

**Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia**

**CUIDADO PARENTAL EM QUATRO
ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Leptodactylus*
(ANURA; LEPTODACTYLIDAE)**

Daniele Resende da Silva

2009

Daniele Resende da Silva

**CUIDADO PARENTAL EM QUATRO
ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE *Leptodactylus*
(ANURA; LEPTODACTYLIDAE)**

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
2009

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Dra. Kátia Facure e ao Dr. Marcelo N. C. Kokubum pela participação na banca examinadora. Aos colegas do TECSAN fico grata pelas sugestões e ajuda nos trabalhos em campo. Ao André P. Rodrigues agradeço a ajuda na execução do trabalho e revisões ao manuscrito. A minha família e amigos, obrigada pelo incentivo para a concretização de mais uma etapa na minha vida. Agradeço ao Dr. Ariovaldo Giaretta pelas valiosas contribuições na minha formação profissional e no desenvolvimento deste trabalho. Agradeço a CAPES pelo apoio financeiro à pesquisa.

SUMÁRIO

	Página
Resumo	i
Abstract.....	ii
Introdução.....	01
Material e Métodos.....	03
Resultados.....	06
1 Aspectos gerais do comportamento reprodutivo das quatro espécies	06
2 Comportamento das larvas e interação das fêmeas com potenciais predadores.....	06
3 Alimentação da parental	07
4 Construção de passagens para as larvas	07
5 Fusão Interespecífica de cardumes	10
6 Comportamento parental: aspectos quali e quantitativos	12
6.1 Particularidades de cada espécie.....	15
Discussão	21
1 Aspectos gerais do comportamento reprodutivo das quatro espécies	21
2 Comportamento das larvas e interação das fêmeas com potenciais predadores.....	22
3 Alimentação da parental	23
4 Construção de passagem para as larvas.....	24
5 Fusão Interespecífica de cardumes	25
6 Comportamento parental: aspectos quali e quantitativos	27
7 Contexto Filogenético	28
Conclusões.....	29
Referências Bibliográficas.....	31

RESUMO

Silva, Daniele Resende. 2009. Cuidado Parental em quatro espécies simpátricas de *Leptodactylus* (Anura; Leptodactylidae). Dissertação de Mestrado e Ecologia e Conservação de Recursos naturais. UFU. Uberlândia-MG. 37p.

No Cerrado do Triângulo Mineiro são reconhecidas quatro espécies de *Leptodactylus* com cuidado maternal a prole e girinos gregários. Aqui descrevemos aspectos do cuidado maternal à prole para essas quatro espécies. Apresentamos uma lista de comportamentos relacionados ao cuidado parental executados pelas fêmeas e determinamos se, para *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* essas atividades são executadas preferencialmente nos períodos diurno ou noturno. As quantificações dos comportamentos de cuidado a prole foram feitas em períodos fixos de uma hora de observação ininterrupta pelo método de registro contínuo. Eventos esporádicos de interações entre fêmeas, prole e predadores foram acompanhados focalmente com registros contínuos. Nas quatro espécies os girinos formavam cardumes densos guardados pelas fêmeas que apresentaram comportamentos agressivos e de orientação/condução das larvas. Em *L. ocellatus* houve interações da parental com coespecíficos. Fêmeas de *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* se alimentaram enquanto cuidavam do cardume e fêmeas de *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* construíram canaletas para os girinos. Houve fusão interespecífica entre um cardume de *L. ocellatus* e dois de *L. podicipinus*. As parentais permaneceram nas imediações do cardume fundido e realizaram comportamento de bombeamento e comportamento agressivo. Provavelmente as fêmeas não possuem a capacidade de reconhecer e diferenciar sua prole de larvas coespecíficas e heteroespecíficas. Foram registradas 14 categorias comportamentais executadas por fêmeas de *L. ocellatus*, sendo que 11 desses comportamentos foram exibidos por *L. podicipinus*, nove foram executados por *L. cf. leptodactyloides* e quatro foram registrados para *L. chaquensis*. As fêmeas de *L. ocellatus* e *L. cf. leptodactyloides* foram mais ativas no período noturno. Para *L. ocellatus* a somatória dos atos comportamentais se correlacionou com o tamanho dos girinos para as observações noturnas. Para *L. cf. leptodactyloides* as categorias comportamentais “Bombeamento” e “deslocamento pós bombeamento”, foram mais freqüentes durante a noite. Para *Leptodactylus ocellatus* as categorias “afastar”, “aproximar”, “bombeamento” e “deslocamento pós bombeamento” foram mais freqüentes à noite e a categoria “permanecer sob o cardume” foi mais freqüente durante o dia. A menor atividade diurna das fêmeas deve estar associada à necessidade da prole de permanecer oculta de predadores diurnos. A maior freqüência diurna da categoria “permanecer sob o cardume” pode estar relacionada com a detecção e defesa da prole contra predadores como teleosteos. As características do cuidado parental encontradas foram similares a de outras espécies proximalmente relacionadas do grupo, um padrão possivelmente com contexto filogenético.

Palavras-chave: cuidado parental, comportamento, Leptodactylidae, fusão interespecífica

ABSTRACT

Silva, Daniele Resende. 2009. Parental care in four sympatric species of *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) Msc. thesis. UFU. Uberlândia-MG. 37p.

Maternal care to tadpole shoals occur in four species of *Leptodactylus* that occur in the Cerrado of the Triângulo Mineiro. Here we described and quantify features of the maternal care for these species. We presented a list of behaviors related performed by the carrying females and determined if, in *L. ocellatus*, *L. podicipinus*, and *L. cf. leptodactyloides* these behaviors varied between the day and night. Behaviors were quantified in one hour periods of uninterrupted observation with continuous registration. Sporadic interactions among females, offspring and predators were also focal accompanied with continuous registrations. In the four species the tadpoles formed dense shoals guarded by the mother; the females performed aggressive behaviors toward predators and tadpole guidance through diving and pumping (moving up and down the pelvic girdle) behavior. In *L. ocellatus* the females reacted against conspecifics adults. Females of *L. ocellatus*, *L. podicipinus*, and *L. cf. leptodactyloides* fed during the maternal care and females of *L. podicipinus* and *L. cf. leptodactyloides* built channels for the tadpoles. There was a case of interspecific brood-mixing between shoals of *L. ocellatus* and *L. podicipinus*. Females remained around the mixed shoals and performed pumping and aggressive behaviors. Probably females cannot differentiate their offspring from conspecifics and heterospecifics tadpoles. Fourteen behavioral categories were executed by *L. ocellatus*; 11 of these behaviors were exhibited also by *L. podicipinus*, nine by *L. cf. leptodactyloides*, and four by *L. chaquensis*. Females of *L. ocellatus* and *L. cf. leptodactyloides* were more active in the night period. For *L. ocellatus* the sum of the behavioral acts was correlated with the size of the tadpoles (night observations). For *L. cf. leptodactyloides* the behavioral categories "pumping" and "for-forwards movement after pumping", were more frequent during the night. For *Leptodactylus ocellatus*, the categories "leave behind (shoal)", "approach", "pumping" and "for-forwards movement after pumping" were more frequent at night; the category "remain under the shoal" was more frequent during the day. The smaller diurnal activity of the females may be related to the need of remain unnoticed from diurnal predators. The larger diurnal frequency of "remain under the shoal" can be related to the defense of the offspring against predators such as teleosts. The parental care features we found were similar to other closely related species of the group and can be regarded as a phylogeny constrained feature.

Key-words: parental care, behavior, Leptodactylidae, interspecific brood-mixing

Introdução

Na definição mais comumente usada, o cuidado à prole envolve o fornecimento de recursos (outros que vitelo) ou proteção aos descendentes por pelo menos um dos parentais, até que estes atinjam a independência (Sargent *et al.*, 1987; Alcock, 1993). A evolução do cuidado parental tem sido estudada em diversos grupos de vertebrados (Clutton-Brock, 1991; Perrone & Zaret 1979; McDiarmid 1978; Gross & Shine 1981; Wells 1981; Simon 1982;) Nos Anura se observa uma grande diversidade de modos reprodutivos os quais podem, inclusive, apresentar cuidado parental (Duellman & Trueb, 1986; Wells 2007). Entre os anuros, o cuidado parental ocorre em aproximadamente seis por cento das espécies (Crump, 1996) e pode ser efetuado pelo macho, fêmea ou, raramente, por ambos (Wells, 1981; Beck, 1998). Provavelmente, a baixa ocorrência de cuidado parental nesse grupo está relacionada com a diferença de habitat entre adultos e larvas (Wells, 1981).

