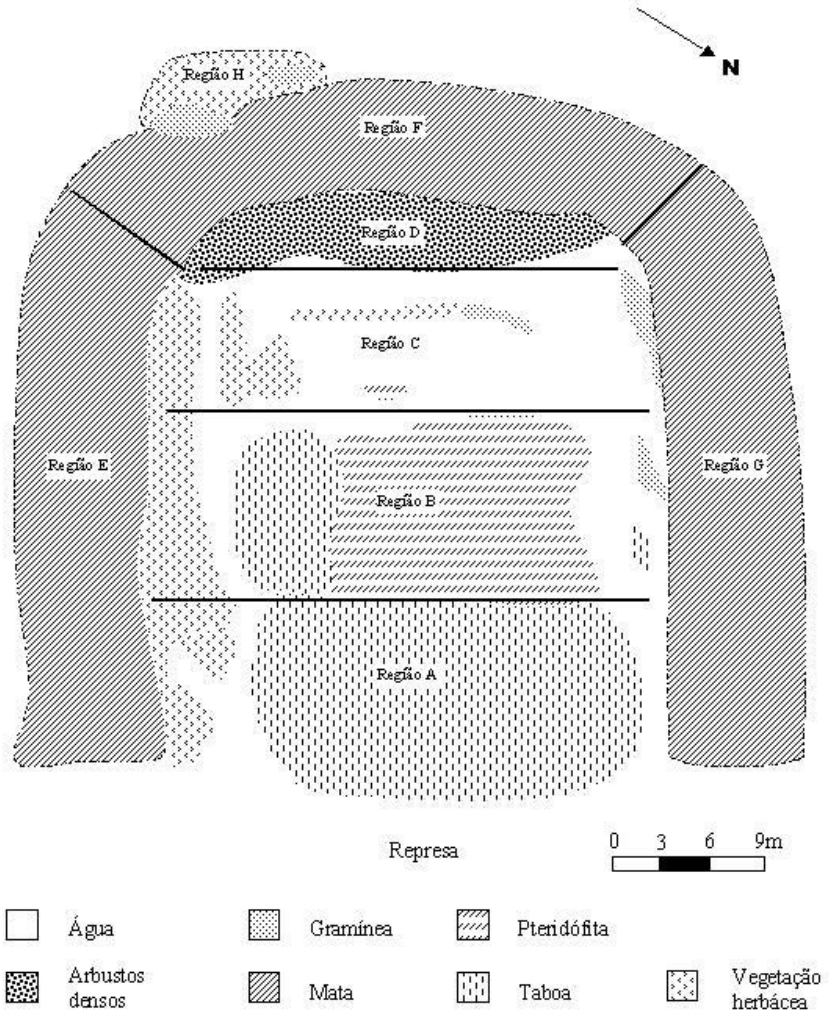

Fig.1- Representação esquemática do brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, mostrando as subdivisões (separadas por linha contínua) do ambiente alagado (regiões A, B, C e D) e da margem (regiões E, F, G e H), de acordo com as características da vegetação e presença ou ausência de água.

METODOLOGIA

Foram realizadas amostragens mensais entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002 que, dependendo da intensidade da atividade dos anuros, tiveram duração de uma a cinco noites por mês, totalizando 20 noites de trabalho de campo.

As observações naturalísticas foram feitas com lanternas, a partir do crepúsculo e terminadas no horário de diminuição ou término de atividade dos anuros. O horário de verão foi desconsiderado. Foi utilizado também o sistema de armadilhas de interceptação e queda ("pitfall"; veja HEYER *et al.*, 1994) nas margens do brejo (regiões E, F e G) para a captura e reconhecimento de espécies de chão de mata. Em cada região foi disposto um transecto com dois baldes ("pitfalls") de 20 litros e tela direcionadora. Os baldes permaneceram abertos durante todo o período diário de observações e foram vistoriados uma vez a cada hora. As duas poças temporárias, quando contendo água, foram visitadas apenas para determinação da composição de espécies e comparação com a composição de espécies do brejo.

Em cada noite foram tomadas as seguintes variáveis ambientais: temperaturas do ar e da água, medidas no início e no término das observações, utilizando-se termômetro de mercúrio com precisão de 0,5°C; umidade relativa do ar, utilizando-se higrômetro de mercúrio com precisão de 1%; e profundidade da represa, utilizando-se régua com precisão de 1cm. Como o brejo está associado à represa, os volumes hídricos são diretamente proporcionais. As temperaturas máxima e mínima do ar, medidas em cada etapa mensal, foram obtidas utilizando-se termômetro de mercúrio de máxima e mínima com precisão de 0,5°C.

Entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002, as temperaturas médias do ar e da água por noite de coleta de dados no brejo da RBDB variaram de 15,8 a 26,2°C e 20,5 a 30,5°C, respectivamente, e a profundidade da represa de 50 a 115cm, sempre tomadas no mesmo ponto (Fig.2).

Para as variáveis velocidade do vento, luminosidade e chuva, foram atribuídos valores categóricos de acordo com a intensidade de cada uma (ausente=1; fraca=2; moderada=3; forte=4).

Para verificar a distribuição espacial foram analisadas a ocupação vertical e a ocupação horizontal. A ocupação vertical foi quantificada pela determinação da altura (em cm) de empoleiramento dos hilídeos nos estratos da vegetação, já que os representantes das demais famílias de anuros ocuparam apenas o solo ou a água. Para verificar a existência de diferenças significativas na distribuição vertical dos hilídeos foi realizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis (SIEGEL, 1975). A distribuição vertical das espécies sincrônicas co-genéricas e com tamanhos aproximados (*Dendropsophus bipunctatus*/*D. elegans*; *D. branneri*/*D. decipiens*; *Hypsiboas albomarginatus*/*H. semilineatus*; *Scinax alter*/*S.* aff. c*atharinae*) foi verificada pelo teste não-paramétrico de Mann-Whitney (U) (SIEGEL, 1975).

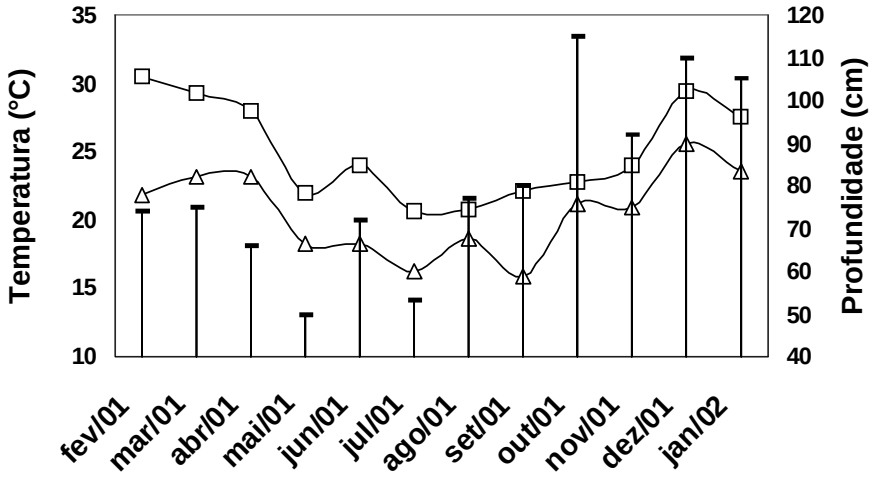

Fig.2- Médias das temperaturas do ar (triângulos) e da água (quadrados) e das profundidades da água (linhas verticais) entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002; brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

A ocupação horizontal e a sazonalidade foram determinadas através do registro quantitativo categórico dos indivíduos [(1) <5; (2) 6 a 10; (3) 11 a 30; (4) 31 a 50; (5) 51 a 100; e (6) >100] das espécies em atividade de vocalização em cada uma das oito regiões (Fig.1) e microambientes (taboa, vegetação herbácea, pteridófita, gramínea, árvore, água e chão) ao longo do ano.

A influência das variáveis ambientais nas distribuições vertical e horizontal dos anuros, bem como no número de espécies e no número de indivíduos, foi analisada através do teste de correlação não-paramétrico de Spearman (r_s) (SIEGEL, 1975) com nível de significância de 5%.

Para verificar a distribuição temporal foram analisados a sazonalidade e o turno de vocalização dos anuros. O turno de vocalização foi determinado a partir do registro dos horários de início, pico e término de atividade de vocalização, de cada espécie, em cada noite de observação. Para verificar se existem diferenças significativas no turno de vocalização dos anuros no brejo da RBDB foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis (SIEGEL, 1975) para as espécies que foram observadas em mais de três noites. Foi também empregado o teste não-paramétrico de Mann-Whitney (U) (SIEGEL, 1975) para verificar se existem diferenças no turno de vocalização entre duas espécies sincrônicas do mesmo gênero e com tamanhos aproximados (mesmos pares de espécies testados para distribuição vertical).

RESULTADOS

Das 34 espécies registradas na RBDB (veja Apêndice 1), 19, distribuídas em três famílias, foram observadas no brejo estudado (Tab.1). A família Hylidae foi a mais freqüente, com 68,4% das espécies, seguida das famílias Leptodactylidae, com 26,3%, e da família Bufonidae, com 5,3%.

Uma comparação entre a composição de espécies do brejo e das duas poças temporárias do interior da mata mostrou que quatro espécies ocorreram nos dois ambientes. *Trachycephalus mesophaeus* e *Physalaemus crombiei* reproduziram-se apenas nas poças temporárias, enquanto *Dendropsophus branneri* e *Scinax argyreornatus* foram oportunistas, reproduzindo-se nos dois ambientes.

