



UNIVERSIDADE FEDERAL DE RORAIMA
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM RECURSOS NATURAIS

PRISCILA ALENCAR AZARAK

**HISTÓRIA NATURAL DE *LEPTODACTYLUS FUSCUS* (SCHNEIDER, 1799) NO
LAVRADO DE RORAIMA (AMPHIBIA: ANURA: LEPTODACTYLIDAE)**

Boa Vista-RR

2012

PRISCILA ALENCAR AZARAK

**HISTÓRIA NATURAL DE *LEPTODACTYLUS FUSCUS* (SCHNEIDER, 1799)
NO LAVRADO DE RORAIMA (AMPHIBIA: ANURA: LEPTODACTYLIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais – PRONAT da Universidade Federal de Roraima, como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Recursos Naturais. Área de concentração: Manejo e Conservação das Bacias Hidrográficas. Linha de atuação: Manejo de Recursos Naturais

Orientadora: Prof. Dra. Gardênia Holanda Cabral

Boa Vista-RR

2012

Dados Internacionais de Catalogação na publicação (CIP)
Biblioteca Central da Universidade Federal de Roraima

A586p Azarak, Priscila Alencar.

História natural de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no lavrado de Roraima (AMPHIBIA : ANURA : LEPTODACTYLIDAE / Priscila Alencar Azarak. -- Boa Vista, 2012.
51f : il.

Orientadora: Profa. Dra. Gardênia Holanda Cabral.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Roraima, Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais, Área de Concentração: Manejo e Conservação das Bacias Hidrográficas. Linha de atuação: Manejo de Recursos Naturais.

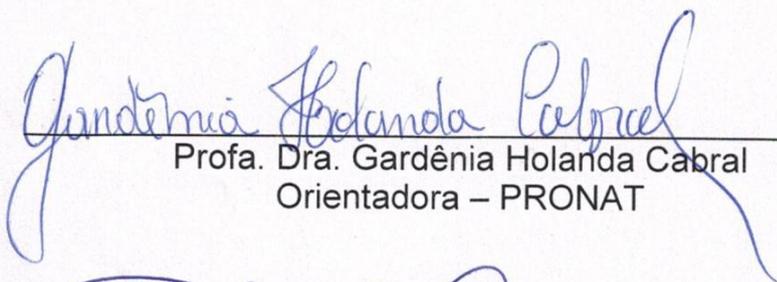
1 – . Comportamento reprodutivo. 2 – Girinos. 3 – Comportamento alimentar. 4 – Dieta. 5 – Distribuição espacial. I – Título. II. - Cabral, Gardênia Holanda (orientadora).

CDU- 597.82

PRISCILA ALENCAR AZARAK

História natural de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no lavrado de Roraima (Amphibia: Anura: Leptodactylidae)

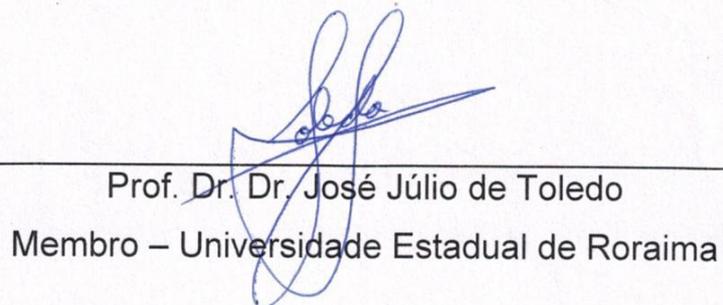
Dissertação apresentada como pré-requisito para conclusão do Curso de Mestrado em Recursos Naturais da Universidade Federal de Roraima, defendida em 21 de setembro de 2012 e avaliada pela seguinte Banca Examinadora:



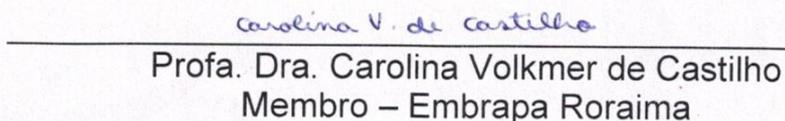
Profa. Dra. Gardênia Holanda Cabral
Orientadora – PRONAT



Profa. Dra. Patrícia Macedo de Castro
Membro – Universidade Estadual de Roraima



Prof. Dr. José Júlio de Toledo
Membro – Universidade Estadual de Roraima



Profa. Dra. Carolina Volkmer de Castilho
Membro – Embrapa Roraima

À minha mãe Eliana Alencar, pelo seu amor puro,
verdadeiro e incondicional!

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Celso Morato de Carvalho, pela orientação, incentivo e apoio a este trabalho.

À Dra. Gardênia Holanda Cabral, por toda sua boa vontade em ajudar sempre que precisei, principalmente durante os momentos difíceis, sendo sempre tão compreensiva e cheia de soluções.

Ao Dr. Reinaldo Imbrózio, pessoa que tenho grande admiração e respeito, e que sem dúvida foi a pessoa que mais me incentivou a seguir em frente.

Aos amigos: Heleno Valente, Érika Perli, Denise Sales, Williamar Silva e Adélio Filho pelo apoio e companhia durante o trabalho de campo.

Ao Dr. Julio Toledo e ao Dr. Silvio Silva por revisarem esta dissertação e pelas boas sugestões que fizeram, as quais foram essenciais para a conclusão deste trabalho.