Crump (1995) classificou o cuidado parental em anfíbios em cinco categorias: (1) assistência à desova, (2) assistência às larvas, (3) transporte de ovos, (4) transporte das larvas e (5) alimentação das larvas. Em termos funcionais, o cuidado parental foi classificado em sete categorias: (1) proteção contra patógenos (principalmente fungos), (2) redução de predação, (3) aeração dos ovos aquáticos, (4) hidratação dos ovos terrestres, (5) redução do desenvolvimento de anormalidades, (6) prevenção contra canibalismo (Crump, 1996) e (7) manutenção de acesso a corpo d' água (Kok *et al.*, 1989).

O cuidado parental está presente em algumas espécies de *Leptodactylus* (cf. Heyer, 1969, 1994) dos grupos de *Leptodactylus pentadactylus* (cf. Heyer, 1969) (Gibson & Buley, 2004), de *Leptodactylus fuscus* (Lescure, 1973; Giaretta & Oliveira Filho, 2006) e nos de *L. melanonotus* e *L. ocellatus*.

Entre as espécies de *Leptodactylus* com girinos gregários (*L. melanonotus* e *L. ocellatus*), o cuidado maternal à prole é conhecido em espécies de grande porte como *L. ocellatus* (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975), *L. chaquensis* (Prado *et al.*, 2000; Heyer & Giaretta, dados não publicados) e *L. bolivianus* (Wells & Bard, 1988); e nas de pequeno porte (< 4.5 cm CRC) (Santos & Amorim 2005) em *L. podicipinus* (Martins, 2001), *L. melanonotus* (Hoffmann, 2006), *L. pustulatus* (De Sá *et al.*, 2007); *L. leptodactyloides* (Downie, 1996), *L. natalensis* (Santos & Amorim, 2005), *L. validus* (Downie, 1996) e *L. petersii* (Lima *et al.*, 2006). O cuidado à prole também ocorre em *L. riveroi* (Lima *et al.*, 2006), uma espécie de posição sistemática incerta.

Nessas espécies os girinos são normalmente escuros (cinza ou pretos) e formam agregados densos até o momento da metamorfose (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Prado *et al.*, 2000; Wells & Bard, 1988; Martins, 2001; Hoffmann, 2006; De Sá *et al.*, 2007; Downie, 1996; Santos & Amorim, 2005; Lima *et al.*, 2006). Possivelmente a existência de cuidado maternal em ambos os grupos é condicionada pelo comportamento gregário dos girinos (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1971).

Em algumas espécies com girinos gregários existe também um comportamento etepimelético, ou seja, os girinos esporadicamente mantêm contato físico com a fêmea (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Gallardo 1964; Santos & Amorim, 2006; Hoffmann, 2006). A possibilidade de comunicação entre parental e prole foi discutida por Vaz-Ferreira & Gehrau (1975). A comunicação pode se dar pela 1) produção de ondulações na superfície da água através do comportamento de bombeamento (movimentação para cima e para baixo da cintura pélvica da parental) ou 2) os girinos emitem sons (audíveis por humanos) (Vaz-Ferreira & Gehrau 1975).

Dados comportamentais sobre interações intra e interespecíficas são importantes para a compreensão da história evolutiva do cuidado parental (Towsend *et al.*, 1984). Apesar de alguns aspectos básicos do comportamento de cuidado à prole em *L. ocellatus* serem conhecidos, ainda não existem estudos quantitativos descrevendo o repertório comportamental e a alocação do tempo pelas fêmeas nas diferentes atividades relacionadas ao cuidado maternal.

No Cerrado do Triângulo Mineiro são reconhecidas quatro espécies de *Leptodactylus* com cuidado maternal à prole e girinos gregários: *L. ocellatus*, *L. podicipinus*, *L. chaquensis* e *L. cf. leptodactyloides* (Giaretta *et al.* 2008). No presente trabalho descrevemos aspectos do cuidado maternal à prole para essas quatro espécies. Apresentamos ainda uma lista de comportamentos relacionados ao cuidado parental executados pelas fêmeas e determinamos se, para *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* essas atividades são executadas mais frequentemente nos períodos diurno ou noturno. Para *L. ocellatus*, verificamos ainda se existe variação na frequência de registros dos atos comportamentais ao longo do desenvolvimento dos girinos.

Material & Métodos

Os trabalhos de campo foram realizados nos municípios de Uberlândia, Monte Alegre de Minas e Araguari, três municípios da região do Triângulo Mineiro, estado de Minas Gerais, Brasil. As observações e experimentos foram realizados nos ambientes naturais de reprodução de cada espécie (lagos, poças e riachos sazonais). O clima da região tem temperaturas elevadas (> 20 °C) com chuvas no verão e seca no inverno; a precipitação média anual é de 1500 mm, variando entre 750 a 2000 mm (Giaretta & Kokubum, 2004). Nas localidades, a vegetação original era Cerrado (Goodland & Ferri, 1979), do qual fragmentos ainda podem

ser encontrados. Em Araguari, os estudos foram feitos na zona de influência do Rio Paranaíba, em áreas com terreno acidentado, onde ainda restam matas ao longo de riachos sazonais ou leitos de enxurrada (Giaretta *et al.*, 2008). Os trabalhos foram realizados entre os meses de setembro de 2004 a março de 2005 e nas estações chuvosas de 2007 e 2008.

As quantificações do cuidado a prole foram baseadas em 26 fêmeas de *L. ocellatus* (94 h de observação); seis de *L. podicipinus* (14 h); quatro de *L. cf. leptodactyloides* (10 h) e uma de *L. chaquensis* (2 h).

As amostragens comportamentais das fêmeas engajadas no cuidado a prole foram realizadas pelos métodos de Varredura (busca por comportamentos específicos) e Animal Focal (Martin & Bateson, 1986). As quantificações dos comportamentos de cuidado a prole foram feitas em períodos fixos de uma hora de observação ininterrupta (unidade amostral) pelo método de registro contínuo (Martin & Bateson, 1986). Eventos esporádicos de interações entre fêmeas, prole e predadores foram acompanhados focalmente com registros contínuos (Martin & Bateson, 1986). Fêmeas com ninhos de espuma e/ou girinos recém eclodidos (pouco móveis; 1–3 dias após a eclosão) não foram incluídas nas quantificações.

Considerando-se a possibilidade das fêmeas guardiãs de *Leptodactylus podicipinus* e *Leptodactylus cf. leptodactyloides* conectarem diferentes corpos d'água isolados por terra, isolamos experimentalmente cardumes do corpo d'água maior pela construção de barreiras de terra com borda acima do nível da água e monitoramos o comportamento da fêmea por períodos de até duas horas.

Para *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* foi verificado se existe variação entre o dia e a noite no comportamento de fêmeas em cuidado a prole. A frequência dos diferentes atos comportamentais foi comparada entre os períodos diurno e noturno utilizando o teste não paramétrico de Mann-Whitney (Zar, 1999). Nesse caso, as comparações

consideraram o número de ocorrências dos comportamentos por unidade amostral (1 hora). Um ato comportamental foi considerado como terminado quando esteve separado no tempo por um comportamento diferente. Para as observações durante o período noturno, foram usadas lanternas com luz fraca.

Para detectar eventual variação na frequência de registros dos atos comportamentais ao longo do desenvolvimento dos girinos, avaliamos para *L. ocellatus* o grau de correlação entre o número total de registros dos atos comportamentais e o tamanho dos girinos (comprimento total), usando o coeficiente de correlação por postos de Spearman (Zar, 1999), separadamente para as observações no período diurno e no período noturno.

Para as quatro espécies em estudo foram realizados experimentos de perturbação do cardume a fim de se determinar a reação da fêmea frente a um predador em potencial. Os experimentos foram realizados após cada período de observação (1 h). O observador foi a fonte de perturbação e o estímulo consistiu na agitação da superfície da água perto (< 15cm) do cardume, por 30 segundos. A proporção de vezes em que a fêmea reagiu foi comparada entre os períodos diurno e noturno e entre girinos em estágio inicial e final de desenvolvimento através de testes de X^2 (Zar, 1999). Para verificar se houve diferença significativa, entre os estágios inicial e final de desenvolvimento dos girinos o teste de X^2 (Zar, 1999) foi realizado separadamente para dia e noite. Para caracterizar os girinos em estágio inicial e final foi utilizado o valor mediano entre o maior e menor comprimento total (CT) dos girinos (n = 270 girinos; 54 cardumes). Girinos com CT abaixo de 2,65 cm foram considerados em estágio inicial e girinos com CT acima de 2,65 cm foram considerados em estágio final de desenvolvimento. Apenas girinos em estágio inferior ao 41 (Gosner, 1960) foram utilizados nessa caracterização.