Distribuição espacial – A representação gráfica (Fig.3) mostra grande sobreposição nas distribuições verticais das espécies de hilídeos no brejo da RBDB, com exceção de *Trachycephalus mesophaeus*, cujo único indivíduo observado vocalizou a mais de 2m de altura. No entanto, o teste de Kruskal-Wallis detectou ocupação significativamente diferenciada dos estratos da vegetação (H=73,04; p<0,01; N=191) e o teste de Mann-Whitney (U) mostrou separação vertical significativa apenas entre *H. albomarginatus* e *H. semilineatus* (U=100,00; Z=-4,00; p<0,01), mas não entre as espécies dos demais pares testados. Apesar disso, foi observado um amplexo entre um macho de *H. albomarginatus* e uma fêmea de *H. semilineatus*.

Correlações significativas entre fatores abióticos e a distribuição vertical foram encontradas para (Tab.2): *H. albomarginatus*, que ocupou estratos mais altos da vegetação quando a umidade relativa e a temperatura média do ar foram mais elevadas; *D. bipunctatus*, que também teve sua distribuição vertical correlacionada positivamente com a umidade do ar, ocupando estratos mais baixos em noites com ventos mais fortes; *D. branneri*, cuja distribuição vertical foi negativamente correlacionada com a profundidade da represa; *D. decipiens*, que sofreu forte influência da temperatura, ocupando estratos mais elevados da vegetação em noites mais quentes e mais baixos quando as variações térmicas do ar e da água ao longo de cada noite eram maiores; e *D. elegans*, que teve sua distribuição vertical negativamente correlacionada com a temperatura do ar e com a profundidade da represa e positivamente com a amplitude térmica da água.

Uma análise da ocupação horizontal dos anuros possibilitou a identificação de distribuições em mancha no brejo da RBDB (Fig.4). *Hypsiboas albopunctatus*, *H. faber* e *T. mesophaeus* não foram incluídas na análise de ocupação horizontal devido à baixa atividade durante o período de estudo. *Eleutherodactylus binotatus* e *Physalaemus crombiei* não foram incluídos por não terem vocalizado na área de estudo. De acordo com o número de regiões e microambientes ocupados e com os respectivos percentuais de ocupação, as espécies foram incluídas em três categorias de distribuição (Tabs. 3 e 4): (1) ampla, em que o número de regiões e/ou microambientes ocupados foi maior que dois e o percentual de ocupação de cada região e/ou microambiente não ultrapassou 50%; (2) preferencial, na qual o número de regiões e/ou microambientes ocupados foi igual ou maior que dois e o percentual de ocupação de uma região e/ou microambiente ultrapassou 50%; (3) restrita, em que a ocupação foi limitada a apenas uma região e/ou microambiente.

Tabela 1. Espécies de anuros observadas em um fragmento de mata com brejo e duas poças temporárias; Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	BREJO RBDB	POÇAS
Bufonidae	*Bufo crucifer* Wied Neuwied, 1821	x	
Hylidae	*Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824)	x	
	Dendropsophus branneri (Cochran, 1948)	x	x
	Dendropsophus decipiens (A. Lutz, 1925)	x	
	Dendropsophus elegans (Wied-Neuwied, 1824)	x	
	Dendropsophus microps (Peters, 1872)		x
	Dendropsophus seniculus (Cope, 1868)		x
	Hypsiboas albomarginatus (Spix, 1824)	x	
	Hypsiboas albopunctatus (Spix, 1824)	x	
	Hypsiboas faber (Wied-Neuwied, 1821)	x	
	Hypsiboas pardalis (Spix, 1824)	x	
	Hypsiboas semilineatus (Spix, 1824)	x	
	Scinax alter (B. Lutz, 1968)	x	
	Scinax argyreornatus (Miranda-Ribeiro, 1926)	x	x
	Scinax gr. *catharinae*	x	
	Trachycephalus mesophaeus (Hensel, 1867)	x	x
Leptodactylidae	*Eleutherodactylus binotatus* (Spix, 1824)	x	
	Leptodactylus natalensis A. Lutz, 1930	x	
	Leptodactylus cf. *ocellatus* (Linneus, 1758)	x	
	Physalaemus crombiei Heyer & Wolf, 1989	x	x
	Proceratophrys laticeps Izecksohn & Peixoto, 1981	x	
Microhylidae	*Chiasmocleis capixaba* Cruz, Caramaschi & Izecksohn, 1997		x
	Chiasmocleis schubarti Bokermann, 1952		x

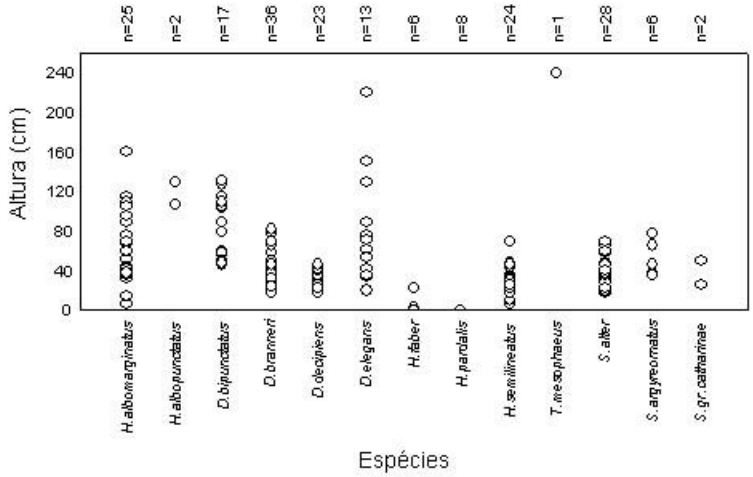

Fig.3- Altura dos poleiros dos machos de cada espécie de hilídeo encontrada no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

Tabela 2. Espécies de Hylidae cuja distribuição vertical (altura em relação à água) no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, apresentou correlação com pelo menos um fator abiótico, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

Fatores abióticos Espécie	Vento	Temperatura média do ar	Amplitude térmica do ar	Amplitude térmica da água	Umidade relativa	Profundidade da represa
D. bipunctatus	r=-0,61 p<0,01	∅	∅	∅	r=0,69 p<0,01	∅
D. branneri	∅	∅	∅	∅	∅	r=-0,45 p<0,05
D. decipiens	∅	r=0,43 p<0,05	r=-0,43 p<0,05	r=-0,42 p<0,05	∅	∅
D. elegans	∅	r=-0,60 p<0,05	∅	r=0,72 p<0,01	∅	r=-0,65 p<0,05
H. albomarginatus	∅	r=0,56 p<0,01	∅	∅	r=0,56 p<0,01	∅

(∅) ausência de correlação.

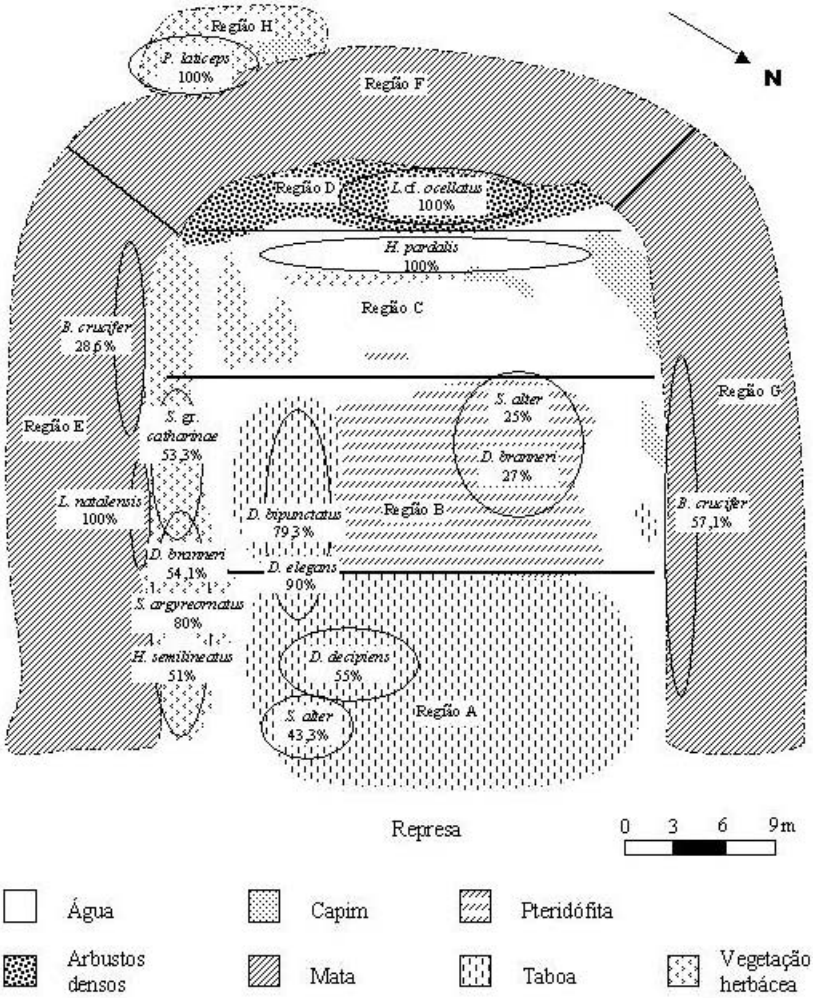

Fig.4- Representação esquemática do brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, mostrando as principais agregações dos anuros incluídos nas categorias preferencial e restrita de distribuição espacial (por regiões e microambientes). O percentual mostrado dentro das áreas de distribuição das espécies está relacionado ao total de observações quantificadas nessa análise (veja Tabs. 3 e 4). Veja a Tab.7 para verificar as espécies sincrônicas.

Tabela 3. Categorias de distribuição percentual dos anuros em atividade de vocalização em cada região do brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002 (apenas espécies cujo número de observações foi maior que 2).

