

Universidade Federal de Uberlândia

Instituto de Biologia

**REPRODUÇÃO DE *Leptodactylus ocellatus* (ANURA,
LEPTODACTYLIDAE), UMA ESPÉCIE COM CUIDADO MATERNAL
À PROLE**

André Pereira Rodrigues

2008

André Pereira Rodrigues

**REPRODUÇÃO DE *Leptodactylus ocellatus* (ANURA,
LEPTODACTYLIDAE), UMA ESPÉCIE COM CUIDADO MATERNAL
À PROLE**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador

Prof. Dr. Ariovaldo A. Giaretta

UBERLÂNDIA

Maio - 2008

André Pereira Rodrigues

**REPRODUÇÃO DE *Leptodactylus ocellatus* (ANURA,
LEPTODACTYLIDAE), UMA ESPÉCIE COM CUIDADO MATERNAL
À PROLE**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para obtenção
do título de Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais.

APROVADA em 22 de Fevereiro de 2008

Prof. Dr. Marcelo Menin

UFAM

Profa. Dra. Kátia Gomes Facure

UNIMINAS

Prof. Dr. Ariovaldo Antonio Giaretta
UFU
(Orientador)

UBERLÂNDIA
JANEIRO – 2008

ÍNDICE

	Página
RESUMO	i
ABSTRACT	ii
1 INTRODUÇÃO.....	01
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	03
2.1 ÁREA DE ESTUDO	03
2.2 TRABALHOS OBSERVACIONAIS	03
3 RESULTADOS	06
3.1 PERÍODO REPRODUTIVO.....	06
3.2 AMBIENTE DE POSTURA	07
3.3 CARACTERÍSTICAS DA DESOVA, OVOS E GIRINOS	08
3.4 AMPLEXO	09
3.5 INTERAÇÕES FÊMEA – PROLE E PROLE – PROLE	09
3.5.1 COMPORTAMENTO MATERNAL DE MOVIMENTAÇÃO DA CINTURA PÉLVICA	11
3.5.2 CONSTRUÇÃO DE CANALETAS	11
3.5.3 FUSÃO DE CARDUMES	13
3.6 COMPORTAMENTOS DE DEFESA A PROLE E PREDACÃO	13
3.7 FATORES ABIÓTICOS DE MORTALIDADE DE DESOVAS E GIRINOS.....	17
3.8 SOBREVIVENCIA DAS PROLES	18
4 DISCUSSÃO	19
5 CONCLUSÕES	24
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	24

RESUMO

Rodrigues, A. P. 2008. Reprodução de *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae), uma espécie com cuidado maternal à prole. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação dos Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 28p.

Em *Leptodactylus ocellatus*, os girinos formam agregados (cardumes) que são protegidos pelas fêmeas até o final da fase larval. Aqui descrevemos aspectos da reprodução dessa espécie em áreas de Cerrado de Minas Gerais, Brasil. Determinamos em campo o período reprodutivo, locais de desovas, duração do cuidado parental e diferenças na sobrevivência de cardumes protegidos ou não. Descrevemos o modo de ação de predadores de girinos e os tipos de reação das fêmeas parentais. A reprodução ocorreu em todos os meses do ano, com maior atividade na estação quente e chuvosa. Ninhos de espuma apresentaram formato circular, com abertura central e foram postos na superfície da água em meio à vegetação. Corpos d'água permanentes e temporários foram utilizados. O amplexo foi axilar e o macho bateu a espuma com movimentação lateral dos membros posteriores. Após o abandono da espuma, os girinos se aglomeraram formando cardumes densos. Fêmeas podem permanecer com a prole até o término da metamorfose, em média 42 dias. Observamos fusão entre dois ou mais cardumes de diferentes fêmeas. Parentais conduziram os cardumes através de ondulações na água produzidas pela movimentação da cintura pélvica e construíram canaletas interligando áreas isoladas. Fêmeas defenderam ativamente os girinos de predadores, como machos co-específicos, através de saltos, focinhadas, mordidas e emissão de gritos. Predadores de girinos foram teleósteos, serpentes, aves, artrópodos e coespecíficos. Desovas foram predadas por teleósteos e girinos coespecíficos. Não houve diferença significativa na sobrevivência (maior desenvolvimento) de cardumes com cuidado à prole entre ambientes com e sem teleósteos (predadores de girinos). Entre os cardumes sem cuidado à prole, a sobrevivência foi significativamente maior nos ambientes sem estes predadores. As fêmeas devem favorecer os cardumes tanto pela defesa ativa quanto pela orientação no ambiente. A presença da fêmea não foi garantia absoluta e nem condição essencial para o alcance da metamorfose em ambientes sem teleósteos, apesar de aumentar as chances de sobrevivência desses na presença de teleósteos. Na espécie, o cuidado maternal pode ser classificado em duas categorias: assistência à desova/larvas e direcionamento de larvas. Funcionalmente, pode ser classificado como redução de predação, incluindo canibalismo. Na espécie, o cuidado maternal apesar de aumentar a sobrevivência da prole não uma foi condição obrigatória para o desenvolvimento de ovos e girinos, assim como a ausência da mãe não significou necessariamente a morte dos girinos.

Palavra-Chave: Comportamento, Ecologia reprodutiva, cuidado à prole, Leptodactylidae, *Leptodactylus ocellatus*, predação.

ABSTRACT

Rodrigues, A. P. 2008. Reproduction of *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae), a species with maternal care to the offspring. Msc.thesis. UFU. Uberlândia-MG. 28p.

In *Leptodactylus ocellatus*, the tadpoles form schools that are protected by the females until the end of the larval phase. Here we described aspects of the reproduction of this species in areas of Cerrado in the state of Minas Gerais (Brazil). We determined in the field the reproductive period, spawning places, duration of the parental care and differences in the survival (degree of development reached) of protected/unprotected schools. We described the way of action of tadpole predators and the types of reaction of the parental females in the presence of them. The reproduction took place all around the year, with greater activity in the hot/rainy season. Foam nests were circular in format, often presenting a central opening; they were often built in the water surface amidst grass-like vegetation. Permanent and temporary bodies of water were used. The amplexus was axillary and the male beat the foam with lateral movement of the hind limbs. After leaving the foam, the tadpoles remained aggregated, forming dense schools. Females remained with the tadpoles until the end of the metamorphosis, 42 days on average. We observed coalition (fusion) between two or more schools of different females. Parental drove the schools through undulations in the water produced by pelvic movements and built channels interconnecting isolated areas. Females actively defended tadpoles from predators, as co-specific males, jumping, snout hitting, biting and emitting screams. Predators of tadpoles were teleosts, snakes, birds, arthropods and conspecifics. Egg clutches were preyed upon by teleosts and conspecific tadpoles. There was not significant difference in the survival (larger development) between guarded and unguarded schools in habitats with and without teleosts (tadpole predators). Among unguarded schools, the survival was significantly greater in environments without teleosts. The females appear to favor the schools through active defense and through orientation in the environment. The presence of the female was not an absolute warranty or an essential condition for the tadpoles to reach of the metamorphosis in environments without teleosts; Although it increased their survival in the presence of teleosts. In the species, the maternal care can be classified in two categories: attendance to the eggs/tadpoles and tadpoles driving. Functionally, it can be classified as predatory avoidance, including cannibalism. In the species, the maternal care may increases the survival of the offspring but is not an obligatory condition to the development of eggs and tadpoles, as well as the mother absence do not necessarily mean the death of the tadpoles.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Dr.(a) Kátia G. Facure e ao Dr. Marcelo Menin pela participação na banca examinadora. Aos colegas do TECSAN fico muito grato pelas sugestões e ajudas nos trabalhos de campo. A Daniele R. da Silva, agradeço a sua ajuda na execução do trabalho e revisões ao manuscrito. A minha família, muito obrigado pela confiança e incentivos para a concretização de mais uma etapa na minha vida. Agradeço ao Dr. Ariovaldo pelas valiosas contribuições na minha formação profissional e no desenvolvimento deste trabalho. Agradeço a FAPEMIG e ao Derly J. G. Rodrigues pelo apoio financeiro a pesquisa.