Resultados

1. Aspectos gerais do comportamento reprodutivo das quatro espécies

Nas quatro espécies estudadas os girinos formavam cardumes densos que eram guardados pelas fêmeas. Para *L. ocellatus* (n = 10), *L. podicipinus* (n = 5) e *L. cf. leptodactyloides* (n = 5) pudemos constatar que, mesmo quando o cardume era órfão (ausência de cuidado parental), os girinos mantinham-se agregados. O cuidado aos ovos, só foi registrado para *L. ocellatus* (n = 10). Para as outras três espécies não foram registradas desovas em campo durante o período de estudo. Em todas as espécies observamos comportamentos agressivos (e.g. contra coespecíficos e teleósteos) e orientação/condução das larvas.

Leptodactylus ocellatus e *L. podicipinus* se reproduziram sintopicamente em lagos em Monte Alegre. Nos locais estudados em Uberlândia, *L. ocellatus* ocorreu sozinha em relação às outras três espécies. Em Araguari, *Leptodactylus cf. leptodactyloides* ocorreu sozinho (leitões de riachos semi-permanentes) ou sintopicamente com *L. ocellatus* e *L. chaquensis* (Heyer & Giaretta, dados não publicados) quando em lagos.

2. Comportamento das larvas e interação das fêmeas com potenciais predadores

Os girinos de todas as espécies ocasionalmente apresentaram comportamento etepimelético, aparentemente raspando a pele da fêmea com a boca.

Em *L. ocellatus* observamos três vezes interações da parental com coespecíficos. Em duas ocasiões a fêmea agrediu com saltos e focinhadas dois machos adultos que se aproximaram do cardume. Numa outra ocasião uma fêmea coespecífica que se aproximou do cardume fugiu com a simples aproximação da parental, sem contato físico. Observamos dois casos de predação de girinos de *L. ocellatus* por baratas d'água (Insecta, Heteroptera) e um

por ninfa de libélula (Insecta, Odonata). Em um dos casos, a fêmea se aproximou de uma barata d'água (ca. de 65 mm) a qual se afastou do cardume.

Em *L. podicipinus* observamos a fêmea avançar em direção a um cardume de teleósteos pequenos (ca. de 1.5 cm) que se aproximou de sua prole (n = 1).

3. Alimentação da Parental

Algumas fêmeas de *L. ocellatus* (n = 3 indivíduos), *L. podicipinus* (n = 2 indivíduos) e *L. cf. leptodactyloides* (n = 1 indivíduo) foram observadas capturando insetos enquanto cuidavam do cardume tanto durante o dia como a noite.

4. Construção de passagens para as larvas

As fêmeas de *L. podicipinus* (n = 2 indivíduos) e *L. cf. leptodactyloides* (n = 1 indivíduo) romperam o isolamento experimental (Figura 1) formando uma canaleta para a passagem dos girinos (Figura 2). Todas as fêmeas testadas exibiram o comportamento de construção de passagem para as larvas. Os experimentos com fêmeas de *L. podicipinus* foram realizados no período diurno enquanto que o experimento com a fêmea de *L. cf. leptodactyloides* foi realizado no período noturno. Cerca de 15 minutos após o isolamento dos girinos as fêmeas começam a exibir o comportamento de construção de passagem para as larvas. Em todos os casos as fêmeas escavaram principalmente com o focinho e membros e durante todo o tempo de escavação as fêmeas sinalizaram para os girinos através do comportamento de bombeamento.



FIGURA 1 : Isolamento do cardume de *L. podicipinus* do corpo d'água maior pela construção de uma barreira de terra com borda acima do nível da água. A seta indica a barreira. Monte Alegre de Minas, MG.

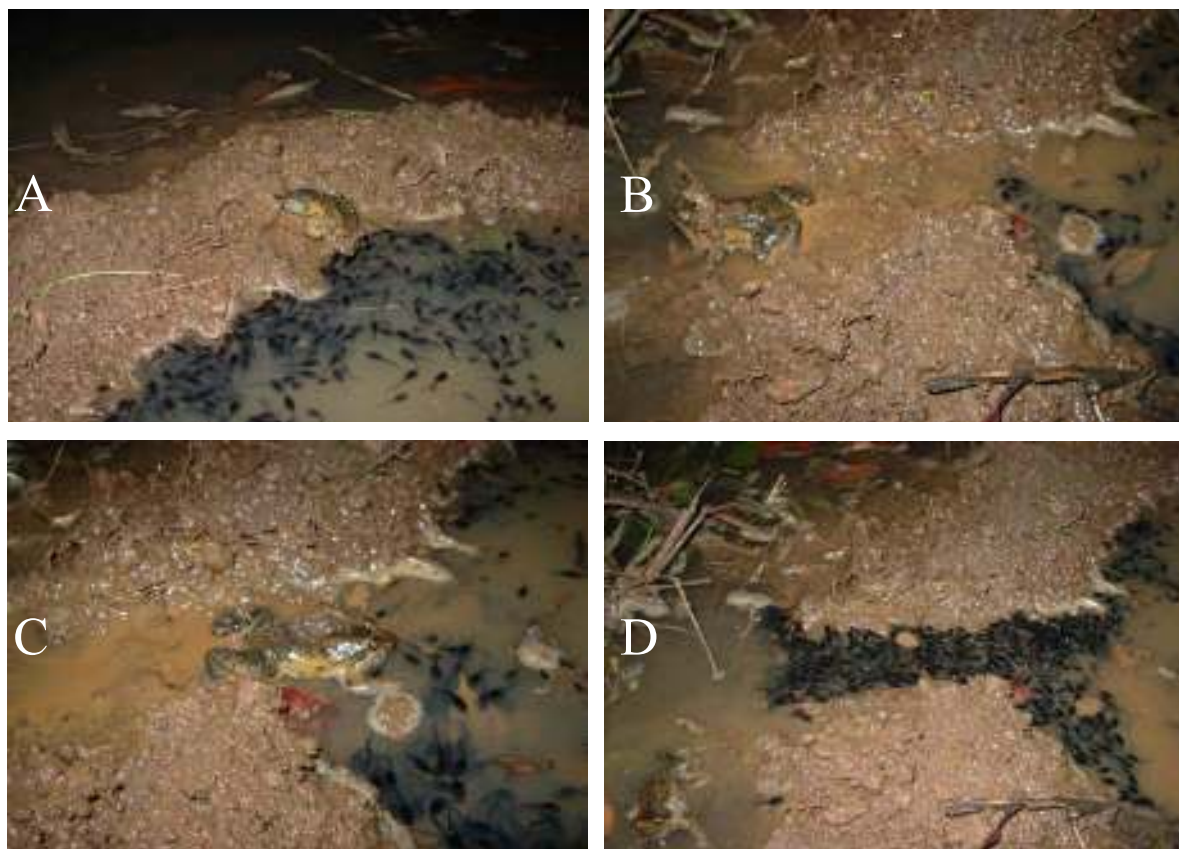


FIGURA 2: Girinos de *L. podicipinus* isolados do corpo d'água principal pela construção de barreira de terra; fêmea presente sobre a barreira (Figura A). Fêmea de *L. podicipinus* em comportamento de construção de canaleta (figuras B e C). Girinos de *L. podicipinus* passando para corpo d'água maior através de canaleta construída pela parental (figura D). Monte Alegre de Minas, MG.

5. Fusão Interespecífica de cardumes

Registramos dois eventos de fusão interespecífica entre cardumes de *L. ocellatus* e *L. podicipinus*. Às margens de um lago encontramos dois cardumes de *L. podicipinus* e um de *L. ocellatus*, todos guardados por fêmeas. No primeiro dia, os girinos de *L. ocellatus* e os de uma das fêmeas de *L. podicipinus* se fundiram formando um único aglomerado que continha girinos de dois tamanhos diferentes (média menores = 0.9 cm; DP = 0.034; n = 5 e média maiores = 1.1 cm; DP = 0.041; n = 5). As duas parentais permaneceram nas imediações do cardume fundido e a distâncias menores que cinco centímetros uma da outra (Figura 3). Uma vez observamos a fêmea de *L. ocellatus* agredir com focinhada a de *L. podicipinus*, a qual se afastou ca. de 30 cm, e passou a realizar comportamento de bombeamento. A fêmea de *L. ocellatus* também realizou comportamento de bombeamento enquanto se afastava da área. Duas horas e quinze minutos depois, a fêmea de *L. ocellatus* havia se afastado ca. de um metro e a maior parte do cardume misto a acompanhou. No local permaneceram a fêmea de *L. podicipinus* e uma pequena parte do cardume misto.