	Ambiente alagado				Margem				
Região / Espécie	A	B	C	D	E	F	G	H	Categoria de distribuição
B. crucifer (n=14)	0%	0%	0%	0%	28,6%	14,3%	57,1%	0%	Preferencial
D. bipunctatus (n=29)	41,4%	58,6%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
D. branneri (n=37)	38,6%	52,6%	8,8%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
D. decipiens (n=40)	61,4%	31,8%	6,8%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
D. elegans (n=20)	58,3%	41,7%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
H. albomarginatus (n=38)	47,1%	35,3%	15%	0%	0%	0%	2,6%	0%	Ampla
H. pardalis (n=17)	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%	Restrita
H. semilineatus (n=44)	54,6%	29,5%	15,9%	0%	2,3%	0%	0%	0%	Preferencial
S. alter (n=28)	53,1%	43,8%	3,1%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
S. argyreornatus (n=15)	60%	40%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
S. gr. *catharinae* (n=16)	46,7%	53,3%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
L. natalensis (n=17)	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%	Restrita
L. cf. *ocellatus* (n=12)	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%	Restrita
P. laticeps (n=16)	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	100%	Restrita

Tabela 4. Categorias de distribuição percentual dos anuros em cada microambiente do brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002 (apenas espécies cujo número de observações foi maior que 2).

Microambiente / Espécie	Taboa	Vegetação herbácea	Pteridófita	Capim	Árvore	Água	Chão	Categorias de distribuição
B. crucifer (n=14)	0%	0%	0%	0%	0%	0%	100%	Restrita
D. bipunctatus (n=29)	79,3%	3,5%	17,2%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
D. branneri (n=37)	16,2%	54,1%	27%	2,7%	0%	0%	0%	Preferencial
D. decipiens (n=40)	65%	25%	0%	10%	0%	0%	0%	Preferencial
D. elegans (n=20)	90%	5%	5%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
H. albomarginatus (n=38)	47,3%	39,6%	10,5%	0%	2,6%	0%	0%	Ampla
H. pardalis (n=17)	0%	0%	0%	0%	0%	100%	0%	Restrita
H. semilineatus (n=44)	15,9%	59,1%	15,9%	9,1%	0%	0%	0%	Preferencial
S. alter (n=28)	46,4%	14,3%	25%	14,3%	0%	0%	0%	Ampla
S. argyreornatus (n=15)	20%	80%	0%	0%	0%	0%	0%	Preferencial
S. gr. *catharinae* (n=16)	0%	100%	0%	0%	0%	0%	0%	Restrita
L. natalensis (n=17)	0%	0%	0%	0%	0%	0%	100%	Restrita
L. cf. *ocellatus* (n=12)	0%	0%	0%	0%	0%	100%	0%	Restrita
P. laticeps (n=16)	0%	0%	0%	0%	0%	100%	0%	Restrita

Hypsiboas albomarginatus foi a única espécie que apresentou padrão amplo de distribuição, tanto por regiões quanto por microambientes, enquanto *Scinax alter* apresentou ocupação ampla apenas dos microambientes.

Em geral, as espécies mostraram ocupação preferencial por microambiente e/ou região. *Dendropsophus bipunctatus* e *D. elegans* agregaram-se nas taboas situadas próximas às pteridófitas, entre as regiões A e B, enquanto *D. decipiens* preferiu as taboas mais próximas à represa. *Hypsiboas semilineatus*, *D. branneri* e *Scinax argyreornatus* ocuparam principalmente a vegetação herbácea das regiões A e B, sendo que, enquanto *H. semilineatus* ocupou os ramos internos e mais resistentes, *D. branneri* e *S. argyreornatus* distribuíram-se mais externamente, vocalizando sobre folhas ou ramos delgados; *Bufo crucifer* vocalizou principalmente na região G da margem. No entanto, para *D. branneri* e *S. alter* foi possível identificar duas manchas descontínuas de indivíduos em atividade de vocalização. Essas espécies, apesar de terem mostrado afinidade pela vegetação herbácea e pelas taboas, foram muito ativas também nas pteridófitas situadas mais próximas à região C do ambiente alagado (ver Fig. 4). *Hypsiboas pardalis* e leptodactilídeos mostraram alta especificidade quanto aos sítios de vocalização, ocupando restritamente uma região e um microambiente do brejo. *Scinax* gr. *catharinae* apresentou ocupação restrita de microambiente, ocorrendo apenas na vegetação herbácea. *Bufo crucifer* e *Leptodactylus natalensis* restringiram-se à margem do brejo e *Proceratophrys laticeps* e *Leptodactylus* cf. *ocellatus* só vocalizaram na água.

A maior parte dos fatores abióticos exerceu influência sobre a distribuição horizontal de um número reduzido de espécies no brejo da RBDB, com exceção da profundidade, cujo aumento determinou a ocupação mais ampla do ambiente pela maioria dos hilídeos (Tabs. 5 e 6). Amplitude térmica da água e luminosidade foram os únicos fatores a não apresentar correlação significativa com a distribuição horizontal de nenhuma espécie. Por outro lado, o número de machos em atividade de vocalização foi a variável que se correlacionou positivamente com a distribuição horizontal do maior número de espécies.

Tabela 5. Espécies de anuros para as quais o número de regiões ocupadas apresentou correlação com pelo menos um fator abiótico e/ou com o número de machos vocalizando por espécie no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

FATORES ABIÓTICOS / ESPÉCIE	CHUVA	VENTO	TEMPERATUR MÉDIA DO AR	TEMPERATURA MÉDIA DA ÁGUA	AMPLITUDE TÉRMICA DO AR	UMIDADE RELATIVA	PROFUNDIDADE DA REPRESA	N° DE MACHOS VOCALIZANDO
B. crucifer	∅	∅	r=-0,45 p<0,05	r=-0,48 p<0,05	∅	∅	∅	r=0,99 p<0,01
D. bipunctatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,59 p<0,05	r=1
D. branneri	∅	r=-0,56 p<0,05	r=0,55 p<0,05	∅	∅	r=0,64 p<0,01	r=0,76 p<0,01	r=0,95 p<0,01
D. decipiens	r=0,69 p<0,01	∅	∅	∅	r=-0,58 p<0,05	∅	r=0,46 p<0,05	r=0,81 p<0,01
D. elegans	∅	∅	r=0,44 p<0,05	r=0,44 p<0,05	∅	∅	r=0,59 p<0,05	r=0,98 p<0,01
H. albomarginatus	r=0,53 p<0,05	r=-0,53 p<0,05	∅	∅	r=-0,56 p<0,05	∅	r=0,66 p<0,01	r=0,69 p<0,01
H. semilineatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,57 p<0,05	r=0,77 p<0,01
S. alter	r=0,55 p<0,05	∅	r=0,57 p<0,05	∅	∅	r=0,55 p<0,05	r=0,77 p<0,01	r=0,84 p<0,01
S. argyreornatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=1
Total	3+	2-	3+; 1-	1+; 1-	2-	2+	7+	9+

(∅) ausência de correlação. Número de amostragens igual a 20 noites.

Tabela 6. Espécies de anuros para as quais o número de microambientes ocupados apresentou correlação com pelo menos um fator abiótico e/ou com o número de machos vocalizando por espécie no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

FATORES ABIÓTICOS / ESPÉCIE	CHUVA	VENTO	TEMPERAT. MÉDIA DO AR	TEMPERAT. MÉDIA DA ÁGUA	AMPLITUDE TÉRMICA DO AR	UMIDADE RELATIVA	PROFUND. DA REPRESA	NÚMERO DE MACHOS VOCALIZANDO
D. bipunctatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,64 p<0,01	r=0,95 p<0,01
D. branneri	∅	r=-0,60 p<0,01	r=0,53 p<0,05	∅	r=-0,48 p<0,05	r=0,66 p<0,01	r=0,78 p<0,01	r=0,92 p<0,01
D. decipiens	r=0,50 p<0,05	r=-0,48 p<0,05	∅	∅	r=-0,60 p<0,01	∅	r=0,63 p<0,01	r=0,50 p<0,05
D. elegans	∅	∅	r=0,48 p<0,05	r=0,49 p<0,05	∅	∅	r=0,61 p<0,01	r=1
H. albomarginatus	r=0,44 p=0,05	r=-0,57 p<0,05	∅	∅	∅	∅	r=0,80 p<0,01	r=0,83 p<0,01
H. semilineatus	∅	∅	∅	r=0,47 p<0,05	∅	∅	r=0,51 p<0,05	r=0,65 p<0,01
S. alter	∅	r=-0,44 p=0,05	r=0,44 p<0,05	∅	∅	∅	r=0,55 p<0,05	r=0,61 p<0,01
S. argyreornatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,99 p<0,01
Total	2+	4-	3+	2+	2-	1+	7+	8+

(∅) ausência de correlação. Número de amostragens igual a 20 noites.

Distribuição temporal – Foram encontradas 17 espécies em atividade de vocalização na área de estudo e a sazonalidade está representada na Tabela 7. Foi possível diferenciar três categorias temporais de distribuição: (1) constante, para espécies registradas vocalizando em, pelo menos, dez meses do ano; (2) semi-constante, para espécies registradas vocalizando por um período de 3 a 9 meses; (3) ocasional, para espécies registradas vocalizando em um período inferior a 3 meses. Em geral, as espécies constantes foram também as que apresentaram maior número de machos em atividade de vocalização por noite de observação. Apenas *D. decipiens* e *H. semilineatus* estiveram ativas durante todos os meses do ano. Em outubro e novembro, *D. branneri* reproduziu-se também nas poças temporárias do interior da mata, apresentando padrão de reprodução explosiva (*sensu* WELLS, 1977) nesse ambiente. *Scinax argyreornatus* foi muito abundante no brejo em setembro, mas restringiu-se às poças temporárias no mês seguinte, com mais de 50 indivíduos em atividade de vocalização, tendo apresentado comportamento de reprodução explosiva nos dois locais. *Bufo crucifer* e *P. laticeps* apresentaram períodos interrompidos de atividade e sempre com menos de dez indivíduos vocalizando. Além de *P. laticeps*, os demais leptodactilídeos foram pouco abundantes, sendo que *E. binotatus* e *P. crombiei* não foram registrados em atividade de vocalização e não foram incluídos em nenhuma categoria de distribuição temporal. Em maio foi registrado o menor e, em novembro, o maior número de espécies em atividade de vocalização (Tab.7).