1. INTRODUÇÃO

Na definição mais utilizada, o cuidado à prole envolve o fornecimento de recursos outros que vitelo ou proteção aos descendentes por pelo menos um dos parentais (Sargent *et al.* 1987; Alcock, 1993). Para os parentais, o cuidado à prole representa um balanço no qual pesa, de um lado, o aumento na taxa de sobrevivência dos descendentes e, do outro, queda de fecundidade, perda de oportunidade de novos acasalamentos (Montgomerie & Weatherhead, 1988; Alcock, 1993), redução de mobilidade e maior susceptibilidade à predação (Crump, 1995). Entre os anuros, o cuidado parental ocorre em apenas seis por cento das espécies (Crump, 1996) e pode ser efetuado pelo macho, pela fêmea, ou por ambos (Wells, 1981; Beck, 1998).

Crump (1996) classificou os comportamentos parentais em anfíbios em cinco categorias: (1) assistência à desova, (2) assistência às larvas, (3) transporte de ovos, (4) transporte das larvas, (5) alimentação das larvas (Crump, 1995). Funcionalmente, ela reconheceu ainda seis categorias: (1) proteção contra patógenos (principalmente fungos), (2) redução de predação, (3) aeração de ovos aquáticos, (4) hidratação de ovos terrestres, (5) redução do desenvolvimento de anormalidades, (6) prevenção contra canibalismo.

Diversas espécies de *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) dos grupos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus* (cf. Heyer, 1969) apresentam girinos gregários e cuidado maternal ao cardume, um padrão que pode ser remetido a herança filogenética comum (Downie, 1996). Possivelmente nessas espécies a existência de cuidado maternal é condicionada pelo gregarismo da fase larval (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1971). Outras espécies, de outros grupos do gênero *Leptodactylus* (cf. Heyer, 1969, 1994) também podem apresentar cuidado parental, como no grupo de *Leptodactylus pentadactylus* (cf. Heyer, 1969) em *L. fallax* (Gibson, 2004) e *L. riveroi* (Lima et. al. 2006) e no grupo *Leptodactylus fuscus* em *L. fuscus* (Lescure, 1973)

e *L. mystacinus* (Giaretta & Oliveira Filho, 2006). Nesses dois grupos a presença de cuidado a prole não deve representar uma característica filogenética conservada, nem entre si, nem com o observado nos grupos de *L. ocellatus* e *L. melanonotus*.

No grupo de *Leptodactylus ocellatus* (cf. Heyer, 1969), o cuidado à prole é conhecido em *L. ocellatus* (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975), *L. chaquensis* (Prado *et al.*, 2000) e *L. insularum* (Wells & Bard, 1988); no grupo *Leptodactylus melanonotus*, em *L. leptodactyloides* (Downie, 1996), *L. podicipinus* (Martins, 2001), *L. natalensis* (Santos & Amorim, 2005), *L. validus* (Downie, 1996), *L. melanonotus* (Hoffmann, 2006), *L. petersii* (Lima *et al.*) e *L. pustulatus* (De Sá *et al.*, 2007).

Como presentemente reconhecido, *Leptodactylus ocellatus* é uma espécie com ampla distribuição geográfica, podendo ser encontrada na América do Sul (Frost, 2007). No Brasil, a espécie ocorre desde o nível do mar até altitudes superiores a 1000 metros, como em algumas localidades dos Estados de São Paulo e Minas Gerais, sendo freqüentes em planaltos (550 - 880 m) (Gallardo, 1964). Pós-metamorfoseados são encontrados sempre próximos (< 10 m) à água e podem incluir anuros na dieta (adultos e girinos) (França *et al.*, 2004; Kokubum & Rodrigues, 2005). É uma espécie grande para o gênero (adultos entre 92 e 120 mm CRC) (Gallardo, 1964). Suas desovas podem conter mais de 1000 ovos, o que resulta em cardumes compostos por muitas larvas (Fernandez & Fernandez 1921). Na espécie o cuidado maternal se inicia com a conclusão da construção do ninho de espuma e se estende até o final da fase larval (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975). A fêmea acompanha e orienta os girinos no corpo da água e reage de maneira agressiva frente a ataques simulados contra o cardume (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975). Os girinos de populações argentinas emitem sons que podem ser ouvidos a uma distância de até cinco metros (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975).

Dados comportamentais em ambiente natural, como interações intra e interespecíficas com predadores são importantes para a compreensão da história evolutiva do cuidado

parental. No presente trabalho, descrevemos aspectos qualitativos e quantitativos da reprodução de *Leptodactylus ocellatus* em uma área de Cerrado no sudeste do Brasil, tais como: 1) época, locais de reprodução e amplexo, 2) caracterização das desovas, ovos, cardumes e duração da fase larval, 3) tipos de cuidados despendidos pela mãe aos ovos e girinos e 4) taxa de sobrevivência de proles com e sem cuidado parental.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

Realizamos os trabalhos em campo nos locais de reprodução da espécie na periferia da cidade de Uberlândia (18°58'52"S; 48°17'37"W) e zona rural de Monte Alegre de Minas (19°00'55"S; 49°01'56"W), ambos na região do Triângulo Mineiro, Estado de Minas Gerais, Brasil. O clima da região é do tipo AW de Köppen, megatérmico (clima com temperaturas elevadas, acima de 20°C), com chuvas no verão e seca no inverno (Giaretta & Kokubum, 2004); a precipitação média anual é de 1500 mm, variando entre 750 a 2000 mm (Sano & Almeida, 1998). A vegetação original é do tipo Cerrado (Goodland & Ferri, 1979), do qual fragmentos ainda podem ser encontrados em manchas de diferentes tamanhos.

2.2. Trabalhos observacionais

Os trabalhos de campo foram realizados entre os meses de julho a março entre 2001 e 2004 e em todos os meses de 2005. Observações esporádicas feitas entre 1998–2001 e 2006–2007 foram coligidas de cadernos de campo (A. A. Giaretta). O período reprodutivo foi determinado com base na ocorrência de desovas e cardumes. Durante os meses de inverno os locais (lagos) normalmente usados pela espécie para reprodução foram visitados à procura de

cardumes em intervalos de até 15 dias. As referências aos estágios da prole seguem Gosner (1960). Procuramos por desovas, girinos e eventos de predação, através do método de varredura (Martin & Bateson, 1986). Interações importantes (*e. g.* fêmea-prole, fêmea-predadores, amplexo) foram acompanhados focalmente com registro contínuo de todos os atos comportamentais (Martin & Bateson, 1986).