No segundo dia, o cardume misto cuidado pela fêmea de *L. ocellatus* se fundiu com o da segunda fêmea de *L. podicipinus* (girinos CT média = 1.504 cm; DP = 0.029; n = 5), essencialmente como descrito acima. Cada fêmea permanecendo com um cardume misto. Após oito horas retornamos na área e encontramos apenas um grande aglomerado com girinos das três classes de tamanho. Duas fêmeas estavam nas adjacências do aglomerado, uma de *L. ocellatus* e uma de *L. podicipinus*. O cardume misto se manteve coeso pelas 33 horas que mantivemos observação. No terceiro dia uma das fêmeas de *L. podicipinus* estava com um pequeno cardume misto a ca. de quatro metros da de *L. ocellatus* também, com seu cardume misto. Durante as 33 horas em que os cardumes estavam fundidos as fêmeas de *L. podicipinus* e *L. ocellatus* realizaram comportamentos característicos de orientação e/ou condução de

prole (e.g comportamento de bombeamento). O cardume heteroespecífico foi acompanhado por três dias consecutivos e as larvas em nenhum momento foram observadas se separando novamente. A fêmea de *L. ocellatus* permaneceu junto ao cardume por todo o tempo de observação enquanto que a fêmea de *L. podicipinus* não foi observada em alguns momentos.



FIGURA 3: Fêmeas parentais de *L. ocellatus* e *L. podicipinus* lado a lado após a fusão interespecífica de suas proles. Monte Alegre de Minas, MG.

6. Comportamento parental: aspectos quali e quantitativos

Foram registradas 14 categorias comportamentais executadas por fêmeas de *L. ocellatus* em cuidado parental, alguns dos quais também foram registrados para as demais espécies (Tabela 1). A lista dos comportamentos executados e sua descrição como se segue.

1- Afastar-se do cardume. Distanciamento da fêmea em relação ao cardume (n = 482 ocorrências, n = 25 fêmeas).

2- Aproximar-se do cardume. Aproximação da fêmea em relação ao cardume (n = 481, 23 fêmeas).

3- Girar. Movimentação da fêmea em torno de si mesma, resultando em mudança do campo visual (n = 231, 19 fêmeas).

4- Mergulhar sob o cardume. Deslocamento da fêmea de uma extremidade a outra do cardume por baixo d'água (n = 157, 19 fêmeas).

5- Atravessar o cardume. Deslocamento da fêmea de uma extremidade a outra do cardume pela superfície da água, dividindo o cardume (n = 21, 4 fêmeas).

6- Permanecer sob o cardume. Mergulho e permanência da fêmea sob o cardume por até 13 minutos (n = 27, 12 fêmeas).

7- Bombeamento. Movimentação oscilatória, para cima e para baixo, da região posterior do corpo através da extensão e flexão de seus membros posteriores. As ondulações geradas na superfície da água chegam até o cardume. O número de oscilações variou de 1-32 (n = 264, 17 fêmeas).

8- Deslocamento pós bombeamento. A fêmea se afasta do cardume mergulhando em linha reta a uma distância de até 30 cm, após o comportamento de bombeamento (n = 131, 17 fêmeas).

9- Aproximar-se da fonte de perturbação. Deslocamento da fêmea em direção a uma fonte de perturbação. (n = 9, 4 fêmeas).

10- Fuga da fonte de perturbação. A fêmea se distancia do cardume ocultando-se na vegetação ou sob a água (n = 2, 1 fêmeas).

11- Ataque. Saltos, focinhadas ou mordidas em uma fonte de perturbação. O ataque pode ser seguido por emissão de grito (n = 7, 5 fêmeas).

12- Saltar sobre o cardume. Salto sobre o cardume, o que resulta na dispersão dos girinos. (n = 1, 1 fêmeas).

13- Ocultação. A fêmea não foi vista nas imediações (< 3 m raio) do cardume durante algum tempo da sessão de observação. Quando não encontrada numa sessão sua presença foi confirmada em sessões subseqüentes (n = 28, 16 fêmeas).

14 - Outros. Comportamentos não diretamente relacionados ao cuidado maternal executados pelas guardiãs, por exemplo, alimentação (n = 55, 11 fêmeas).

TABELA 1: Lista de categorias comportamentais executados por quatro espécies de *Leptodactylus* com cuidado maternal à prole. *L. ocellatus* (n = 94 horas de observação, 26 indivíduos); *L. podicipinus* (n = 14 horas; 6 indivíduos); *L. cf. leptodactyloides* (n = 10 horas, 04 indivíduos); *L. chaquensis* (n = 2 horas, 1 indivíduo). Os valores indicam a frequência relativa. Dados de populações do Triângulo Mineiro, Minas Gerais, Brasil.

Comportamentos	<i>L. ocellatus</i>	<i>L. podicipinus</i>	<i>L. cf. leptodactyloides</i>	<i>L. chaquensis</i>
Afastar-se do cardume	25,9%	12,61%	16,26%	25%
Aproximar-se do cardume	25,79%	6,74%	15,45%	25%
Girar	11,77%	6,74%	13,01%	
Mergulhar sob o cardume	8,45%	1,17%	0,81%	
Atravessar o cardume	1,18%	2,06%		
Permanecer sob o cardume	1,34%	0,29%		
Bombeamento	14,18%	41,06%	29,27%	25%
Deslocamento pós bombeamento	6,53%	25,81%	20,33%	25%
Aproximar de fonte de perturbação	0,48%			
Fuga da Fonte de Perturbação	0,11%			
Ataque	0,37 %	0,29%	2,44%	
Saltar sobre o cardume	0,05%			
Ocultar	1,44%	0,59%	0,81%	
Outros	2,41%	2,64%	1,62%	

6.1 Particularidades de cada espécie

Leptodactylus ocellatus

O número total de registros de atos comportamentais por uma hora de observação variou de zero a 45 e mediana igual a 13 no período diurno (n = 48 horas) e de três a 61 e mediana igual a 22 no período noturno (n = 46 horas), sendo a diferença significativa (Tabela 2). As categorias “afastar” (Mann-Whitney U = 812,5; P = 0,027), “aproximar” (Mann-Whitney U = 763,5; P = 0,009), “bombeamento” (Mann-Whitney U = 770,5; P = 0,008) e “deslocamento pós bombeamento” (Mann-Whitney U = 786,5; P = 0,010) foram mais freqüentes à noite e a categoria “permanecer sob o cardume” foi mais freqüente durante o dia (Mann-Whitney U = 1289,5; P = 0,032) (Figura 4, Tabela 2). Não houve diferença significativa nas demais categorias comportamentais.