O número de espécies ocorrendo simultaneamente no brejo da RBDB foi positivamente correlacionado com a profundidade da represa (r=0,59; p<0,01; N=20). Outros fatores abióticos também influenciaram significativamente o número de machos vocalmente ativos de 13 espécies, estabelecendo três tipos de interação (Tab.8): correlações apenas positivas (chuva, umidade relativa e profundidade da represa); correlações apenas negativas (vento e luminosidade); e correlações positivas e negativas (temperatura do ar, temperatura da água, temperatura máxima e temperatura mínima). Entre as espécies constantes, *H. albomarginatus* e *D. decipiens* mostraram maior estabilidade em relação à sazonalidade, pois a variação do número de machos vocalmente ativos não mostrou correlação significativa com variações de temperatura ao longo do período de estudo. O

número de machos de *D. branneri*, *H. semilineatus* e *S. alter* em atividade de vocalização foi positivamente correlacionado com, pelo menos, um parâmetro relacionado à temperatura, mostrando preferência dessas espécies pelos períodos mais quentes do ano. O número de machos ativos dos hilídeos menores (*D. branneri* e *D. decipiens*) foi correlacionado positivamente com a umidade relativa do ar e, negativamente, com o vento.

Apesar das espécies semi-constantes terem apresentado sobreposição na estação quente e chuvosa, *B. crucifer* e *L. natalensis* mostraram clara preferência pela estação mais fria e seca do ano, o que é evidenciado pelas correlações negativas entre número de machos em atividade de vocalização e os parâmetros da temperatura. Entre as espécies semi-constantes, *D. bipunctatus*, *D. elegans* e *H. pardalis* mostraram preferência pela estação chuvosa, sendo mais abundantes na época de maior profundidade da represa. *Hypsiboas albopunctatus* mostrou preferência pela estação chuvosa, tendo sua abundância correlacionando-se positivamente com a profundidade da represa e com a maioria dos parâmetros relacionados à temperatura. *Proceratophrys laticeps* vocalizou somente nas noites chuvosas de outubro e novembro, mas não durante ou após a forte chuva que ocorreu em agosto de 2001.

Quanto ao turno de vocalização, não foram detectadas diferenças significativas entre os horários de início de atividade das espécies de anuros observadas em mais de três noites no brejo da RBDB. Apesar disso, foram observados dois padrões gerais para o horário de início de atividade: (1) crepuscular (*D. bipunctatus*, *D. branneri*, *D. decipiens*, *D. elegans*, *H. albomarginatus*, *H. faber*, *H. pardalis*, *H. semilineatus*, *S. alter*, *L. natalensis* e *L.* cf. *ocellatus*), e (2) noturno (*B. crucifer*, *H. albopunctatus*, *S. argyreornatus*, *S.* gr. *catharinae* e *P. laticeps*). Em várias ocasiões *Scinax alter* foi a primeira espécie a vocalizar, mas com apenas um ou dois machos emitindo cantos esporádicos. Com exceção de *B. crucifer*, apenas espécies ocasionais iniciaram a atividade de

Tabela 7. Ocorrência mensal e categorias de distribuição sazonal dos anuros em atividade de vocalização no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002.

Espécie	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Categoria
B. crucifer				x			x	x		x			Semi-constante
D. bipunctatus	x							x	x	x	x	x	Semi-constante
D. branneri	x	x	x		x		x	x	x	x	x	x	Constante
D. decipiens	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	Constante
D. elegans	x							x		x	x	x	Semi-constante
H. albomarginatus	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	Constante
H. albopunctatus									x		x		Ocasional
H. faber	x	x						x		x		x	Semi-constante
H. pardalis	x							x	x	x	x	x	Semi-constante
H. semilineatus	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	Constante
S. alter	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	Constante
S. argyreornatus							x	x					Ocasional
S. gr *catharinae*					x								Ocasional
T. mesophaeus										x			Ocasional
L. natalensis					x	x	x	x	x	x			Semi-constante
L. cf. *ocellatus*			x		x	x	x		x		x		Semi-constante
P. laticeps									x	x			Ocasional

vocalização após o crepúsculo. O início da atividade de *P. laticeps* foi condicionado às chuvas que ocorreram após as 20:00h, em outubro e novembro.

As comparações entre espécies sincrônicas de tamanhos aproximados mostraram que apenas o par *S. alter*/*S.* gr. *catharinae* (U=0,00; Z=-2,27; p<0,05) tem horário de início de atividade significativamente diferenciado. *Scinax* gr. *catharinae* começou a vocalizar após a diminuição da atividade de *S. alter*.

Também para o horário de pico de atividade foi possível identificar dois padrões de distribuição no turno de vocalização: (1) entre 20:00 e 22:00h, observado para a maioria das espécies (*B. crucifer*, *D. bipunctata*, *D. branneri*, *D. elegans*, *H. faber*, *H. pardalis*, *H. semilineatus*, *S. alter*, *S.* gr. *catharinae*, *L. natalensis* e *L.* cf. *ocellatus*); e (2) entre 22:00 e 0:00h (*D. decipiens*, *H. albomarginatus*, *H. albopunctatus*, *S. argyreornatus* e *P. laticeps*). Apesar das sobreposições nos horários de pico de atividade dos anuros no brejo da RBDB (Fig.5), diferenças significativas foram encontradas (H=39,86; p<0,01; N=135). As comparações entre espécies sincrônicas de tamanhos aproximados revelaram que apenas os pares *H. albomarginatus*/*H. semilineatus* (U=73,00; Z=-2,64; p<0,05) e *D. branneri*/*D. decipiens* (U=38,50; Z=-3,90; p<0,05) estiveram significativamente separados em seus horários de maior atividade. Apesar de não terem sido detectadas diferenças significativas nos picos de atividade de *S. alter*/*S.* gr. *catharinae*, a Fig. 5 mostra alguma segregação quanto a esse parâmetro. *Dendropsophus bipunctatus* e *D. elegans*, no entanto, apresentaram grande sobreposição nos seus

Tabela 8. Lista das espécies de anuros cujo número de machos em atividade de vocalização apresentou correlação com pelo menos um fator abiótico no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002. (∅) ausência de correlação. Número de amostragens igual a 20 noites.

Fatores abióticos / Espécies	Chuva	Vento	Temp. do ar	Temp. da água	Temp. máxima	Temp. mínima	Umidade relativa	Luminos.	Profund da represa
B. crucifer	∅	∅	r=-0,47 p<0,05	r=-0,48 p<0,05	r=-0,45 p<0,05	∅	∅	∅	∅
D. bipunctatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,59 p<0,01
D. branneri	∅	r=-0,53 p<0,05	r=0,53 p<0,05	∅	r=0,50 p<0,05	r=0,49 p<0,05	r=0,62 p<0,01	∅	r=0,72 p<0,01
D. decipiens	r=0,54 p<0,05	r=-0,46 p<0,05	∅	∅	∅	∅	r=0,45 p<0,05	∅	r=0,46 p<0,05
D. elegans	∅	∅	r=0,48 p<0,05	r=0,45 p<0,05	∅	∅	∅	∅	r=0,59 p<0,01
H. albomarginatus	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,60 p<0,01
H. albopunctatus	∅	∅	r=0,47 p<0,05	∅	r=0,45 p<0,05	r=0,48 p<0,05	∅	∅	r=0,62 p<0,01
H. pardalis	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,66 p<0,01
H. semilineatus	∅	∅	r=0,44 p<0,05	∅	∅	∅	∅	∅	r=0,62 p<0,01
S. alter	∅	∅	r=0,61 p<0,01	∅	r=0,60 p<0,01	r=0,65 p<0,01	∅	r=-0,45 p<0,05	r=0,70 p<0,01
L. natalensis	∅	∅	r=-0,64 p<0,01	r=-0,59 p<0,01	r=-0,67 p<0,01	r=-0,62 p<0,01	∅	∅	∅
P. laticeps	r=0,55 p<0,05	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅	∅
Total	2+	2-	5+; 2-	1+; 2-	3+; 2-	3+; 1-	2+	1-	9+

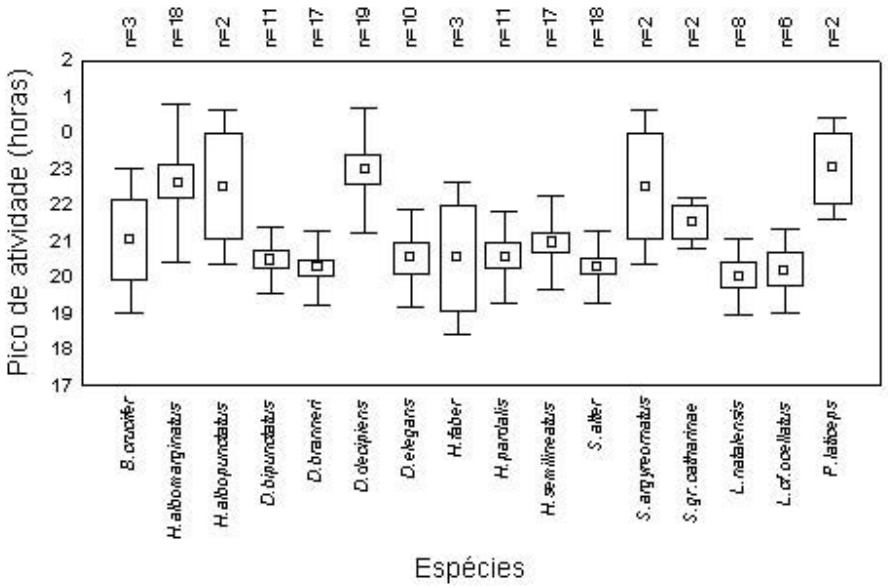

Fig.5- Desvio padrão (linha), erro padrão (barra) e média (quadrado) dos horários de pico de atividade dos machos das espécies de anuros encontradas no brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002, em um total de 20 noites de observação.

horários de maior atividade. Quanto a *P. laticeps*, é provável que também o pico de atividade de vocalização tenha sido condicionado pelo horário das chuvas de outubro e novembro. *Dendropsophus decipiens* apresentou padrão bimodal de pico de atividade, com muitos indivíduos vocalizando no crepúsculo e início da noite, poucos entre 20:00 e 23:00h, e a maioria após 23:00h.