Induzimos comportamentos defensivos e vocalizações das fêmeas perturbando a superfície d'água próxima aos cardumes. Essa perturbação experimental consistiu em agitar a superfície da água com o dedo ao lado (< 30 cm) do cardume por um período de 30 segundos. Realizamos este procedimento pelo menos uma vez para cada cardume guardado encontrado. Os tipos de comportamentos exibidos por fêmeas guardiãs perante predadores em potencial de girinos foram determinados experimentalmente pela ação do observador. Gravamos sons emitidos por essas fêmeas com gravador digital Boss-864 acoplado a microfone Sennheiser ME-67 (44100 hz; 16 bits). Os sons foram analisados com o programa SoundRuler (Gridi-Papp, 2007).

Medimos em campo as desovas (diâmetro total, diâmetro da abertura central e altura), profundidade do corpo d'água no local de oviposição, a distância das desovas à margem mais próxima e as distâncias percorridas pelos cardumes dentro dos corpos d'água. O tamanho dos ovos e girinos foram determinados com paquímetro (0,05 mm).

Para determinar a ocorrência do cuidado parental (presença da fêmea) em desovas e cardumes individuais estes foram observados com binóculo (aproximação 8X-17X, 25mm), em seções de até 60 minutos a distâncias de 3–15 metros nos períodos diurno e noturno.

O sucesso dos girinos (cardumes) em completar a metamorfose foi determinado através de visitas periódicas (intervalos 2–5 dias) aos locais onde eles haviam sido previamente encontrados. Em cada visita foi registrando o estágio (Gosner, 1960) em que os girinos se encontravam.

O eventual efeito da presença de Teleósteos (Actinopterigii) na sobrevivência (estágio de desenvolvimento) dos girinos (cardumes) foi avaliado através do teste de Mann-Whitney (Zar, 1999). Para verificar se o cuidado parental influenciava o efeito que esses predadores eventualmente teriam sobre a sobrevivência (estágio) dos girinos, foi feita a mesma análise separadamente para cardumes com e sem cuidado à prole. As análises estatísticas foram feitas no programa SYSTAT 10.2 (Wilkinson, 2000).

A partir de observações naturalísticas, conduzimos um experimento para testar se acarás *Cichlasoma* sp. (Cichlidae) efetivamente são predadores de desovas. Uma desova com idade inferior a um dia foi exposta sobre uma rede (malha 10 mm) na superfície da água de um lago (30 cm profundidade). Acompanhamos a ação dos acarás utilizando binóculo (10 m distância) por 80 minutos; após esse tempo eles foram coletados na rede e imediatamente preservados (formol 10%) para posterior análise laboratorial do conteúdo estomacal.

Considerando-se a possibilidade da fêmea guardiã ajudar os girinos a evitar morte por isolamento do corpo d'água principal, separamos experimentalmente um cardume vigiado do corpo d'água maior através da construção de uma barreira de terra (3 cm altura, 45 cm largura). Imediatamente depois desse isolamento, o comportamento da fêmea foi monitorado (3 m distância) com binóculo.

Espécimes de *Cichlasoma* sp. (Teleostei, Cichlidae) encontrados atacando ovos e/ou girinos foram coletados e analisados quanto aos seus conteúdos estomacais a fim de confirmar consumo.

Depositamos espécimes testemunho de predadores na coleção de Anuros do Museu de Biodiversidade do Cerrado (AAG-UFU) e no Laboratório de Aracnologia, Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília.

3. RESULTADOS

3.1. Período reprodutivo

A temporada reprodutiva da espécie, indicada pela presença de desovas e/ou cardumes (n = 78), ocorreu durante todos os meses do ano, com uma concentração de atividade nos meses mais quentes e chuvosos (Figura 1).

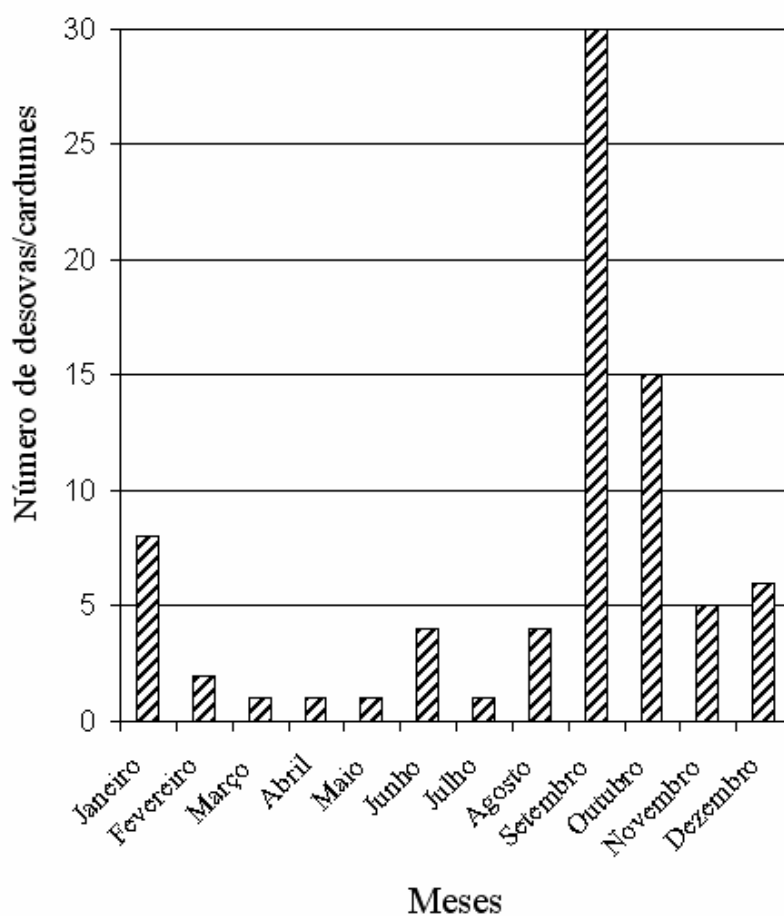


FIGURA 1: Número acumulado de prole (n = 78 desovas ou cardumes) de *L. ocellatus* ao longo dos meses em duas áreas no Triângulo Mineiro, Minas Gerais, Brasil. Dados correspondentes a sete anos (2001 e 2007) de observações em campo.

2. Ambiente de Postura

Setenta e oito por cento das desovas/cardumes ($n = 61$) encontrados ocorreram em ambientes permanentes e 22 % em ambientes temporários ($n = 17$) (Figura 2). A distância das desovas à margem variou de zero a 315 cm (média = 41; DP = 73.5; $n = 26$); a profundidade nos locais de desova variou entre 3,2 e 25,1cm (média = 13,2; DP = 6,4; $n = 26$).



FIGURA 2: Corpos d'água usados como locais de desova e desenvolvimento larval de *Leptodactylus ocellatus* em Minas Gerais, Brasil. Acima, lagoa permanente na Fazenda Rancho Feliz (Monte Alegre de Minas). Abaixo, poça temporária no clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (Uberlândia).