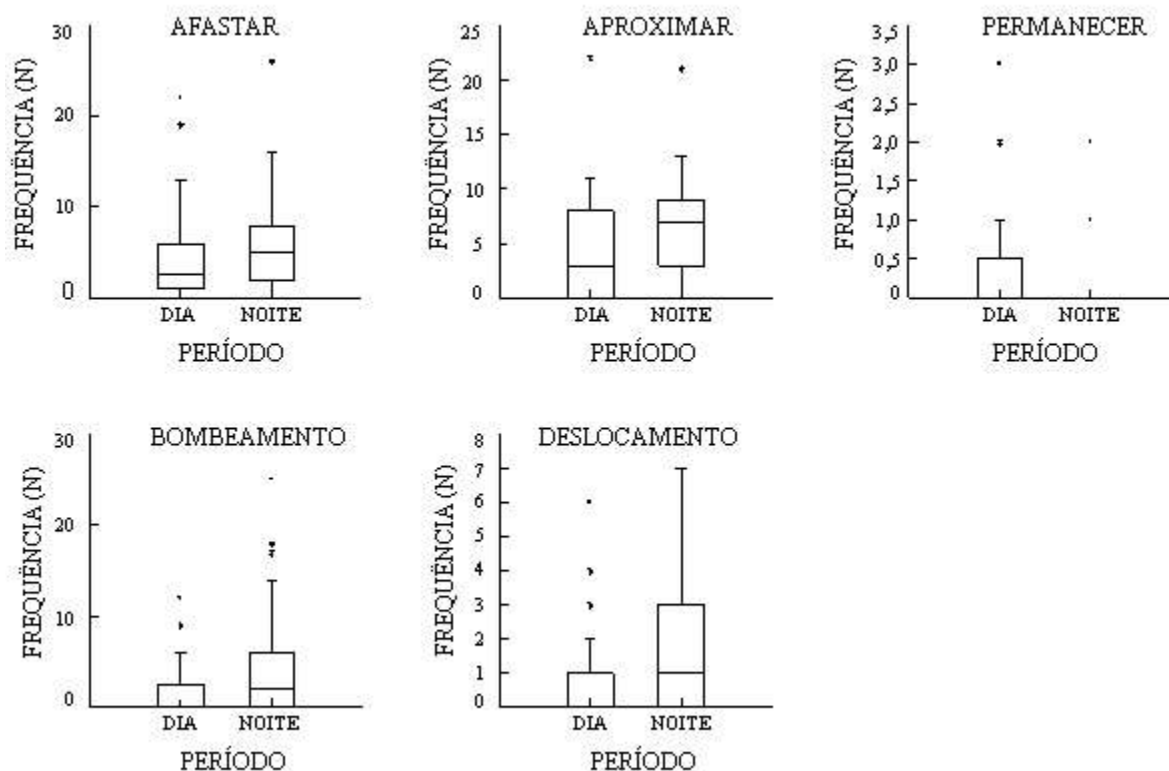


FIGURA 4: Frequência (nº de registros por hora de observação) (mediana, quartis e valores extremos) dos diferentes atos comportamentais executados por fêmeas guardiãs de *L. ocellatus* nos períodos diurno e noturno. As categorias comportamentais “afastar”, “aproximar”, “bombeamento” e “deslocamento pós bombeamento” foram mais frequentes durante a noite e “permanecer sob o cardume” foi mais frequente durante o dia.

Os girinos mediram em média $2,2 \text{ cm} \pm 1,0$ ($n = 30$) para as observações diurnas e $2,3 \text{ cm} \pm 1,1$ ($n = 23$) para as observações noturnas, não havendo diferença significativa (teste $t = -0,42$; g.l. = 51; $P = 0,671$) (Figura 5).

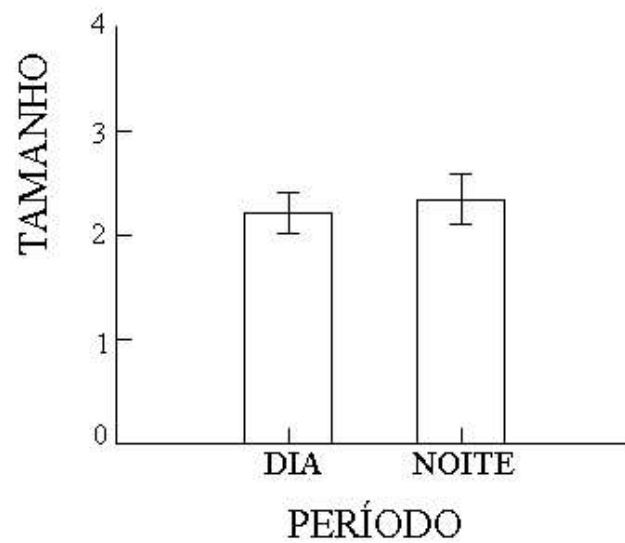


FIGURA 5: Tamanho médio (\pm erro padrão) de girinos de *L. ocellatus* guardados por fêmeas parentais observados no estudo para os períodos diurno e noturno. Não houve diferença significativa.

A somatória dos atos comportamentais registrados por período de uma hora de observação se correlacionou fortemente com o tamanho dos girinos para as observações noturnas ($r = 0,531$; $p < 0,02$; $n = 23$), mas não para as observações diurnas ($r = 0,262$; $0,10 < p < 0,20$; $n = 30$) (Figura 6).

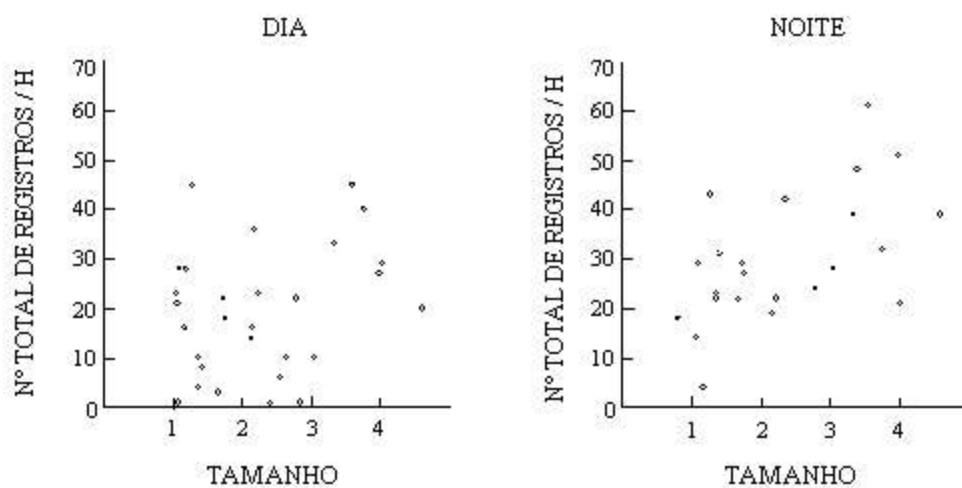


FIGURA 6: Correlação entre o tamanho dos girinos de *L. ocellatus* e o número total de atos comportamentais executados por fêmeas parentais durante os períodos diurno e noturno.

TABELA 2 : Medianas (mínimo – máximo) do número de registros dos comportamentos executados por fêmeas de *L. ocellatus* no período de uma hora de observação e valores de P dos testes não paramétricos de Mann-Whitney comparando o período diurno e o período noturno.

Comportamentos	Dia	Noite	P
Afastar	2,5 (0-22)	5,0 (0-26)	0,027*
Aproximar	3,0 (0-22)	7,0 (0-21)	0,009*
Girar	1,0 (0-11)	2,0 (0-15)	0,135
Mergulhar	0 (0-16)	1,0 (0-14)	0,207
Atravessar	0 (0-2)	0 (0-5)	0,278
Permanecer	0 (0-3)	0 (0-2)	0,032*
Bombeamento	0 (0-12)	2,0 (0-25)	0,008*
Deslocar	0 (0-6)	1,0 (0-7)	0,010*
Aproximar de fonte de perturbação	0 (0-4)	0 (0-2)	0,627
Fuga de fonte de perturbação	0	0 (0-2)	0,307
Ataque	0 (0-1)	0 (0-1)	0,218
Saltar	0	0 (0-1)	0,307
Ocultação	0 (0-2)	0 (0-2)	0,858
Outros	0 (0-5)	0 (0-14)	0,659
Soma	13 (0-45)	22 (3-61)	0,001*
N (horas)	48	46	

* $P < 0,05$

As perturbações na água pelo observador só resultaram em reação agressiva por parte das fêmeas de *L. ocellatus*, que podiam reagir com saltos, focinhadas e vocalizações. Não houve diferença significativa entre a frequência de ocorrência do comportamento agressivo das fêmeas entre o dia e a noite ($X^2 = 0,018$; gl = 1; P = 0,893). No período diurno as fêmeas em cuidado parental reagiram agressivamente à manipulação em 15% (n = 3) das observações (n total = 20 observações) quando com girinos em estágio inicial e em 33,3% (n = 3) das observações (n total = 9 observações) com girinos em estágio final, sendo que não houve diferença significativa ($X^2 = 1,271$; gl = 1; P = 0,260). No período noturno as fêmeas reagiram agressivamente em 20% (n = 3) das observações (n total = 15) com girinos em estágio inicial e em 20% (n = 2) das observações (n total = 10 observações) com girinos em estágio final, sendo que a diferença não foi significativa ($X^2 = 0$; gl = 1; P = 1.0).

Leptodactylus podicipinus

O número total de registros de atos comportamentais por uma hora de observação variou de 14 a 36 durante o dia (n = 6 horas), com exceção de uma fêmea que apresentou apenas quatro registros, e de 16 a 42 durante a noite (n = 7 horas). Não houve diferença significativa na frequência de registros entre o período diurno e o período noturno para nenhuma das categorias comportamentais.