Houve diferença significativa também no horário de término de atividade dos anuros no brejo (H=35,24; p<0,01; N=135), sendo possível estabelecer dois períodos principais: um antes e outro após 0:00h. Apenas as espécies cujo horário de pico ocorreu entre 22:00 e 0:00h encerraram a atividade de vocalização na segunda metade da noite. *Leptodactylus natalensis* apresentou, em média, a atividade mais curta, encerrando a vocalização por volta das 22:00h; no entanto, até próximo a 0:00h, vocalizações de anúncio muito esporádicas eram emitidas. Nas vezes em que apresentou alguma atividade, *H. faber* emitiu menos de cinco vocalizações de anúncio por noite, muito espaçadas e durante curto período. Em outros locais da represa essa espécie vocalizou também na segunda metade da noite. *Proceratophrys laticeps* terminou a atividade de vocalização, em média, mais tarde, por volta das 3:00h, mas sua atividade iniciou-se apenas após as 22:00h.

Entre as espécies co-genéricas de tamanhos aproximados, foi verificada distribuição significativamente diferenciada no horário de término de atividade apenas para o par *D. branneri*/ *D. decipiens* (U=64,00; Z=-3,09; p<0,01), às 23:00 e 2:00h, respectivamente. Entre os demais pares de espécies, apenas *H. albomarginatus*/*H. semilineatus* manteve alguma segregação no horário de término de atividade.

DISCUSSÃO

Em termos de distribuição geográfica conhecida, as espécies de anuros do brejo da RBDB podem ser incluídas em duas categorias (*sensu* HEYER *et al.*, 1990): (a) distribuídas no Domínio Morfoclimático da Floresta Atlântica (*sensu* AB'SABER, 1977): 17 espécies (89,5%) (*B. crucifer*, *D. bipunctatus*, *D. branneri*, *D. decipiens*, *D. elegans*, *H. albomarginatus*, *H. faber*, *H. pardalis*, *H. semilineatus*, *T. mesophaeus*, *P. crombiei*, *S. alter*, *S. argyreornatus*, *S.* gr. *catharinae*, *E. binotatus*, *L. natalensis* e *P. laticeps*) (LUTZ, 1973; CARAMASCHI & KISTEUMACHER, 1989; HEYER, 1994; BASTOS & POMBAL, 1996; FROST, 2004; FAIVOVICH *et al.*, 2005); e (b) amplamente distribuídas

(ultrapassando o Domínio Morfoclimático da Floresta Atlântica): 2 espécies (10,5%) (*H. albopunctatus*, *L.* aff. *ocellatus*) (FROST, 2004; FAIVOVICH *et al.*, 2005).

Segundo HEYER *et al.* (1990), esse tipo de distribuição é esperado e se deve ao fato de que a maior parte da história evolutiva de qualquer taxocenose de anuros ao longo da costa brasileira está fortemente conectada ao Domínio Morfoclimático da Floresta Atlântica. HEYER *et al.* (1990) consideram, ainda, que endemismos regionais devem representar uma porção significativa dessas assembléias.

Em áreas abertas, ao contrário de áreas de mata, o número de espécies é maior do que o número de microambientes disponíveis como sítios de canto (CARDOSO, ANDRADE & HADDAD, 1989). Na RBDB ocorreram mais espécies no brejo do que nas poças temporárias do interior da mata e talvez esse padrão de distribuição se deva à melhor qualidade química do ambiente aquático para o desenvolvimento dos girinos e à maior quantidade e heterogeneidade da vegetação emergente. WERNER & GLENNEMEIER (1999) sugeriram que a baixa taxa de oxigênio dissolvido e/ou a baixa quantidade de nutrientes disponíveis para os girinos sejam responsáveis pela exclusão de algumas espécies de anfíbios de ambientes aquáticos situados dentro de matas. Devido à cobertura do dossel, poças no interior de matas apresentam quantidade considerável de folhas em decomposição e ainda recebem pouca luminosidade. Em conseqüência, há pouca fotossíntese para repor a alta demanda de oxigênio dissolvido. A preferência dos girinos de diversas espécies por locais com vegetação pode estar associada à proteção contra predadores visualmente orientados, à maior disponibilidade de alimento devido ao acréscimo de perifíton e à proteção contra certos fatores abióticos, como radiação solar direta (CARDOSO, ANDRADE & HADDAD, 1989).

Segundo CARDOSO, ANDRADE & HADDAD (1989), áreas abertas apresentam maior riqueza de leptodactilídeos devido à maior distribuição horizontal de locais utilizados como sítios de vocalização, quando comparadas com áreas fechadas (áreas de mata). É provável que isto ocorra em áreas abertas com mais de um tipo de ambiente aquático (*e.g.* CARDOSO, ANDRADE & HADDAD, 1989) ou quando o ambiente aquático apresenta baixa quantidade e heterogeneidade de vegetação emergente (*e.g.* ROSSA-FERES & JIM, 2001) limitando, proporcionalmente, a ocorrência de hilídeos em relação a leptodactilídeos. Nestes locais é de se esperar que haja mais sítios de corte e desova distribuídos horizontalmente do que verticalmente. No entanto, como no brejo da RBDB, outros estudos realizados em ambientes aquáticos abertos têm encontrado maior riqueza de hilídeos do que de leptodactilídeos (*e.g.* BLAMIRES *et al.*, 1997; POMBAL, 1997; ABRUNHOSA, WOGEL & POMBAL, no prelo). Assim, a maior riqueza de leptodactilídeos não parece ser padrão geral para áreas abertas, como sugerido por CARDOSO, ANDRADE & HADDAD (1989). BLAMIRES *et al.* (1997) propuseram que a estratificação vertical da vegetação, resultando em maior diversidade de microambientes, possa explicar a maior riqueza de hilídeos em ambientes abertos (veja adiante).

Distribuição espacial

A análise estatística mostrou que os hilídeos ocuparam, em geral, estratos verticais diferenciados do ambiente e, de acordo com as categorias de distribuição sugeridas neste estudo, tiveram preferências distintas por regiões e microhabitats do brejo. Leptodactilídeos e *B. crucifer* também apresentaram distribuições preferenciais ou restritas por diferentes regiões ou microambientes. Devido à presença de discos adesivos, os hilídeos podem constituir a maior parcela da diversidade de espécies em comunidades que apresentam estratificação vertical na vegetação (CARDOSO, ANDRADE & HADDAD, 1989; BLAMIRES *et al.*, 1997; POMBAL, 1997; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a). Segundo DUELLMAN (1967), a distribuição espacial diferenciada entre hilídeos grandes e pequenos é explicada pelo tamanho e massa das espécies. CRUMP (1971), HÖDL (1977) e POMBAL (1997) observaram que espécies grandes e pesadas geralmente vocalizam no chão ou sobre poleiros robustos, enquanto espécies pequenas geralmente vocalizam em folhas, capins ou pequenos ramos de vegetação emergente ou marginal. Este mesmo padrão foi encontrado no brejo da RBDB, onde hilídeos maiores foram observados na água (*H. pardalis*), em locais mais baixos e resistentes da vegetação herbácea e das taboas (*H. faber* e *H. semilineatus*), ou em galhos resistentes de arbustos e árvores (*H. albopunctatus* e *T. mesophaeus*), e as espécies menores ocuparam principalmente folhas da vegetação herbácea, pteridófitas e alturas medianas das taboas e do capim.

Não só as características da vegetação, mas também

os demais fatores abióticos estudados e fatores fisiológicos, podem ter influenciado a distribuição espacial dos anuros. Segundo POUGH, STEWART & THOMAS (1977), diferenças fisiológicas, como tolerância à temperatura e perda de água, são refletidas na seleção do microambiente. No brejo da RBDB as variáveis ambientais influenciaram a distribuição horizontal de sete espécies de hilídeos e a distribuição vertical de cinco.

A influência das variáveis ambientais sobre o comportamento dos anuros pode diminuir momentaneamente a sobreposição dos sítios de vocalização. *Hypsiboas albomarginatus* ocupou estratos mais elevados em noites quentes e úmidas, separando-se ainda mais dos sítios baixos ocupados por *H. semilineatus*. *Dendropsophus decipiens* restringiu-se a estratos mais baixos quando as amplitudes térmicas do ar e da água de cada noite foram maiores, proporcionando mais espaço a *D. branneri*. Com relação à ocupação dos microambientes, *D. branneri* e *D. decipiens* mostraram maior segregação em noites com maior velocidade do vento e maior amplitude térmica do ar, restringindo-se à vegetação herbácea e às taboas, respectivamente.

Não houve correlação entre os fatores abióticos e a distribuição espacial dos leptodactilídeos no brejo da RBDB. É provável que ambientes terrestres e aquáticos com cobertura vegetal mais densa sejam menos influenciados pelas oscilações dos fatores abióticos, mantendo maior estabilidade de suas características microclimáticas. Também, como já salientado por CARDOSO, ANDRADE & HADDAD (1989), os leptodactilídeos sofrem menor perda de água devido ao contato com o solo umidecido, ao contrário dos hilídeos, que permanecem mais expostos.