3.3. Características da Desova, Ovos e Girinos

As desovas apresentaram formato circular, com diâmetro médio de 20,1 cm (DP = 3,4; Amplitude = 16 – 27; n = 15), altura média de 6,3 cm (DP = 2,1; Amplitude = 4 – 10,4; n = 7) e abertura central com um diâmetro médio de 6,1 cm (DP = 1,5 cm; Amplitude = 4 – 9,3; n = 14). Quatro de 19 desovas encontradas em campo não apresentaram abertura central. O tamanho médio dos ovos foi de 1,7 mm (DP = 0,13; n = 10 ovos; n = 1 desova). O tempo de eclosão variou entre dois a quatro dias (n = 17) sendo que 41,2% das desovas eclodiram em dois dias, 47,1% em três dias e 11,7% delas em quatro dias. Os girinos eclodiram no estágio 23 (Gosner, 1960) com Comprimento Total (CT) médio de 7,6 mm (DP = 0,6; amplitude = 6,5 – 8,6; n = 28 girinos; n = 5 desovas). No fim da fase larval (estágio 41) os girinos apresentaram CT médio de 69,2 mm (DP = 5,02 mm; amplitude = 61,1 – 73,5 mm; n = 6 girinos; n = 3 cardumes); os indivíduos recém metamorfoseados (estágio 46) apresentaram ca. de 15,7 mm de comprimento rostro-cloacal (n = 2 indivíduos).

Um cardume típico era constituído por um aglomerado compacto de girinos sendo que o grau de compactação desses no cardume (ca. de 20 cm de diâmetro quando entre os estágios 25 e 40) aparentemente não variou ao longo da ontogenia dos girinos. Os girinos são quase totalmente negros, exceto pela presença de uma linha alaranjada fina e curta na nadadeira dorsal na sua junção ao corpo.

Dentro dos cardumes os girinos se alternavam em posição na coluna d'água e freqüentemente alguns indivíduos subiam irrompendo o focinho a superfície. No entorno e no meio do cardume podia-se notar partículas em suspensão aparentemente resultantes do revolvimento do sedimento do fundo pelos girinos (n= 30 cardumes). A maior distância observada percorrida por um cardume foi de 99,6 metros, ao longo de um período de 24 horas. Independentemente do estágio, não discernimos sons que pudessem ser atribuídos aos girinos dos cardumes (n = 52 cardumes).

3.4. Amplexo

O amplexo ($n = 2$) é axilar; ambos os casais estavam em atividade de desova no período da manhã (ca. 10:00h). No momento da liberação dos óvulos a fêmea mergulhou e levantou a cloaca acima do nível da água durante 3–4 segundos. O macho batia a espuma com movimentação lateral dos membros posterior sincronizadamente num padrão “limpador de parabrisa” ($n = 1$ casal). Numa ocasião observamos dois machos interferindo (vocalizando e mergulhando sob a desova) na atividade de desova; nesse caso o macho em amplexo emitiu constantemente vocalizações parecidas com as de anúncio.

3.5. Interações fêmea-prole e prole-prole

As fêmeas estiveram presentes tanto junto de ninhos de espuma (Figura 3 acima) quanto de cardumes ($n = 53$ proles) (Figura 3 abaixo) e o cuidado podia se estender até quando os girinos dispersaram (estágio 41, $n = 5$ cardumes), pouco antes da metamorfose. Agregados de juvenis recém metamorfoseados não foram encontrados. O cuidado maternal foi registrado em 68% ($n = 53$) das desovas/cardumes encontrados em campo ($n = 78$). O tempo de metamorfose dos girinos foi em média de 42 dias (DP = 1; N = 3 cardumes). Mesmo sem a presença da fêmea os girinos apresentaram a formação de cardume ($n = 18$ cardumes).



FIGURA 3: Interações entre mãe e prole em *Leptodactylus ocellatus*. Acima, a seta indica uma fêmea junto a um ninho de espuma. Abaixo, a fêmea está flutuando sobre o cardume de girinos.

3.5.1. Comportamento Maternal de Condução da Prole

Mais claramente depois do segundo dia de eclosão, as fêmeas passaram a apresentar comportamentos que resultavam na condução do cardume para diferentes partes do corpo d'água. Na condução, as fêmeas normalmente se posicionavam próximas (15 cm) ao cardume e moviam repetidamente a região posterior do corpo (cintura pélvica) através da flexão dos membros posteriores criando ondulações na superfície da água (comportamento de bombeamento). Após essas movimentações, as fêmeas normalmente mergulharam, na maioria dos casos se deslocando para longe (30 cm) do cardume. Após esse avanço elas voltavam a movimentar a cintura. A repetição continuada desses comportamentos (bombeamento e avanço) normalmente resultava no direcionamento dos cardumes pelo corpo d'água (N = 8 cardumes).

3.5.2. Construção de Canaletas

No experimento de isolamento do cardume com barreira de terra, a fêmea rompeu a obstrução pela escavação de uma canaleta (comprimento = 45 cm, largura = 10,3 cm, altura no centro = 4,5 cm, profundidade d'água no centro = 1,8 cm) em aproximadamente 60 min. (Figura 4). A fêmea escavou a canaleta pela remoção de terra com o focinho, membros posteriores e anteriores. Após ter completado a canaleta, a fêmea voltou para junto dos girinos e, com movimentações de cintura pélvica, os conduziu para o corpo d'água principal.

Em duas situações observamos as fêmeas construindo canaletas naturalmente (sem manipulação experimental). No primeiro caso a canaleta mediu 159 cm (profundidade da água = 4,9 cm, largura = 8,7 cm) e interligou duas porções rasas de um lago; a travessia do cardume pela canaleta foi orientada pela fêmea com movimentações da cintura. No segundo caso a canaleta mediu 30,5 cm (profundidade da água = 1,3 cm, largura = 4,5 cm, altura total

= 7,5 cm) e interligou áreas similares (profundidade e largura). Em ambos os casos as fêmeas escavaram principalmente com o focinho, como o descrito acima.



FIGURA 4: Canaleta (indicada pela seta) resultante do comportamento escavatório de fêmea de *Leptodactylus ocellatus* em cuidado à prole. Na situação ilustrada, os girinos haviam sido isolados experimentalmente do corpo d'água principal pela construção de uma barreira de terra em volta do cardume.

3.5.3. Fusão de Cardumes

Por cinco vezes observamos cardumes de fêmeas diferentes se fundirem e permanecerem em um único aglomerado. Em um dos eventos seis cardumes sem cuidado à prole se fundiram em um único aglomerado. Em quatro eventos ocorreu fusão entre dois cardumes, sendo que em dois desses eventos um dos cardumes fundidos estava (e continuou sendo) guardado por uma maternal. Assumindo-se que a presença de girinos de tamanhos muito diferentes (> 25 mm) em um mesmo cardume é indício de fusão, o número desse evento observado na natureza foi de 11.

3.6. Comportamentos de Defesa à Prole e Predação

O elenco de predadores de girinos inclui coespecíficos, teleósteos, aves e artrópodos (Tabela 1). Diante de machos coespecíficos ($N = 2$) as fêmeas reagiram com saltos, mordidas, focinhadas e chiados. Um desses casos de canibalismo foi em relação a girinos (estágio 25) de um cardume guardado. Durante a predação o macho saltava sobre o cardume abocanhando os girinos; foram 80 minutos de investidas.

TABELA 1: Predadores de girinos de *Leptodactylus ocellatus*, seus modos de ação e tipos de reação exibidas pela parental. N = Número de observações. Em todos os casos os predadores atacavam girinos individuais.