L. cf. leptodactyloides

O número total de atos comportamentais por uma hora de observação variou de zero a oito durante o dia (n = 5 horas), com exceção de uma fêmea que apresentou 26 registros, e de 13 a 28 durante a noite (n = 4 horas). Excluindo-se a observação da fêmea com 26 registros, houve diferença significativa na frequência das categorias comportamentais “Bombeamento”

(Mann-Whitney $U = 0,5$; $P = 0,017$; 5 observações dia e 4 observações noite) e “deslocamento pós bombeamento” (Mann-Whitney $U = 1,5$; $P = 0,029$; cinco observações dia e quatro observações noite), ambas mais frequentes durante a noite. Mantendo-se a fêmea com 26 registros, houve diferença significativa apenas na frequência de “Bombeamento” (Mann-Whitney $U = 1,5$; $P = 0,023$; 6 observações dia e 4 observações noite).

Discussão

1. Aspectos Gerais do comportamento reprodutivo das quatro espécies

Entre os comportamentos encontrados, o comportamento gregário dos girinos, o cuidado maternal com registro de comportamentos agressivo e de condução e/ou orientação de prole já haviam sido registrado para três das quatro espécies do presente estudo (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Rodrigues, dados não publicados; Martins, 2001; Prado *et al.*, 2000 e 2002; Heyer & Giaretta, dados não publicados).

Fêmeas de *L. ocellatus* e de *L. chaquensis* executam o cuidado a ovos e girinos (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Rodrigues, dados não publicados; Prado *et al.*, 2000; Heyer & Giaretta, dados não publicados). As fêmeas acompanham e/ou orientam os girinos no corpo da água e podem reagir de maneira agressiva frente a potenciais predadores (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Rodrigues, dados não publicados; Prado *et al.*, 2000; Heyer & Giaretta, dados não publicados). Fêmeas de *L. podicipinus* executam o cuidado parental a ovos (Martins, 2001) e girinos podendo acompanhá-los e/ou orientá-los ao longo de seu desenvolvimento (Prado *et al.*, 2000 e 2002). Nossos estudos são condizentes com os dados publicados no que diz respeito à ecologia do cuidado à prole (e.g. comportamento agressivo e de condução/orientação da prole pelas fêmeas) (Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Martins, 2001; Prado *et al.*, 2000 e 2002; Heyer & Giaretta, dados não publicados) nessas espécies. Se

confirmado que *L. cf. leptodactyloides* representa uma espécie nova, o presente trabalho representa informações inéditas do cuidado parental para a espécie.

2. Comportamento das larvas e interação da fêmea com potenciais predadores

Registramos em todas as espécies estudadas, o comportamento etepimelético dos girinos (Gallardo 1964; Vaz-Ferreira & Gehrau, 1975; Santos & Amorim 2006; Hoffmann 2006). Alguns autores sugerem que a pele da parental deva produzir alguma substância que atrai os girinos, representando uma estratégia específica que serviria para guiar e manter os girinos unidos (Hoffmann, 2006). Possivelmente, um estímulo químico liberado pela parental não seria fundamental à coesão de um cardume, uma vez que em campo foi frequentemente observado (três das quatro espécies estudadas) a formação de cardumes sem a presença da parental. A possível existência de um estímulo químico também não deve atuar para o reconhecimento específico de prole/parental, visto a fusão interespecífica entre girinos guardados de *L. podicipinus* e *L. ocellatus*. O comportamento etepimelético de girinos em espécies com cuidado parental e a possível liberação de compostos químicos pela fêmea devem receber maiores investigações.

Interações com potenciais predadores foram observadas apenas para *L. ocellatus* e *L. podicipinus*. Um elenco significativo de predadores já foi registrado para a *L. ocellatus* como teleósteos, insetos, adultos coespecíficos, aves e serpentes (Rodrigues, dados não publicados). A predação pode ter sido um importante fator de seleção na evolução do comportamento de cuidado à prole nas espécies de *Leptodactylus* com cuidado maternal a prole. Entretanto o comportamento agressivo contra predadores parece ser uma estratégia mais vantajosa para anuros de grande porte (e. g. *L. ocellatus* e *L. bolivianus* com CRC de nove e 11 cm respectivamente) (Wells & Bard, 1988; Downie 1996) do que para espécies de pequeno porte

(< 4.5 cm CRC) (Santos & Amorim 2006). Em *L. ocellatus*, a agressão das fêmeas a coespecíficos que se aproximam da prole deve ser um fator de prevenção de canibalismo, fenômeno já observado para a espécie (Rodrigues, dados não publicados), e para outros anuros com cuidado a prole como *Eleutherodactylus coqui* (Townsend *et al.*, 1984) e outras espécies animais (Machado & Oliveira, 1998). A reação das fêmeas frente a predadores de girinos, como coespecíficos, teleósteos e baratas d'água, deve inibir ou dificultar a ação destes, aumentando as chances de sobrevivência dos girinos nos cardumes protegidos pela parental (Rodrigues, dados não publicados).

3. Alimentação da parental

As fêmeas de *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* se alimentaram durante as atividades de guarda, comportamento também registrado em *L. ocellatus* por Vaz-Ferreira e Gehrau (1975), em *L. podicipinus* por Martins (2001) e para *L. natalensis* por Santos e Amorim (2006).

Para os parentais, o cuidado à prole pode representar 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).

O custo do cuidado maternal tende a ser minimizado quando as fêmeas se alimentam durante a guarda (Wells, 1981; Crump, 1995), porém, é de se esperar que o tempo e a energia gastos no cuidado parental reduzam as oportunidades de novos acasalamentos (Trivers, 1972). Entre teleósteos e anfíbios que apresentam fertilização externa o cuidado parental é mais comumente executado por machos (Gross & Shine, 1981). Os custos do cuidado parental dependem da fecundidade futura do parental, que para as fêmeas, está diretamente ligada à

alimentação (Crump, 1995; Trivers, 1972; Williams, 1975). Para as fêmeas a reprodução é limitada pela taxa de produção de ovos (Crump, 1995), tendo como maior custo o decréscimo de oportunidades de forrageamento e conseqüente alocação de energia para produção de novas desovas (Trivers, 1972; Williams, 1975). Portanto, as fêmeas devem executar o cuidado possivelmente quando houver a possibilidade de alimentação durante a execução do cuidado à prole ou quando a duração do comportamento for curta (Wells, 1981).

Futuros estudos podem demonstrar quanto as parentais de *Leptodactylus* forrageiam e quanto tempo é necessário para que elas possam se reproduzir novamente.

4. Construção de passagens para as larvas

Pela primeira vez registrou-se o comportamento de construção de canaletas para *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides*.

Nas espécies de anuros que apresentam cuidado parental, o comportamento de construção de canaletas foi registrado para *Leptodactylus insularum* (Wells & Bard, 1988) *Leptodactylus melanonotus* (Hoffmann, 2006), *L. natalensis* (Santos & Amorim, 2006), *Leptodactylus riveroi* (Lima *et al.*, 2006), *L. ocellatus* (Rodrigues, dados não publicados), *Pyxicephalus adpersus* (Pyxicephalidae) (Kok *et al.*, 1989) e *Hemisus marmoratus* (Hemisotidae) (Kaminsky *et al.*, 1999). Em *Pyxicephalus adpersus* a construção de canaletas pode estar relacionada ainda à manutenção de temperaturas de água mais frias (Cook *et al.*, 2001). Em *L. ocellatus* a canaleta pode representar ainda estratégia antipredatória, uma vez que girinos se deslocam também de áreas mais fundas (onde podem ser predados por teleósteos) para áreas mais rasas (difícil acesso a esses predadores) (Rodrigues, dados não publicados). As canaletas construídas pelas fêmeas ligando diferentes áreas devem ajudar a evitar a morte dos girinos por 1) dessecação, 2) fome, pela possibilidade de acesso a novas áreas de alimentação e 3)

predação. Nos casos observados, os girinos usaram as canaletas para se deslocar para áreas mais fundas.

5. Fusão Interespecífica de cardumes

A fusão dos cardumes de *L. ocellatus* e *L. podicipinus* deve ocorrer em função da ocorrência de posturas no mesmo ambiente e à grande capacidade de movimentação dos cardumes, indicando que mesmo quando presentes, as fêmeas não têm como evitá-la. Entre algumas espécies de teleósteos ciclídeos a possibilidade de fusão acidental de prole pode ocorrer em condições naturais principalmente quando houver no ambiente, condições de superlotação (Keenleyside, 1991). Fusões de proles intra e interespecíficas entre os ciclídeos são relativamente comuns principalmente nas espécies que apresentam cuidado parental (Wisenden, 1999, Kellogg *et al.*, 1998; Ochi & Yanagisawa, 1996). A mobilidade da prole durante a execução do cuidado parental é um fator de predisposição para a ocorrência do cuidado aloparental, ou seja, o cuidado direcionado a juvenis não descendentes (Wisenden, 1999). Provavelmente os benefícios desse comportamento devem superar os custos (Wisenden, 1999), levando a fixação desse comportamento observada no grupo.