Bufo crucifer apresentou maior plasticidade na ocupação das diferentes regiões da margem do brejo do que os leptodactilídeos e utilizou preferencialmente a região G (margem com menor cobertura vegetal) como sítio de vocalização. Essa plasticidade é conferida pelas próprias características morfológicas e fisiológicas desse gênero. Nesse caso, a pele espessa deve diminuir a perda de água, permitindo a ocupação de microambientes sujeitos a maiores oscilações das variáveis ambientais. INGER (1969) propôs duas alternativas, não exclusivas, para explicar a distribuição de espécies: (1) a seleção natural tende a reduzir o número de nichos se sobrepondo, o que favorece o isolamento ecológico de espécies simpátricas; e (2) a filogenia de qualquer espécie é mais importante em determinar o seu "papel" ecológico do que sua recente seleção para segregação ecológica. Assim, fatores históricos e seleção proximal podem estar interagindo sobre as populações do brejo da RBDB, de maneira que a ocupação preferencial por regiões, microambientes e estratos da vegetação pode ser considerada uma conseqüência de suas características filogenéticas somadas à seleção de um microambiente livre de outras espécies de anuros e, em razão disso, populações estariam menos sujeitas à competição por sítios de vocalização. A maioria dos hilídeos também apresentou plasticidade na ocupação espacial, o que gerou sobreposição dos estratos verticais, regiões e microambientes do brejo. No entanto, se por um lado a sobreposição pode aumentar a competição por sítios de vocalização, de outro pode ter importante função na manutenção da comunidade. Segundo INGER (1969), se os nichos são completamente separados, restrições ocasionais de alguns recursos ou flutuações ocasionais nas qualidades físicas do ambiente podem resultar na eliminação de alguns nichos. Nichos que se sobrepõem, por outro lado, podem prover o sistema com a flexibilidade necessária para resistir a essas perturbações.

A maioria das espécies mais abundantes, apesar de mais dispersas no brejo, mostraram tendência a formar grupos em algumas regiões ou microambientes, caracterizando uma distribuição em manchas. O sistema leque ("lek") pode formar um tipo de distribuição em manchas, com grupos de machos formando arenas onde se exibem para as fêmeas sem defender nenhum recurso que possa atraí-las, a não ser seus próprios gametas (EMLEN, 1976; EMLEN & ORING, 1977). POMBAL (1997) sugeriu que o sistema de acasalamento da maioria dos anfíbios anuros é do tipo leque e, neste estudo, apenas algumas espécies não se enquadraram perfeitamente nesse sistema. *Dendropsophus branneri* e *D. decipiens* podem utilizar os sítios de canto também como sítios de postura de ovos, embora, em geral, as fêmeas de *D. branneri* transportem os machos para outros locais após o amplexo (obs. pess.). *Hypsiboas faber* apresenta cuidado parental e defende o sítio de postura de ovos (MARTINS, POMBAL & HADDAD, 1998). *Scinax alter* foi a espécie que melhor se enquadrou no sistema leque, com grupos de dois a seis machos vocalizando muito próximos uns dos outros, havendo também agregações desses grupos, revelando claramente o padrão de distribuição em manchas.

Os anuros do brejo da RBDB apresentaram tendências variáveis de formar agregações. *Bufo crucifer*, *H. pardalis* e *L.* cf. *ocellatus* foram as espécies que mantiveram as maiores distâncias entre machos em atividade de vocalização, enquanto *S. alter* foi a mais agregada.

Distribuição temporal

A maioria das espécies semi-constantes e ocasionais ocorreu em fevereiro de 2001 e entre setembro de 2001 e janeiro de 2002, coincidindo com a estação quente e chuvosa. A menor atividade, considerando-se número de espécies e número de machos em atividade de vocalização, foi observada nos meses de maio e julho, que foram os meses mais frios e secos do ano. Diversos estudos têm encontrado padrões semelhantes (e.g. AICHINGER, 1987; ROSSA-FERES & JIM, 1994; POMBAL, 1997; BERNARDE & DOS ANJOS, 1999; ABRUNHOSA, WOGEL & POMBAL, no prelo) e muitos autores sugerem que pluviosidade, temperatura e umidade determinam o aumento da atividade das espécies de anuros (KLUGE, 1981; WIEST, 1982; AICHINGER, 1987, 1992; DONNELLY & GUYER, 1994; POMBAL, SAZIMA & HADDAD, 1994; POMBAL, 1997; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a; ABRUNHOSA, WOGEL & POMBAL, no prelo). As correlações positivas entre o número de machos vocalmente ativos de várias espécies, inclusive algumas constantes, e temperatura do ar e profundidade da represa (volume d'água – medida indireta da pluviosidade), corroboram a influência desses fatores na atividade dos anuros. BOWKER & BOWKER (1979) e KLUGE (1981) verificaram que a atividade de algumas espécies tem início apenas quando corpos d'água atingem um volume ideal e BLAIR (1961), estudando espécies de região temperada, observou atividade mesmo após o término das chuvas, desde que algum volume de água se mantivesse na poça. Em junho de 2001, o início da atividade de *L. natalensis* e a ocorrência de *S.* gr. *catharinae*, além do aumento do volume de água no brejo devido às chuvas que ocorreram poucos dias antes dos trabalhos de observação, ocasionaram maior riqueza de espécies de anuros, contrariando a tendência à baixa atividade observada nos outros meses da estação seca. Além disso, a temperatura da água sofreu aumento considerável em relação ao mês de maio e é provável que isso tenha, também, contribuído para a maior atividade no mês de junho. BOWKER & BOWKER (1979) encontraram correlação positiva entre a densidade dos anuros e a temperatura da água e WIEST (1982) verificou que esta influencia positivamente a reprodução dos anuros.

O fato de espécies constantes terem apresentado maior número de machos em atividade de vocalização deve conferir algumas vantagens reprodutivas. Segundo BOWKER & BOWKER (1979), espécies mais abundantes têm maior probabilidade de encontrar um parceiro co-específico para acasalar e WIEST (1982) considerou o aumento do número de machos vantajoso, uma vez que pode ser necessário um mínimo de atividade de vocalização para atrair fêmeas.

Dendropsophus branneri apresentou o padrão temporal de reprodução prolongada no brejo e explosiva nas poças temporárias. Segundo WELLS (1977), algumas espécies reproduzem-se por muitos meses em uma área geográfica limitada, mas populações individuais podem apresentar períodos de reprodução explosiva.

Segundo POMBAL (1997), não há um único fator influenciando a atividade de vocalização e/ou reprodução, mas um conjunto de fatores. Os anuros responderam distintamente às variáveis ambientais no brejo da RBDB, o que proporcionou períodos ou intensidades de atividade diferenciados durante os meses de estudo ou, às vezes, entre um dia e outro, e isso contribuiu para a coexistência de maior número de espécies. O número de machos em atividade de vocalização de *Scinax alter* correlacionou-se positivamente com a temperatura do ar e este fato deve ter determinado sua baixa densidade em setembro. É provável que isso tenha contribuído para a maior atividade de *Scinax argyreornatus* nesse mesmo período. *Hypsiboas albomarginatus* apresentou picos de atividade em agosto e setembro, quando outras espécies constantes, como *D. branneri* e *S. alter* ainda não tinham atingido seu pico de atividade. Nesses meses, apesar do volume de água do brejo ter sido maior em relação à estação seca, a temperatura do ar, principalmente no mês de setembro, se manteve baixa. O fato de *H. albomarginatus* não ter sofrido influência significativa dos parâmetros relacionados à temperatura proporcionou sua maior atividade nos meses mais frios da estação chuvosa. Nos meses mais quentes, o número de machos em atividade de vocalização de *H. albomarginatus* diminuiu e *H. branneri* e *S. alter* atingiram sua maior atividade. Apenas as espécies menores (*D. branneri* e *D. decipiens*) tiveram o número de machos em atividade de vocalização positivamente correlacionado com a umidade do ar e negativamente com o vento. Segundo BELLIS

(1962), anuros maiores são mais tolerantes a condições de menor umidade e o vento afeta o tempo e a intensidade da atividade, já que o movimento do ar aumenta a taxa de evaporação. O fato do número de machos em atividade de vocalização de *B. crucifer* e *L. natalensis* terem estabelecido correlações negativas com os parâmetros de temperatura e não serem influenciados pelas variações do volume da água, permitiu sua ocorrência em períodos menos propícios à atividade de outras espécies. Apesar de apenas atividade de vocalização ter sido observada para *L. natalensis*, casais em amplexo de *B. crucifer* ocorreram em maio e setembro, sugerindo que essa espécie se reproduz em épocas mais frias e em períodos esparsos. ROSSA-FERES & JIM (1994), POMBAL (1997) e BERTOLUCI & RODRIGUES (2002a) também observaram atividades de vocalização esparsas de *B. ornatus* (espécie próxima de *B. crucifer*) em períodos mais frios e secos do ano, o que leva a concluir que esse é um comportamento padrão desse grupo de espécies. No entanto, em janeiro de 2002, alguns indivíduos vocalizaram em um local da represa isento da atividade de outros anuros. Segundo BERTOLUCI & RODRIGUES (2002a), períodos distintos de atividade reprodutiva de *B. ornatus* devem ser uma estratégia que reduz a sobreposição de girinos de várias espécies nos sítios de desenvolvimento através da partilha temporal do ambiente e pode ser que isso se aplique também a *L. natalensis*. Os picos esparsos de atividade de *P. laticeps* foram influenciados pelas chuvas intensas. O fato da chuva forte de agosto não ter estimulado a atividade de *P. laticeps* pode estar relacionado à influência de outros fatores abióticos, provavelmente temperatura, que foi de 18ºC, apesar do número de machos vocalmente ativos desta espécie ter sido correlacionado positivamente apenas com o fator chuva.