Elenco de predadores	N	Período	Ação do predador	Reação da parental
<i>Cichlasoma</i> sp. (Teleostei, Cichlidae)	2	Diurno	Ataque por debaixo do cardume	Nenhuma
<i>Rivulus</i> sp. (Teleostei, Rivulidae)	4	Diurno	Ataque por debaixo do cardume	Nenhuma
<i>Ardea alba</i> (Aves, Ardeidae)	1	Diurno	Bicadas sobre o cardume	Nenhuma
<i>Ancylometes concolor</i> (Aranae, Pisauridae)	1	Noturno	Aproximação pela superfície d'água	Nenhuma
Barata d'água (Belostomatidae)	3	Diurno/Noturno	Aproximação por debaixo do cardume	Nenhuma
Larva de Coleópteros (Ditiscidae)	3	Diurno/Noturno	Aproximação por debaixo do cardume	Nenhuma
Ninfa de libélula (Odonata)	1	Diurno	Aproximação por debaixo do cardume	Nenhuma
<i>Pitangus sulphuratus</i> (Aves, Tyrannidae)	2	Diurno	Mergulho raso sobre o cardume	Saltos*
<i>Helicops</i> sp. (Serpentes, Colubridae)	2	Noturno	Invasão do cardume	Focinhadas, gritos e saltos*
Coescífico (adulto)	2	Diurno/Noturno	Saltos sobre o cardume	Focinhada, gritos, saltos e mordidas**

* – Sobre o cardume. ** Sobre o predador.

No ataque do pássaro *Pitangus sulphuratus*, as fêmeas reagiram saltando sobre o cardume, o que resultou no deslocamento dos girinos para águas mais profundas (> 20 cm) (N = 2). Observamos girino no bico da ave após os ataques.

Em algumas aproximações por teleósteos (*Rivulus* sp. e *Cichlasoma* sp.), as fêmeas mergulhavam em direção dos predadores resultando na expulsão deles das proximidades dos girinos. Nos casos efetivos de predação as fêmeas não apresentaram nenhuma reação.

Nos casos de ataque por Colubridae (30–50 cm CRC, n = 3) num deles a fêmea expulsou o predador através de focinhadas, emissão de gritos e saltando sobre ele antes que houvesse predação de larvas. Nos outros dois casos, embora tenha havido o mesmo tipo de defesa pela fêmea, as serpentes consumiram algumas larvas.

Não observamos nenhuma reação dos parentais na presença de *Ardea alba*, ditíscideo (Coleoptera), larva de odonata (Libellulidae), Belostomatidae e *Ancylometes concolor* (Pisauridae). Todos esses predadores aproximaram-se lentamente do cardume antes da captura do girino.

Registramos um cardume de girinos de *L. ocellatus* que, durante dois dias, consumiu uma desova coespecífica que estava sem a proteção da parental (Figura 5).



FIGURA 5: Ataque de girinos de *Leptodactylus ocellatus* a desova coespecífica. A seta indica um girino consumindo a desova. O ataque resultou no desaparecimento da desova.

Constatamos no experimento que os acarás (*Cichlasoma* sp.) consumiram a desova a eles exposta; os espécimes (n = 15, 7–16 cm Comprimento Total) coletados tinham espuma, mas não ovos, no estômago.

Todos os comportamentos maternos observados contra predadores naturais (saltos, mordidas, batidas com o focinho e emissão de gritos) foram desencadeados também durante as perturbações da água pelo observador (n = 7 fêmeas). Os sons emitidos pelas fêmeas são chiados curtos (0,06 a 0,16 segundos) com frequência dominante entre 3187 a 3875 Hz (n = 4 gritos, 2 fêmeas) (Figura 6). Em duas ocasiões uma fêmea atacou o observador mordendo e mantendo a mordida no dedo.

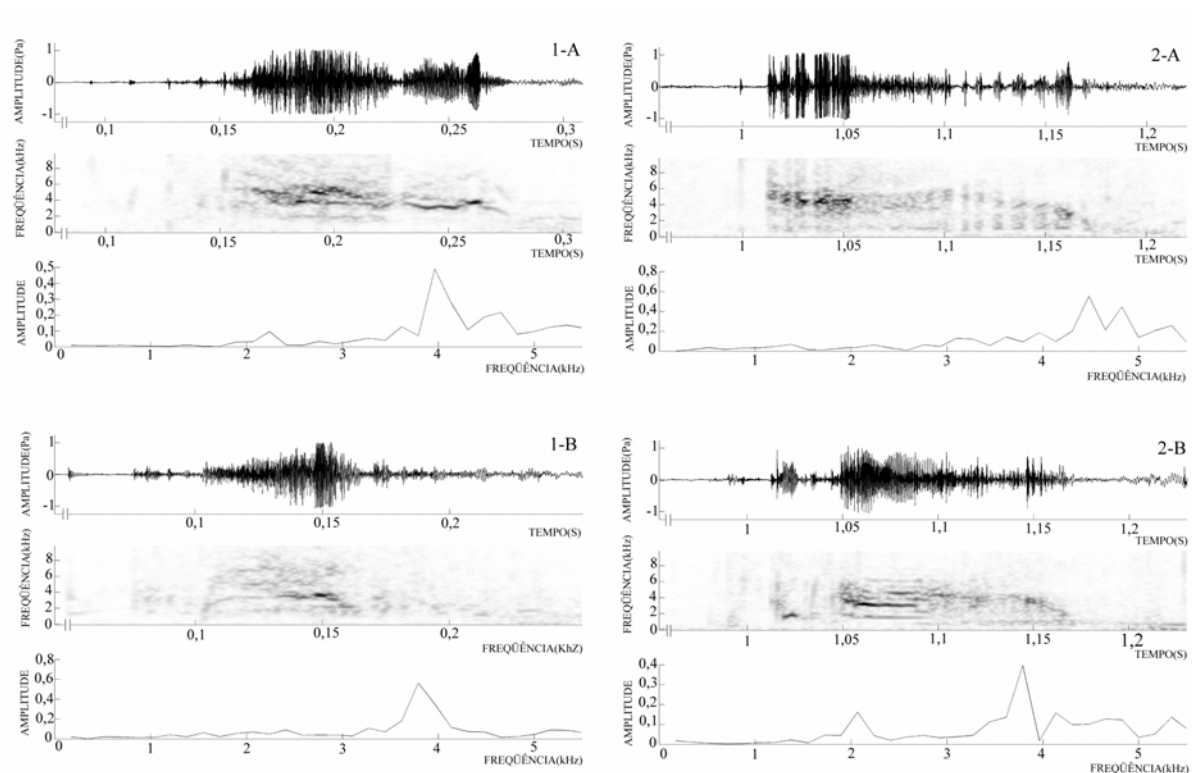


FIGURA 6: Ocilogramas, sonogramas e espéctros de freqüência de gritos emitidos por fêmeas engajadas ao cuidado a prole em resposta a perturbações ao cardume feitas pelo observador. N = 2 fêmeas gravadas. Primeira coluna (1-A e 1-B) arquivo sonoro LeptodocellMG2AAGb (Temperaturas - Ar: 29,4°C, Água: 30,9°C) segunda coluna (2-A e 2-B) arquivo sonoro LeptodocellMG4AAGb (Temperaturas - Ar: 26,3°C, Água: 26,8°C).

3.7. Fatores Abióticos de Mortalidade de Desovas

Devido secagem dos corpos d'água uma desova com cuidado maternal e duas desovas sem o cuidado maternal morreram por ficarem em contato direto com o solo impossibilitando a entrada dos girinos recém eclodidos na água. Durante a ocorrência de fortes chuvas, observamos duas desovas sendo carregadas para fora da poça pela enxurrada.