Entre os ciclídeos muitos estudos têm sido realizados na intenção de se determinar, em cada caso, se o cuidado aloparental caracteriza uma relação de parasitismo ou mutualismo (Wisenden, 1999). Entre as fêmeas de *Leptodactylus* do presente trabalho, a relação não apresenta características de parasitismo (uma vez que ambas parentais tiveram a oportunidade de desertar e não o fizeram) nem de mutualismo. Uma relação de mutualismo envolveria o cuidado comunal à prole, onde ambas parentais permanecem próximas a sua prole mista, tolerando a presença uma da outra e defendendo a prole em conjunto (Wisenden, 1999). A reação agressiva de *L. ocellatus* descaracteriza o cuidado comunal à prole.

Em alguns ciclídeos, o cuidado parental dedicado a proles não descendentes pode tratar-se simplesmente de um erro de identificação (Coyne & Sohn 1978). O cuidado parental interespecífico em *Cichlasoma* spp. (Cichlidae) pode ser atribuído ao não reconhecimento do parental a juvenis não-descendentes, uma vez que nesse caso ocorreram também casos de comportamento agressivo entre os parentais das duas espécies envolvidas (Coyne & Sohn 1978). De acordo com Coyne & Sohn (1978), em casos como esse nem sempre deve existir necessariamente uma estratégia adaptativa envolvida. Provavelmente nas espécies de *Leptodactylus*, as fêmeas também não possuem a capacidade de reconhecer e diferenciar sua prole de larvas coespecíficas e heteroespecíficas.

As agregações de girinos podem confundir o predador aquático na seleção de uma presa individual, 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 (Rodrigues, dados não publicados) também devem ter maior dificuldade na seleção da presa nesses agregados.

Evidências de fusão de cardumes, com girinos de tamanhos muito diferentes entre si, foram registrados em *Leptodactylus ocellatus* (Fernandez & Fernandez 1921; Rodrigues, dados não publicados) e *Leptodactylus insularum* (Sexton, 1962). Fusão intraespecífica de cardumes de *L. ocellatus* já havia sido registrada na mesma área de estudo (Rodrigues, dados não publicados), entretanto, nossas observações representam o primeiro registro de fusão interespecífica de cardumes com cuidado parental entre os anuros.

6. Comportamento parental: aspectos quali e quantitativos

Fêmeas de *L. ocellatus* e *L. cf. leptodactyloides* realizam menos atos comportamentais durante o dia do que a noite. Em termos relativos, as fêmeas apresentaram maior atividade no período noturno, para as categorias associadas principalmente a orientação da prole como “bombeamento” e “deslocamento pós bombeamento”. A menor atividade diurna das fêmeas deve estar associada à necessidade da prole de permanecer oculta de predadores diurnos de girinos, como certas aves e peixes (Rodrigues, dados não publicados). Provavelmente os peixes constituem os principais predadores de girinos no local do estudo. De acordo com Rodrigues (dados não publicados) apenas cardumes com cuidado parental de *L. ocellatus* atingem estágios finais da metamorfose em ambientes com peixes.

A visão é o sentido dominante em muitos peixes (Rowland, 1999). Os ciclídeos em especial são predominantemente diurnos (Kullander, 1999; Reeb, 2002) visualmente orientados (Axenrot & Kullander, 2003) e normalmente são inativos durante a noite (Zaret, 1980). A distância da qual um predador visual percebe sua presa depende em parte da mobilidade desta (Buskey, 1994). Uma baixa mobilidade pode ser vantajosa para a presa, diminuindo sua chance de ser detectada pelo peixe predador (Nassal *et al.*, 1998; Roche & Rocha, 2005; Aksnes & Utne). A maior frequência diurna da categoria “permanecer sob o cardume” apresentado em *L. ocellatus* pode estar relacionada com a detecção e defesa da prole contra predadores aquáticos diurnos, como peixes.

Alguns autores observaram através de observações qualitativas resultados semelhantes. *Leptodactylus bolivianus* também se movimenta menos durante o dia, provavelmente porque esse comportamento confere maior proteção contra predadores diurnos (Wells e Bard, 1988). Fêmeas de *L. melanonotus* aparentemente permanecem mais escondidas durante o dia que durante a noite (Hoffmann, 2006). Fêmeas guardiãs de *L. podicipinus*

realizam comportamento de bombeamento apenas após o anoitecer, o que também foi interpretado como forma de proteção contra predadores diurnos (Martins, 2001).

A observação do aumento do número de atos comportamentais executados pelas fêmeas ao longo do desenvolvimento da prole pode estar relacionada à maior mobilidade dos girinos alcançada em estágios finais de desenvolvimento. Observações qualitativas demonstraram que fêmeas de *L. natalensis* se deslocavam menos e ficavam mais próximas de sua prole quando essa estava em estágios iniciais (23 - 30 Gosner, 1960) de desenvolvimento (Santos & Amorim, 2006). Fêmeas de *L. podicipinus* e sua prole percorreram maiores distâncias à medida que os girinos se desenvolviam (Martins, 2001).

A agressividade das fêmeas perante à manipulação não variou entre os estágios inicial e final de desenvolvimento dos girinos. Possivelmente fêmeas de *L. ocellatus* não possuem a capacidade de ajustar o nível de defesa a potenciais predadores de acordo com o tempo já investidos em sua prole como pode ocorrer em algumas espécies de peixes (Östlund-Nilsson 2002; Skolbekken & Utne-Palm 2001).

7. Contexto Filogenético

Dos 14 comportamentos apresentados por fêmeas de *L. ocellatus* engajadas no cuidado à prole 11 foram exibidos por fêmeas parentais de *L. podicipinus*, nove comportamentos foram executados por fêmeas parentais de *L.cf. leptodactyloides* e quatro comportamentos foram registrados para *L. chaquensis* (Tabela 2).

De forma geral, as quatro espécies de *Leptodactylus* estudadas apresentaram ainda: ovos depositados em ninho de espuma; girinos negros; comportamento gregário das larvas; presença de cuidado parental e cuidado executado pela fêmea.

Caracteres morfológicos e comportamentais são importantes ferramentas para realização de comparações filogenéticas e entendimento da evolução do cuidado parental entre os anuros. De acordo com Downie (1996) a presença de girinos gregários e cuidado maternal são padrões que podem ser remetidos a uma herança filogenética comum. Analisando-se especificamente o comportamento de cuidado parental nessas espécies pudemos observar que apresentam padrão comportamental muito semelhante (Tabela 2) que pode estar relacionado à filogenia do grupo. Um aumento nas amostragens quantitativas provavelmente revelará semelhanças ainda maiores entre o padrão comportamental de cuidado à prole nessas espécies.

As espécies do gênero *Leptodactylus* já foram arranjadas em cinco grupos: o de *L. ocellatus*, *L. fuscus*, *L. melanonotus*, *L. pentadactylus* e *L. marmoratus* (Heyer, 1969). Nossas observações são consistentes com a proposta de que dentre esses cinco grupos existentes, *L. ocellatus* e *L. melanonotus* são os mais próximos filogeneticamente (Heyer, 1969).

Conclusões

Em todas as espécies observamos as fêmeas executarem comportamentos agressivos contra potenciais predadores de girinos e orientação/condução das larvas.

Fêmeas de *L. ocellatus*, *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* se alimentam durante a execução do cuidado parental, o que deve minimizar os custos desse comportamento para a parental.

Fêmeas de *L. podicipinus* e *L. cf. leptodactyloides* constroem canaleta para a passagem dos girinos o que deve ajudar a evitar a morte dos girinos por 1) dessecação e 2) fome, pela possibilidade de acesso a novas áreas de alimentação.

Fêmeas de *L. ocellatus* e *L. cf. leptodactyloides* são mais inativas durante o período diurno, o que pode ser interpretado como mecanismo de proteção contra predadores diurnos orientados visualmente, como teleósteos e aves.

A fusão interespecífica entre cardumes de girinos de *L. ocellatus* e *L. podicipinus* pode ocorrer na presença do cuidado parental. A fusão de cardumes deve ocorrer em função da ocorrência de posturas no mesmo ambiente, da grande capacidade de movimentação dos cardumes e do não reconhecimento e/ou capacidade das fêmeas individualizarem sua prole de outras coespecíficas e heteroespecíficas.