O número de espécies de anuros em atividade de vocalização correlacionou-se positivamente com a profundidade da represa, que foi maior nos meses mais quentes e chuvosos, mas o fato de cinco espécies terem sido constantes ao longo do ano e outras terem preferido os períodos mais frios e secos, contribuiu para a manutenção da atividade da comunidade de anuros ao longo deste estudo. Segundo ROSSA-FERES & JIM (1994), parece existir relação entre o tipo de ambiente ocupado e a duração do período reprodutivo das espécies. Estes autores verificaram que espécies que ocorrem em corpos d'água permanentes e sombreados, com elevado teor de umidade durante a maior parte do ano, reproduziram-se durante todo o período de estudo. Por outro lado, espécies que ocorreram em ambientes ensolarados com vegetação de pequeno porte, portanto com menor umidade, reproduziram-se apenas na estação chuvosa. O brejo da RBDB, além de ser um ambiente aquático permanente circundado por mata e apresentar diversidade de vegetação emergente, foi muito estável com relação à umidade relativa, o que decerto contribuiu para a atividade constante de algumas espécies. No entanto, padrões de sazonalidade semi-constante e ocasional abrangeram a maioria das espécies no brejo e a característica do ambiente não pode ser considerada como único fator a determinar o período reprodutivo dos anuros.

No brejo da RBDB houve grande sobreposição de espécies nos períodos sazonais e, como sugerido em diversos estudos (*e.g.* BLAIR, 1961; BLAMIRES *et al.*, 1997, POMBAL, 1997; ABRUNHOSA, WOGEL & POMBAL, no prelo) e também neste, a temporada de vocalização teve importância secundária como mecanismo de isolamento reprodutivo.

O turno de vocalização da maioria das espécies teve início durante o crepúsculo e em horários muito aproximados, o que justifica a ausência de diferença significativa para o horário de início de atividade. O padrão de início de atividade de leptodactilídeos antes do crepúsculo, observado em outros estudos (*e.g.* CARDOSO & MARTINS, 1987; CARDOSO & HADDAD, 1992; POMBAL, 1997), não ocorreu no brejo da RBDB, mas talvez isso se explique pelo pequeno número de machos ativos, já que, segundo CARDOSO & HADDAD (1992), quanto maior o número de indivíduos vocalizando, maior a duração do turno. No entanto, a preferência pelo início da noite foi verificada, pois *Leptodactylus natalensis* e *L.* cf. *ocellatus* foram as espécies que atingiram picos de atividade mais cedo.

Apenas *B. crucifer* e espécies ocasionais iniciaram sua atividade de vocalização após o crepúsculo e determinantes fisiológicos relacionados ao modo de vida, bem como ajustes nas inter-relações entre diferentes populações da comunidade, podem explicar esse padrão. *Bufo crucifer* ocorreu nas estações mais frias do ano e isto sugere que a temperatura influencie também seu turno de vocalização. Assim, o início de sua atividade apenas durante a noite pode ter sido condicionado pelas temperaturas mais baixas deste período, em relação ao crepúsculo. Também o comportamento de vocalizar em locais mais expostos do ambiente prejudica sua atividade durante o crepúsculo, em

função da maior exposição à luminosidade. As atividades de *S. argyreornatus* e *S.* gr. *catharinae* parecem ser inibidas pela de *Scinax alter* e isso pode ter determinado o turno de vocalização tardio das primeiras em relação à última. *Proceratophrys laticeps* só iniciou sua atividade de vocalização por volta das 21:00h, mas devido às chuvas mais fortes terem iniciado apenas após as 20:00h. Em outros locais da RBDB essa espécie foi ouvida também durante o crepúsculo, desde que em condições de maior precipitação de chuva. POMBAL (1997) verificou atividade independente de horário para outra espécie do gênero *Proceratophrys* (*P. boiei*) sempre que garoava.

Dentre os pares de espécies co-genéricas sincrônicas de tamanhos aproximados apenas *H. albomarginatus*/*H. semilineatus* e *D. branneri*/*D. decipiens* mostraram segregação significativa quanto aos horários de pico e término de atividade e, principalmente para o primeiro par, turnos diferenciados de vocalização pareceram ser importantes para evitar a formação de casais interespecíficos, já que o amplexo entre um macho de *H. albomarginatus* e uma fêmea de *H. semilineatus* foi observado. O padrão bimodal verificado para o horário de pico de *D. decipiens* pode estar relacionado à manutenção de território. Como essa espécie atinge seu pico máximo de atividade, em média, próximo às 23:00h, o pico menor durante o crepúsculo pode ter a função de delimitar o seu território nas primeiras horas do turno de vocalização.

O horário de pico de todas as espécies ocorreu na primeira metade da noite (veja Fig.7) e a maioria encerrou sua atividade por volta de 0:00h (mais cedo nos meses frios e mais tarde nos meses quentes). Hipóteses que procuram justificar esse padrão geral das comunidades de anuros têm sido sugeridas por diversos autores: (1) evitar dispêndio excessivo de energia (CARDOSO & MARTINS, 1987; CARDOSO & HADDAD, 1992); (2) a segunda metade da noite é usada para alimentação (CARDOSO & HADDAD, 1992); (3) a temperatura na primeira metade da noite é mais propícia à atividade dos anuros (CARDOSO & MARTINS, 1987; CARDOSO & HADDAD, 1992; POMBAL, 1997); (4) as fêmeas chegam mais cedo ao ambiente de reprodução para que a desova ocorra antes da aurora, quando o risco de predação por animais visualmente orientados deve ser maior (POMBAL, 1997). Os dados deste estudo somente reforçam a hipótese 3, já que nos meses mais frios do ano, mesmo quando houve maior riqueza de espécies, o turno de vocalização foi bem mais curto em relação aos meses mais quentes. Neste caso, as temperaturas mais altas devem ser o fator determinante para a maior atividade de vocalização na primeira metade da noite.

CONCLUSÕES

A ocorrência de distribuições verticais significativamente diferenciadas, bem como as preferências por determinadas regiões ou microambientes, indicam que os hilídeos partilham o espaço no brejo da RBDB, mas devido às sobreposições de espécies sincrônicas, inclusive as co-genéricas de tamanhos aproximados, a partilha espacial foi considerada de importância secundária para o isolamento reprodutivo dos hilídeos.

Houve segregação total quanto à ocupação espacial das três espécies de leptodactilídeos que apresentaram atividade de vocalização, mas, em função de pertencerem a grupos (*Leptodactylus natalensis*/*L.* cf. *ocellatus*) ou mesmo gêneros (*Leptodactylus*/*Proceratophrys*) distintos dentro da família, a partilha espacial não foi considerada fundamental para o isolamento reprodutivo dos leptodactilídeos no brejo da RBDB.

Devido à elevada sobreposição das espécies de anuros nos períodos sazonais, entre fevereiro de 2001 e janeiro de 2002, a temporada de vocalização teve importância secundária como mecanismo de isolamento reprodutivo.

Como o número de espécies em atividade sincrônica foi sempre menor que o número total de espécies, as preferências diferenciadas por estações ou condições abióticas podem contribuir para a ocorrência de maior número de espécies de anuros no brejo da RBDB.

Apesar da diferença significativa quanto aos horários de pico e término de atividade dos anuros, em geral eles se sobrepuseram, o que leva a concluir que o turno de vocalização tem importância secundária como mecanismo de isolamento reprodutivo para as espécies de anuros no brejo da RBDB.

AGRADECIMENTOS

Carlos Frederico D. Rocha (UERJ), Renato N. Feio (UFV) e Patrícia A. Abrunhosa (MNRJ) pela leitura de diferentes versões deste manuscrito. João H. Borgo pelo auxílio em todo o trabalho de campo. Daniel Fernandes, Henrique Wogel e Patrícia A.

Abrunhosa (MNRJ) pelas sugestões à metodologia durante o desenvolvimento deste estudo. Wellington Prado, Patrícia de Fraipont, Éllen e Guilherme C.P. Pombal, Luciana B. Nascimento, Carlos A.G. Cruz, Clarissa C. Canedo, Patrícia A. Abrunhosa, Henrique Wogel, João L. Gasparini, Ricardo Kawada e Ronaldo Fernandes pelo auxílio em algumas etapas dos trabalhos de campo. Vera de Figueiredo Barbosa pela verificação da literatura citada. IDAF-ES pela excelência no atendimento e permissão ao desenvolvimento deste estudo na Reserva Biológica de Duas Bocas. CNPq e FAPERJ pelos auxílios concedidos. Gustavo M. Prado agradece à CAPES pela bolsa de mestrado e ao IBAMA pela licença de coleta de exemplares-testemunho.

REFERÊNCIAS

AB'SABER, A.N., 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. **Geomorfologia**, São Paulo, **52**:1-21.

ABRUNHOSA, P.A.; WOGEL, H. & POMBAL Jr., J.P., no prelo. Anuran sucession in a temporary pond from the Atlantic rain forest (Southeastern Brazil). **Herpetological Journal**, Wales.

AICHINGER, M., 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. **Oecologia**, Heidelberg, **71**:583-592.

AICHINGER, M., 1992. Fecundity and breeding sites of an anuran community in a seasonal tropical environment. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, Lisse, **27**:9-18.

ARZABE, C., 1999. Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **16** (3): 851-864.

BASTOS, R.P. & POMBAL Jr., J.P., 1996. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from eastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, **17**: 325-331.

BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWSEND, C.R., 1986. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 876p.

BELLIS, E.D., 1962. The influence of humidity on wood frog activity. **American Midland Naturalist**, Notre Dame, **68** (1):139-148.