3.8. Sobrevivência da prole

Nos cardumes com cuidado à prole, o estágio que os girinos alcançaram variou de 20 a 41 na presença de teleósteos ($n = 31$ cardumes) e de 25 a 46 na ausência desses ($n = 10$ cardumes), sendo que essa diferença não foi significativa (teste de Mann-Whitney; $U = 201$; $P = 0,147$). Entretanto, nos cardumes sem cuidado à prole, o estágio que os girinos alcançaram variou de 25 a 30 na presença de teleósteos ($n = 8$ cardumes) e de 26 a 41 na ausência desses ($n = 4$ cardumes), sendo que esse maior sucesso de alcance de estágios tardios foi estatisticamente significativo (teste de Mann-Whitney; $U = 30,0$; $P = 0,012$) (Figura 7). Na realidade, não testemunhamos nenhum caso de girinos sem o cuidado maternal chegar à metamorfose em ambientes com teleósteos.

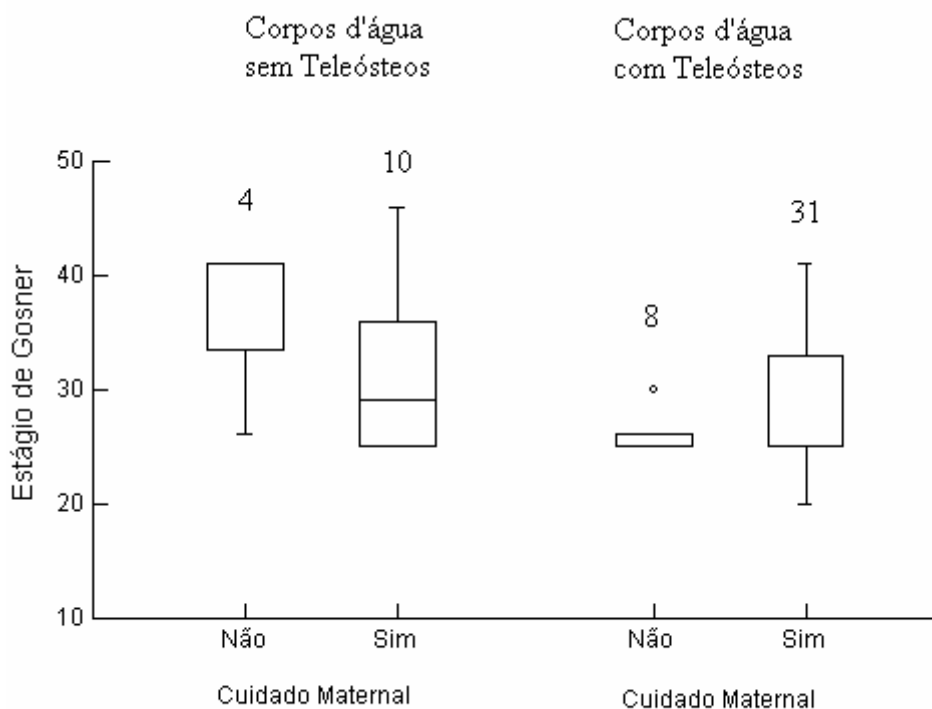


FIGURA 7: Mediana e variação no estágio de desenvolvimento entre girinos (cardumes) de *Leptodactylus ocellatus* com e sem cuidado à prole em ambientes com e sem teleósteos (predadores). O número acima de cada *box* representa o tamanho da amostra.

De 50 desovas acompanhadas desde a postura, nove (18%) (quatro com cuidado a prole e cinco sem) não foram mais observadas em campo num período de até 24 horas após a postura.

4. DISCUSSÃO

Embora tenha ocorrido raramente no inverno, o período reprodutivo de *Leptodactylus ocellatus* na região de estudo se estendeu por todo o ano, diferente do descrito para populações da Argentina por Gallardo (1964) e do Uruguai por Vaz-Ferreira & Gehrau (1975) que somente observaram reprodução nos meses mais quentes e chuvosos. No centro-oeste do Brasil *Leptodactylus podicipinus*, outra espécie com cuidado à prole, também se reproduz ao longo de todo o ano (Prado *et. al*, 2000).

A ocorrência de desovas, principalmente nos locais rasos e próximos a margens em meio à vegetação densa, deve dificultar o acesso de predadores aquáticos, como os *Cichlasoma* sp. e predadores visualmente orientados (*e. g.* moscas; Menin & Giaretta, 2003). Apesar de, aparentemente, os acarás não predarem ovos, a destruição do ninho de espuma resultar na morte desses uma vez que afundam na água. A não ingestão dos ovos pode ser devida a impalatabilidade destes (Gunzburger & Travis, 2005). A proteção de desovas contra o ataque dos ciclídeos deve depender mais da seleção de micro-habitats inacessíveis a estes predadores. A deposição dos ninhos de espuma geralmente em locais rasos e junto à vegetação é similar às descritas na Argentina (Fernandez & Fernandez 1921; Gallardo, 1964) e Uruguai (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975).

As características das desovas, ovos e desenvolvimento larval observadas no presente trabalho (*e. g.* dimensões e formato da desova, tamanho médio dos ovos, tamanho dos girinos após a eclosão e no término da metamorfose e tempo de desenvolvimento larval) são

concordantes às descritas por Vaz-Ferreira & Gehrau (1975), Fernandez & Fernandez (1921) e Gallardo (1964).

Como em *Leptodactylus podicipinus* (Prado & Haddad, 2003), a interferência de machos coespecíficos sobre casais em desova pode evidenciar que em *L. ocellatus* pode ocorrer desovas com ovos fertilizados por múltiplos machos. Nas espécies que apresentam reprodução com múltiplos machos, os indivíduos periféricos ao casal podem abraçar o macho amplexado (e.g. *Chiromantis rufescens* (Coe, 1967), *Agalychnis saltator* (Roberts, 1994), *Crinia georgiana* (Roberts *et. al.*, 1999) e *Leptodactylus podicipinus* (Prado & Haddad, 2003), ou ficar ao lado do casal batendo a espuma (e. g. *Leptodactylus chaquensis* (Prado e Haddad, 2003)).

As canaletas construídas pelas fêmeas ligando diferentes áreas devem ajudar a evitar a morte dos girinos por 1) dessecação, 2) predação e 3) fome, pela possibilidade de acesso a novas áreas de alimentação. Nos casos observados, os girinos usaram as canaletas tanto para se deslocar para áreas mais profundas como também o contrário, saindo de área funda onde teleósteos podem predá-los para áreas mais rasas de difícil acesso a estes predadores. Entre as espécies de *Leptodactylus*, o comportamento de construção de canaletas também foi registrado para *Leptodactylus insularum* (Wells & Bard, 1988) *Leptodactylus melanonotus* (Hoffmann, 2006), *L. natalensis* (Santos & Amorim, 2006) e *Leptodactylus riveroi* (Lima *et. al.* 2006), *Pyxicephalus adspersus* (Cook *et. al.* 2001) (Anura, Pyxicephalidae) também apresenta o comportamento de construção de canaletas pelos machos.

A produção de ondulações na superfície da água, através da movimentação de cintura pélvica pela fêmea, aparentemente ajuda a fêmea a direcionar o cardume para áreas mais propícias de alimentação e/ou locais mais seguros contra predadores. Em *Leptodactylus insularum* (Wells & Bard, 1988), *L. validus*, *L. leptodactyloides* (Downie, 1996), *L. natalensis* (Santos & Amorim, 2006), *L. podicipinus* (Prado *et. al.* 2000; Martins, 2001) e *L. pustulatus*

(De Sá *et. al.*, 2007) as fêmeas realizam comportamento semelhante, o que também resulta no deslocamento do cardume em sua direção. Provavelmente a principal forma de proteção contra os maiores predadores em *L. podicipinus* (*e. g.* aves e peixes) seria através da orientação da prole pela fêmea para áreas mais seguras por meio da movimentação da cintura pélvica (Martins, 2001).