Referências Bibliográficas

- ALCOCK, J. 1993. *Animal Behavior: an Evolutionary Approach*. 5 th edition. Sinauer Associates.
- AKSNES, D. L. & UTNE, A.C.W. 1997. A revised model of the visual range in Fish. *Sarsia*. (82):137-147.
- AXENROT, T.E. & KULLANDER, S.O. 2003. *Corydoras diphyes* (Siluriformes: Callichthyidae) and *Otocinclus mimulus* (Siluriformes: Loricariidae), two new species of catfishes from Paraguay, a case of mimetic association. *Ichthyological Exploration Freshwaters*. (3): 249-272.
- BECK, C.W. 1998. Mode of fertilization and parental care in anurans. *Animal Behavior*. (55): 439-449.
- BUSKEY, E.J. 1994. Factors affecting feeding selectivity of visual predators on the copepod *Acartia tonsa*: locomotion, visibility and scape responses. *Hydrobiologia*. (292/293): 447-453.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- COOK, C.L., FERGUSON, J.W.H. & TELFORD, S.R. 2001. Adaptive male parental care in the giant bullfrog, *Pyxicephalus adspersus*. *Journal of Herpetology*. (35): 310–315.
- COYNE, J.A. & SOHN, J. 1978. Interspecific brood care in fish: reciprocal altruism or mistaken identity ? *The American Naturalist*. (112): 447-450.
- CRUMP, M. 1995. Parental Care. In *Amphibian Biology* (HEATWOLE, H. & SULLIVAN, B.K.). Surrey Beatty, p. 519-522.

- CRUMP, M. 1996. Parental care among Amphibia. In Parental care: evolution, mechanism, and adaptative significance (ROSENBLAT, J.S. & SNOWDON, C.T.). Academic Press. p. 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.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill, New York.
- 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. & FERNANDEZ, M. 1921. Sobre la Biología y reproducción de algunos Batracios argentinos. I. Cystignathidae., Anales de la Sociedad Científica Argentina, 91: 97 – 139.
- GALLARDO, J.M. 1964. Consideraciones sobre *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Anura) y especies aliadas. Physis – Tomo. (68): 373-384.
- 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): 115-126.
- GIARETTA, A.A., MENIN, M., FACURE, K.G., KOKUBUM, M.N.C. & OLIVEIRA FILHO, J.C. 2008. Species richness, relative abundance, and habitat of reproduction of terrestrial frogs in the Triângulo Mineiro region, Cerrado biome, southeastern Brazil. Iheringia Série Zoologia. (98):181-188.
- 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.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, (16): 183-190.
- GOODLAND, R. & FERRI, G.M. 1979. *Ecologia do Cerrado*. Editora da Universidade de São Paulo – Edusp.
- GROSS, M.R. & SHINE, R. 1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*. (35): 775-793.
- 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*.
- HEYER, W.R. & GIARETTA, A.A. Dados não publicados. Advertisement calls, notes on natural history, and distribution of *Leptodactylus chaquensis* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) in Brasil. *Proceedings of the Biological Society of Washington*.
- HOFFMANN, H. 2006. Observation on behaviour and parental care of *Leptodactylus melanonotus* (Hallowell) in Costa Rica. *Salamandra*. (42): 109-116.
- KAMINSKY, S.K., LINSERNMAIR, K.E. & GRAFE, T.U. 1999. Reproductive Timing, Nest Construction and Tadpole Guidance in the African Pig-nosed Frog, *Hemisus marmoratus*. *Journal of Herpetology*. (33): 119-123.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. 1991. Parental care. In: *Cichlid Fishes: Behaviour, Ecology and Evolution* (M. H. A. Keenleyside). London: Chapman & Hall.
- KEHR, A.I. 1994. Patrones de dispersión espacio-temporales y su influencia en la biología larval de *Bufo arenarum* (Amphibia: Anura). *Neotropica*, (40): 35-40.

- KELLOGG, K.A., MARKERT, J.A., STAUFFER, J.R. & KOCHER, T.D. 1998. Intraspecific brood mixing and reduced polyandry in a maternal mouth-brooding cichlid. *Behavioral Ecology*. (9): 309-312.
- KOK, A.D., PREEZ, H.DU & CHANNING, A. 1989. Channel construction by the African bullfrog: another parental care strategy. *Journal of Herpetology*. (23): 435-437.
- KULLANDER, S.O. 1999. Fishes species – how and why. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. (9): 325-352.
- 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.
- 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.
- McDIARMID, R.W. 1978. Evolution of parental care in frogs. In: Burghardt, G. M.; Bekoff, M. *The Development of Behavior, Comparative and Evolutionary Aspects*. New York: Garland Publishing. p. 127-147.
- 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 edition. Cambridge University Press.

- MONTGOMERIE, R.D. & WEATHERHEAD, P.J. 1988. Risks and rewards of nests defense by parent birds. *Quarterly Review of Biology*. (63): 167-187.
- NASSAL, B., BURGHARD, W. & MAIER, G. 1998. Predation by juvenile roach on the calanoid copepod *Eudiaptomus gracilis* and the cyclopoid copepod *Cyclops vicinus*: a laboratory investigation with mixed and single prey. *Aquatic Ecology*. (32): 335-340.
- OCHI, H. & YANAGISAWA, Y. 1996. Interspecific brood-mixing in Tanganyikan cichlids. *Environmental Biology of Fishes*. (45): 141-149.
- ÖSTLUND-NILSSON, S. 2002. Does paternity or parental investment determine the level of parental care and does female choice explain egg stealing in the fifteen-spined stickleback? *Behavioral Ecology*. (13): 188-192.
- PERRONE, M. & ZARET, T.M. 1979. Parental care patterns of fishes. *American Naturalist*. (113): 351-361.
- PRADO, C.P. de A., UENTANABARO, M. & LOPES, F.S. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*. (34):135-139.
- PRADO, C.P. de A., UENTANABARO, M. & HADDAD, C.F.B. 2002. Description of a New Reproductive Mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a Review of the Reproductive Specialization toward Terrestriality in the Genus. *Copeia*. (4): 1128-1133.
- REEBS, S.G. 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. (12): 349-371.
- ROCHE, K.F. & ROCHA, O. 2005. *Ecologia Trófica de Peixes com ênfase na planctivoria em ambientes lênticos de água doce no Brasil*. Rima editora.

- RODRIGUES, A. P., GIARETTA, A.A., SILVA, D.R. & FACURE, K.G. Dados não publicados. Reproductive features of three parental caring species of *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) with a report on alloparental care in frogs. Journal of Natural History.
- ROWLAND, W.J. 1999. Studying visual cues in fish behavior : a review of ethological techniques. Environmental Biology of Fishes. (56): 285-305.
- SANTOS, E.M. & AMORIM, F.O. 2005. Modo reprodutivo de *Leptodactylus natalensis* Lutz, 1930 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Revista Brasileira de Zoociências. (7): 39-45.
- SANTOS, E.M. & AMORIM, F.O. 2006. Cuidado parental em *Leptodactylus natalensis* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Iheringia Série Zoologia. (96) : 491-494.
- SARGENT, R.C., TAYLOR, P.D. & GROSS, M.R. 1987. Parental care and the evolution of egg size in fishes. The American Naturalist. (129): 32-46.
- SEXTON, O.J. 1962. Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* barbour., Herpetologica, (18): 212-214.
- SIMON, M. P. 1982. The evolution and ecology of parental care in a terrestrial breeding from New Guinea. PhD. Thesis - University of California at Davis.
- SKOLBEKKEN, R. & UTNE-PALM, A.C. 2001. Parental investment of male two-spotted goby, *Gobiusculus flavescens* (Fabricius). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. (261): 137-157.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In Sexual Selection and the Descent of man (CAMPBELL, B. G.) Chicago, Aldine. p. 136-179.
- 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.). Resúm. V Congreso Latinoamericano de Zoología. 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. Phycis. (34): 1-14.
- WELLS, K.D. 1981. Parental Behavior of male and female frogs. In Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory (ALEXANDER, R.D. & TINKLE, D.W.). Chiron Press, New York.
- WELLS, K.D. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press.
- WELLS, K.D. & BARD, K.M. 1988. Parental behaviour of an aquatic-breeding tropical frog, *Leptodactylus bolivianus*. Journal of Herpetology. (22): 361-364.
- WILLIAMS, G.C. 1975. Sex and Evolution. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- WISENDEN, B.D. 1999. Alloparental care in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries. (9): 45-70.
- ZAR, J.H. 1999. Biostatistical Analysis. 4th edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.
- ZARET, T.M. 1980. Life history and growth relationships of *Cichla ocellaris*, a predatory South American Cichlid. Biotopica. (12): 144-157.