BERNARDE, P.S. & DOS ANJOS, L., 1999. Distribuição espacial e temporal da anurofauna no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRGS. Série Zoologia**, Porto Alegre, **12**:127-140.

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

BERTOLUCI, J. & RODRIGUES, M.T., 2002b. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, **42**(11):287-297.

BLAIR, F.W., 1961. Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. **Ecology**, Washington, **42**(1):99-110.

BLAMIRES D.; MOTTA, J.A.O.; SOUZA, K.G. & BASTOS, R.P., 1997. Padrões de distribuição e análise de canto em uma comunidade de anuros no Brasil Central. *In*: L.L. LEITE & C.H. SAITO (Orgs). **Contribuição ao conhecimento ecológico do Cerrado – Trabalhos selecionados do 3° Congresso de Ecologia do Brasil, Brasília, 1996**. Brasília: Departamento de Ecologia – Universidade de Brasília, p.185-190.

BOWKER, R.G. & BOWKER, M.H., 1979. Abundance and distribution of anurans in a Kenyan pond. **Copeia**, Lawrence, **1979**(2):278-285.

CADLE, J.E. & GREENE, H.W., 1994. Phylogenetic patterns, biogeography and the ecological structure of neotropical snake assemblages. *In*: R.E. RICKLEFS & D. SCHLUTTER (Eds.). **Historical and geographical determinants of community diversity**. Chicago, University of Chicago Press, p.281-298.

CARAMASCHI, U. & KISTEUMACHER,G., 1989. Duas novas espécies de *Ololygon* Fitzinger, 1843, do sudeste do Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). **Boletim do Museu Nacinal, Nova Série, Zoologia**, Rio de Janeiro, (327):1-15.

CARDOSO, A.J. & HADDAD, C.F.B., 1992. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. **Acta Zoologica Lilloana**, Tucumán, **41**:93-105.

CARDOSO, A.J. & MARTINS, J.E., 1987. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações em comunidade neotropical. **Papéis Avulsos Zoologia**, São Paulo, **36**(23):279-285.

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

CRUMP, M.L., 1971. Quantitative analysis of a tropical herpetofauna. **Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas**, Lawrence, **3**:1-62.

CRUMP, M.L., 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. **Miscelaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas**, Lawrence, **61**:1-68.

DONNELLY, M.A. & GUYER, C., 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylid frogs. **Oecologia**, Heidelberg, **98**:291-302.

DUELLMAN, W.E., 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rica hylid frogs. **Herpetologica**, Lawrence, **23**(3):169-183.

EMLEN, S.T., 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlin, **1**:283-313.

EMLEN, S.T. & ORING, L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating system. **Science**, Washington, **197**(4300):215-223.

ETEROVICK, P.C. & SAZIMA, I., 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of sazonality, habitat, and predation. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, **21**(4):439-461.

FAIVOVICH, J.; HADDAD, C.F.B.; GARCIA, P.C.A.; FROST, D.R.; CAMPBELL, J.A. & WHEELER, W.C., 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, **294**:1-240.

FROST, D.R., 2004. **Amphibian Species of the World: an online reference**. Version 3.0 (22 August, 2004). Disponível em http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York. Acesso em: fev. 2005.

HADDAD, C.F.B.; CARDOSO, A.J. & CASTANHO, L.M., 1990. Hibridação natural entre *Bufo ictericus* e *Bufo crucifer* (Amphibia: Anura). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, **50**(3):739-744.

HADDAD, C.F.B.; POMBAL Jr., J.P. & BATISTIC, R.F., 1994. Natural hibridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). **Journal of Herpetology**, Lawrence, **28**(4):425-430.

HEYER, W.R., 1994. Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). **Smithsonian Contributions to Zoology**, Washington, **546**:1-124.

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

HEYER, W.R.; DONNELLY, M.A.; MCDIARMID, R.W.; HAYEK, L.A.C. & FOSTER, M.S., 1994. **Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians**. Washington and London, Smithsonian Institution Press, 364p.

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

INGER, R.F., 1969. Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. **Journal of Animal Ecology**, London, **38**(1):123-148.

KLUGE, A.G., 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan**, Ann Arbor, **160**:1-170.

LUTZ, B., 1973. **Brazilian Species of *Hyla***. Austin & London, University of Texas Press, 265p.

MARGALEF, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. **American Naturalist**, Chicago, **97**:357-374.

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**, Leiden, **19**:65-73.

PLANAVE S.A., 1996. **Plano de manejo da Reserva Biológica de Duas Bocas**. Relatório parcial, vol. 2, , Governo do Estado do Espírito Santo, 163p.

POMBAL JR., J.P., 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, **57**(4):583-594.

POMBAL JR., J.P.; SAZIMA, I. & HADDAD, C.F.B., 1994. Breeding behavior of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). **Journal of Herpetology**, Lawrence, **28**:516-519.

POUGH, F.H.; STEWART, M.M. & THOMAS, R.G., 1977. Physiological basis of habitat partitioning in Jamaican *Eleutherodactylus*. **Oecologia**, Heidelberg, **27**:285-293.

ROSSA-FERES, D.C. & JIM, J., 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio e Janeiro, **54**(2):323-334.

ROSSA-FERES, D.C. & JIM, J., 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, **18**(2):439-454.

SIEGEL, S., 1975. **Estatística não-paramétrica (para as ciências do comportamento)**. São Paulo: McGraw-Hill do Brasil, 350p.

TOFT, C.A., 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. **Copeia**, Lawrence, **1985**(1):1-21.

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

WERNER, E.E. & GLENNEMEIER, K.S., 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. **Copeia**, Lawrence, **1999**(1):1-12.

WEYGOLDT, P., 1986. Beobachtungen zur Ökologie und Biologie von Fröschen an einem neotropischen Bergbach (Observations on the ecology and biology of frogs of a neotropical mountain stream). **Zoologische Jahrbücher Systematik**, Jena, **113**:429-454.

WIEST Jr., J.A., 1982. Anuran sucession at temporary ponds in a post oak-savanna region of Texas. *In*: SCOTT JR., N.J. (Ed.). **Herpetological communities**, Washington: Wildlife Research Report **13**:39-47.

ZIMMERMAN, B.L. & SIMBERLOFF, D., 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. **Journal of Biogeography**, Oxford, **23**:27-46.

APÊNDICE 1

Espécies de anuros da Reserva Biológica de Duas Bocas, Estado do Espírito Santo, e os ambientes em que foram observadas (Altitudes: Alto Alegre≅700m, brejo e represa≅200m).

FAMÍLIA	ESPÉCIE	AMBIENTE DE OBSERVAÇÃO
Bufonidae	*Bufo crucifer* Wied-Neuwied, 1821	Brejo, represa e trilha da represa
	Bufo granulosus Spix, 1824	Trilha da represa
Hylidae	*Aplastodiscus cavicola* (Cruz & Peixoto, 1985)	Mata de entorno do brejo, semi-enterrada
	Hypsiboas albomarginatus (Spix, 1824)	Poça em Alto Alegre, brejo e margens da represa
	Hypsiboas albopunctatus (Spix, 1824)	Brejo
	Dendropsophus bipunctatus (Spix, 1824)	Brejo
	Dendropsophus branneri (Cochran, 1948)	Brejo e poças temporárias de mata
	Dendropsophus decipiens (A. Lutz, 1925)	Brejo
	Dendropsophus elegans (Wied-Neuwied, 1824)	Brejo e mata de entorno da represa
	Dendropsophus microps (Peters, 1872)	Poças temporárias de mata, próximas à represa
	Dendropsophus seniculus (Cope, 1868)	Poças temporárias de mata, próximas à represa
	Hypsiboas faber (Wied-Neuwied, 1821)	Brejo e margens da represa
	Hypsiboas pardalis (Spix, 1824)	Alojamento de Alto Alegre e brejo
	Hypsiboas semilineatus (Spix, 1824)	Poça em Alto Alegre, brejo e margens da represa
	Phasmahyla exilis (Cruz, 1980)	Córregos em Alto Alegre
	Phyllomedusa burmeisteri Boulenger, 1882	Mata de entorno da represa
	Scinax alter (B. Lutz, 1968)	Brejo e margens da represa
	Scinax argyreornatus (Miranda-Ribeiro, 1926)	Brejo e poças temporárias de mata
	Scinax cuspidatus (A. Lutz, 1925)	Margens da represa
	Scinax gr. *catharinae*	Brejo
	Scinax fuscovarius (A. Lutz, 1925)	Habitações da reserva
	Trachycephalus mesophaeus (Hensel, 1867)	Poças temporárias de mata, próximas à represa
Leptodactylidae	*Crossodactylus gaudichaudii* Duméril & Bibron, 1841	Córregos de interior de mata
	Eleutherodactylus binotatus (Spix, 1824)	Matas da reserva
	Hylodes gr. *lateristrigatus*	Córregos de interior de mata
	Ischnocnema verrucosa (Reinhardt e Lütken, 1862)	Trilha da represa
	Leptodactylus natalensis A. Lutz, 1930	Brejo
	Leptodactylus cf. *ocellatus* (Linnaeus, 1758)	Córregos em Alto Alegre e brejo
	Physalaemus crombiei Heyer & Wolf, 1989	Poças temporárias de mata, próximas à represa
	Proceratophrys laticeps Izecksohn & Peixoto, 1981	Trilhas de Alto Alegre, brejo e trilha da represa
	Proceratophrys schirchi (Miranda-Ribeiro, 1937)	Trilha de Alto Alegre
	Thoropa miliaris (Spix, 1824)	Trilha da represa
Microhylidae	*Chiasmocleis capixaba* Cruz, Caramaschi & Izecksohn, 1997	Poças temporárias de mata, próximas à represa
	Chiasmocleis schubarti Bokermann, 1952	Poças temporárias de mata, próximas à represa
Total	34 espécies	