Evidências de fusão de cardumes, com girinos de tamanhos muito diferentes entre si, foram registrados em *Leptodactylus ocellatus* (Fernandez & Fernandez 1921) e *Leptodactylus insularum* (Sexton, 1962). A fusão dos cardumes deve ocorrer em função da co-ocorrência de posturas no mesmo ambiente e a grande capacidade de movimentação dos cardumes, indicando que mesmo quando presentes, as fêmeas não têm como evitá-la. Agregações de girinos podem confundir o predador aquático na seleção de uma presa, atuando assim como uma forma de defesa (Kehr, 1994); neste sentido, cardumes mistos podem fornecer uma maior proteção contra os predadores aquáticos, aumentando a chance dos girinos completarem a metamorfose. Outros predadores de girinos como as aves também devem ter maior dificuldade na seleção da presa nesses agregados.

Assim como em *Leptodactylus ocellatus*, os girinos de *L. melanonotus* predam ninhos de espuma coespecíficas (Hoffmann, 2006). A predação de desovas, além de servir como uma forma de obtenção de recurso alimentar pelos girinos, possivelmente contribui na redução da competição que pode ocorrer entre proles coespecíficas. Em algumas espécies de opiliões (Machado & Oliveira, 1998) e inclusive em anuros (Townsend, *et al.*, 1984; Giaretta & Facure, 2004) o canibalismo é um fator de mortalidade de ovos e a defesa à prole em alguns casos pode ser efetiva contra o canibalismo (Machado & Oliveira, 1998).

Nossas observações são concordantes com as simulações de Vaz-Ferreira e Gehrau (1975) no que tange à reação agressiva da fêmea contra predadores, as quais envolvem mordidas, saltos, focinhadas e emissão de chiados. Assim como observado em *L. insularum* (Ponssa,

2001), os chiados emitidos por fêmeas de *L. ocellatus* devem afugentar predadores de girinos. Os sons emitidos pelos girinos na população do Uruguai (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975), não foram observados no presente trabalho.

Embora a fêmea de *L. ocellatus* possa ser relativamente eficiente na defesa dos girinos contra teleósteos, serpentes, coespecíficos e aves, ela parece ser menos eficiente em atuar diretamente contra ataques aos girinos por artrópodos (*e. g.* Insetos) que atacam por baixo do cardume.

A predação pode ter sido um importante fator de seleção na evolução do comportamento de cuidado à prole em *L. ocellatus*. No entanto, até o presente trabalho, não se conhecia ao certo se esse comportamento tem relação quantitativa com a sobrevivência dos girinos na espécie. Em ambientes com teleósteos predadores de girinos, a sobrevivência apenas de proles com cuidado parental pode estar relacionada tanto ao comportamento de defesa ativa quanto ao de orientação da prole executados pela parental. Como descrevemos, porém, o cuidado maternal não é garantia absoluta e nem é condição essencial para a metamorfose de girinos em ambientes sem teleósteos, apesar de aumentar a taxa de sobrevivência da prole. Sabe-se que também em *L. melanonotus* os girinos podem terminar a metamorfose sem a proteção pelos parentais (Hoffmann, 2006). Em *Pyxicephalus adspersus* a proteção do parental diminui a taxa de predação e um maior número de girinos alcançam a metamorfose quando comparados com proles sem a proteção do parental (Cook *et. al.*, 2001).

Analisando o cuidado maternal em *L. ocellatus* de acordo com a classificação proposta por Crump (1995, 1996), a qual atribui categorias e funções ao cuidado parental, podemos classificá-lo nas categorias de assistência à desova e assistência às larvas, com função de redução de predação.

É possível que o comportamento de movimentação da cintura pélvica e a construção de canaletas apresentado por algumas espécies dos grupos de *Leptodactylus melanonotus* e

Leptodactylus ocellatus (cf. Heyer, 1969) e por *Pyxicephalus adspersus* (Cook *et. al.*, 2001) se enquadrem em uma nova categoria: direcionamento de larvas, com funções de: entrada em novas áreas de forrageio e fuga de área de risco de dessecação e predação.

5. CONCLUSÕES

Em *Leptodactylus ocellatus*, cardumes de diferentes eventos reprodutivos podem se fundir em um único aglomerado. Os girinos da espécie têm o potencial de serem predadores de desovas coespecíficas.

O cuidado parental na espécie apresenta comportamentos diretos de defesa à prole contra predadores, construção de canaletas e a orientação da prole.

O cuidado maternal em *Leptodactylus ocellatus* pode ser classificado em três categorias: assistência a desova, assistência a larvas e direcionamento de larvas. Funcionalmente, pode ser classificado como redução de predação, prevenção contra canibalismo, entrada em novas áreas de forrageio e fuga de área de risco de dessecação e predação.

Na espécie, o cuidado maternal, apesar de aumentar a sobrevivência das proles, não é condição obrigatória para o desenvolvimento de ovos e girinos, assim como a ausência da mãe não significa necessariamente a morte dos girinos.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J., 1993, *Animal Behavior: an Evolutionary Approach*. (Fifth ed. Sinauer Assoc. Inc.), 626 pp.
- BECK, C. W., 1998, Mode of fertilization and parental care in anurans, *Animal Behaviour*, **55**, 439-449.
- COE, M. J., 1967, Co-operation of three males in nest construction by *Chiromantis rufescens* GUENTHER (Amphibia: Rhacophoridae), *Nature*, **214**, 112-113.
- COOK, C. L., FERGUSON, J. W. H., TELFORD, S. R., 2001, Adaptive male parental care in the giant bullfrog, *Pyxicephalus adersus*, *Journal of Herpetology*, **35**, 310–315.
- CRUMP, M., 1995, Parental Care. In: HEATWOLE, H., SULLIVAN, B. K. *Amphibian Biology*, (Surrey Beatty), **2**, 519-522.
- CRUMP, M., 1996, Parental care among Amphibia. In: ROSENBLAT, J. S., SNOWDON, C. T. *Parental care: evolution, mechanism, and adaptive significance*, (Academic Press), **25**, 109-144.
- DE SÁ, R. O., BRANDÃO, R. A., GUIMARÃES, L. D., 2007, Description of the tadpole of *Leptodactylus pustulatus* Peters 1870 (Anura: Leptodactylidae). *Zootaxa*, **1523**, 49-58.
- DOWNIE, J.R., 1996, A new example of female parental behaviour in *Leptodactylus validus*, a frog of the Leptodactylid “*Melanonotus*” species group. *Herpetological Journal*, **6**, 32-34.
- FERNANDEZ, K., Y FERNANDEZ, M., 1921, Sobre la Biología y reproducción de algunos Batracios argentinos. I. Cystignathidae., *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **91**, 97 – 139.
- FRANÇA, L. F., FACURE, K. G., GIARETTA, A. A., 2004, Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in Southeastern Brazil, *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **39(3)**, 243-248.

- FROST., 2007, *Amphibian species of the world: an online reference*. V.5.0. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> [acessado 15/07/2007].
- GALLARDO, J.M., 1964, Consideraciones sobre *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Anura) y especies aliadas. *Physis - Tomo*, **68**, 373-384.
- GIARETTA, A. A., FACURE, K. G., 2004, Reproductive ecology and behavior of *Thoropa miliaris* (Spix, 1824) (Anura, Leptodactylidae, Telmatobiinae), *Biota Neotropica* (Ed. Portuguesa), **4**, 1-10.
- GIARETTA, A. A., KOKUBUM, M.N.C., 2004, Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lays eggs in underground chambers (Anura: Leptodactylidae), *Herpetozoa*, **16(3/4)**, 115-126.
- GIARETTA, A. A., OLIVEIRA FILHO, J. C., 2006, *Leptodactylus mystacinus* - Parental Care. *Herpetological Review*, **37**, 204-204.
- GIBSON, R. C., BULEY, K. R., 2004, Maternal Care and Obligatory Oophagy in *Leptodactylus fallax*: A New Reproductive Mode in Frogs, *Copeia*, **1**, 128–135.
- GRIDI-PAPP, M. 2007. Sound Ruler. V0.9.6.0. [http:// soundruler.sourceforge.net](http://soundruler.sourceforge.net). [acessado 20/10/2007].
- GOODLAND, R., FERRI, G. M., 1979, *Ecologia do Cerrado*, (Editora da Universidade de São Paulo – Edusp/Livraria Itatiaia Editora Ltda), 193 pp.
- GOSNER, K. L., 1960, A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**, 183-190.
- GUNZBURGER, M. S., TRAVIS, J., 2005, Critical literature review of the evidence for unpalatability of amphibian eggs and larvae. *Journal of Herpetology*, **39 (4)**, 547-571.
- HEYER, W. R., 1969, The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae), *Evolution*, **23**, 421–428.

- HEYER, W. R., 1994, Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* Complex of frogs (Amphibia, Leptodactylidae), *Smithsonian Contributions to Zoology*, 546 pp.
- HOFFMANN, H., 2006, Observation on behaviour and parental care of *Leptodactylus melanonotus* (Hallowell) in Costa Rica, *Salamandra*, **42(2/3)**, 109-116.
- KOKUBUM, M. N. C., RODRIGUES, A. P., 2005, *Leptodactylus ocellatus* (Rã-manteiga). Cannibalism, *Herpetological Review*, **36**, 303.
- KEHR, A. I., 1994, Patrones de dispersión espacio-temporales y su influencia en la biología larval de *Bufo arenarum* (Amphibia: Anura). *Neotropica*, **40 (103-104)**, 35-40.
- LESCURE, J., 1973, Contribution a l'étude des amphibiens de Guyane Française. II. *Leptodactylus fuscus* (Schneider) observation écologiques et éthologiques. *Annales Muséum d'Histoire Naturelle de Nice*, **1**, 91-100.
- LIMA, A. P., MAGNUSSON, E. W., MENIN, M., ERDDTMANN, L. K., RODRIGUES, D. J., KELLER, C., HÖDL, W., 2006, *Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central*, (Áttema Design Editorial, Manaus), 168 pp.
- MACHADO, G., OLIVEIRA, P. S., 1998, Reproductive biology of the neotropical harvestman (*Goniosoma longipes*) (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae): mating and oviposition behaviour, brood mortality, and parental care. *Journal of Zoology*, **246**, 359–367.
- MARTINS, I. A., 2001, Parental care behaviour in *Leptodactylus podicipinus* (COPE, 1862) (Anura, Leptodactylidae). *Herpetological Journal*, **11**, 29-32.
- MARTIN, P., BATESON, P., 1986, *Measuring behaviour: an introductory guide*. (First ed. Cambridge University Press), 200 pp.
- MENIN, M., GIARETTA, A. A., 2003, Predation on foam nests of leptodactyline frogs (Anura: Leptodactylidae) by larvae of *Beckeriella niger* (Diptera: Ephydriidae). *Journal of Zoology* **261**, 239-243.

- MONTGOMERIE, R. D., WEATHERHEAD, P. J., 1988, Risks and rewards of nests defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology*, **63(2)**, 167-187.
- PRADO, C. P. A., HADDAD, C. F. B., 2003, Teste size in Leptodactylid frogs and occurrence of multimale spawning in the genus *Leptodactylus* in Brazil. *Journal of Herpetology*, **37 (2)**, 354-362.
- PRADO, C. P. de A., UENTANABARO, M., LOPES, F. S., 2000, Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Jornal of Herpetology*, **34 (1)**, 135-139.
- PONSSA, M. L., 2001, Cuidado parental y comportamiento de cardumen de larvas en *Leptodactylus insularum* (Anura, Leptodactylidae). *Alytes*, **19 (2-4)**, 183-195.
- ROBERTS, W. E., 1994, Explosive breeding aggregations and parachuting in a neotropical frog, *Agalychnis saltator*, *Journal of Herpetology*, **28**, 193-199.
- ROBERTS, J. D., STANDISH, R. J., BYRNE, P. G., DOUGHTY, P., 1999, Synchronous polyandry and multiple paternity in the frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae). *Animal Behaviour*, **57**, 721-726.
- SANTOS, E. M., AMORIM, F. O., 2005, Modo reprodutivo de *Leptodactylus natalensis* Lutz, 1930 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), *Revista Brasileira de Zoociências*, **7(1)**, 39-45.
- SANTOS, E. M., AMORIM, F. O., 2006, Cuidado parental em *Leptodactylus natalensis* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Iheringia. Série Zoologia*, **96**, 491-494.
- SANO, S. N., ALMEIDA, S. P., 1998, *Cerrado: ambiente e flora*, (Embrapa – CPAC. Planaltina, D.F.), 556pp.
- SARGENT, R. C., TAYLOR, P. D., GROSS, M. R., 1987, Parental care and the evolution of egg size in fishes, *American Naturalist*, **129(1)**, 32-46.

- SEXTON, O. J., 1962, Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* barbour., *Herpetologica*, **18(3)**, 212-214.
- SOLANO, H., 1987, Some aspects of the reproductive biology of the sibling frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider) (Amphibia: Leptodactylidae), *Amphibia-Reptilia*, **8**, 111–128.
- TOWNSEND, D. S., 1986, The costs of male parental care and its evolution in a neotropical frog, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 187-195.
- TOWNSEND, D. S., STEWART, M. M., POUGH, F. H., 1984, Male parental care and its adaptive significance in a neotropical frog, *Animal Behaviour*, **32**, 421–431.
- VAZ-FERREIRA, R, GEHRAU, A., 1971, Agrupaciones y comportamiento social de renacuajos de *L. ocellatus* (L.). *V Congresso Latinoamericano de Zoologia*, 12-13.
- VAZ-FERREIRA, R., GEHRAU, A., 1975, Comportamiento epimeletico de la Rana comum, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae) I. atencion de la cria y actividades alimentarias y agresivas relacionadas, *Physis*, **34**, 1-14.
- WELLS, K.D., 1981, Parental Behavior of male and female frogs. In: ALEXANDER, R. D., TINKLE, D. W. (eds.), *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*, (Chiron Press, New York), 184-197.
- WELLS, K. D., BARD, K. M., 1988, Parental behaviour of an aquatic-breeding tropical frog, *Leptodactylus bolivianus*, *Journal of Herpetology*, **22 (3)**, 361-364.
- WILKINSON, L., 2000, SYSTAT: The System for Statistics (Chicago: SPSS Inc.).
- ZAR, J. H., 1999, *Biostatistical Analysis*, 4th ed. (Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall), 718 pp.