Aos amigos Ítalo Mourthe e Fabiana Couto pelo auxílio com as análises estatísticas.

Ao Professor José Francisco Moura, por permitir a realização do trabalho de campo em sua propriedade.

Ao Núcleo do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - Inpa em Roraima pelo apoio logístico.

Às amigas Izabelle Marques, Érica Veras, Karuliny Maia, Vaneza Pereira, Suellen Belo, Andréia Alencar, Erika Perli, Lorrane Feitoza e ao amigo Julian Quitiaquez pelo apoio e amizade ao longo destes dois anos.

Ao apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Capes, pela bolsa de estudos.

À minha família, que é meu porto seguro, eu agradeço pelo apoio, amor e carinho em todos os momentos da minha vida. Em especial a minha mãe Eliana por sempre estar por perto me dando força para seguir em frente. Às minhas sobrinhas Ana Emilia e Any Cecília por me darem a alegria que eu precisava nos momentos de tristeza. À minha Irmã Ercy e minha tia Regina por segurarem a minha mão nesses últimos momentos tão difíceis.

RESUMO

Leptodactylus fuscus é uma rã de pequeno porte, que vive em áreas abertas e possui ampla distribuição, ocorrendo desde o Panamá até a Argentina. Neste estudo são apresentadas informações sobre a história natural de *L. fuscus* de duas localidades do lavrado de Roraima. Este estudo foi realizado entre fevereiro a julho de 2012, abrangendo parte do período seco e do período chuvoso em Roraima. As diferenças morfométricas do comprimento rostro-cloacal entre adultos machos e fêmeas foram significativas. As diferenças morfométricas do diâmetro do tímpano entre machos e fêmeas foram significativas. O padrão reprodutivo é do tipo prolongado durante o período chuvoso. Machos constroem tocas subterrâneas e atraem as fêmeas para realizarem a desova. A desova é terrestre e feita em ninho de espuma, próximas às margens de poças temporárias. O desenvolvimento dos girinos até a metamorfose leva cerca de 28 dias no campo e 44 dias no laboratório. Desovas foram observadas sendo predadas por serpentes e insetos. *L. fuscus* caça de espera e foi observado predando minhoca (Anellida) e grilo (Orthoptera). Na análise do conteúdo estomacal foi encontrado Orthoptera, Blattodea, Araneae, Hymenoptera, Coleoptera e Diptera. A distribuição espacial dos machos e das tocas foi agregada durante o período reprodutivo.

Palavras-chave: Comportamento reprodutivo. Girinos. Comportamento alimentar. Dieta. Distribuição espacial.

ABSTRACT

Leptodactylus fuscus is a small sized frog which lives in open areas and has a wide distribution, occurring from Panama to Argentina. In this study are presented information about the natural history of *L. fuscus* from two localities in savannas of Roraima. This study was conducted between february and july 2012, covering part of the dry period and the rainy period in Roraima. The morphometric differences in snout-vent length between adult males and females were significant. The morphological differences between the tympanic diameter of the males and females were significant. The reproductive pattern is of type prolonged during the rainy period. Males make underground burrows and they do attract females to perform spawning. The spawning is terrestrial and made in foam nest, near the banks of temporary puddles. The development of tadpole until metamorphosis takes up about 28 days in the field and 44 days in the laboratory. The spawnings were observed being preyed by snakes and insects. *L. fuscus* hunts waiting and was observed preying on earthworms (Anellida) and crickets (Orthoptera). In the analysis of stomach contents was found Orthoptera, Blattodea, Araneae, Hymenoptera, Coleoptera and Diptera. The spatial distribution of males and burrows was aggregated during the reproductive period.

Keywords: Reproductive behavior. Tadpoles. Feeding behavior. Diet. Spatial distribution.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 -	Mapa de Roraima, com destaque para as áreas de estudo.....	17
Figura 2 -	Aspecto geral da vegetação do lavrado (Parque Anauá, Boa Vista, Roraima).....	18
Figura 3 -	Variação mensal de precipitação em Boa Vista-RR durante o período de estudo, entre janeiro e junho de 2012.....	19
Figura 4 -	Área delimitada para determinar a distribuição espacial de indivíduos e tocas de <i>Leptodactylus fuscus</i> no Parque Anauá, Boa Vista, Roraima.....	21
Figura 5 -	Diferenças no comprimento rostro-cloacal de machos e fêmeas de <i>Leptodactylus fuscus</i> , em uma área do lavrado de Roraima.....	23
Figura 6 -	Diferenças no diâmetro do tímpano de machos e fêmeas de <i>Leptodactylus fuscus</i> , em uma área do lavrado de Roraima.....	24
Figura 7 -	Macho de <i>Leptodactylus fuscus</i> construindo a toca.....	27
Figura 8 -	Morfologia da toca de <i>Leptodactylus fuscus</i> vista de perfil, destacada em vermelho.....	29
Figura 9 -	Morfologia da toca de <i>Leptodactylus fuscus</i> vista de perfil, destacada em vermelho.....	29
Figura 10 -	Diagrama sequencial do comportamento de corte de <i>Leptodactylus fuscus</i> observado em uma área do lavrado de Roraima.....	31
Figura 11 -	Girinos de <i>Leptodactylus fuscus</i> no ninho de espuma, dentro da toca.....	34
Figura 12 -	Estágios de desenvolvimento dos girinos de <i>Leptodactylus fuscus</i> e estrutura da boca; A : estágio 1; B : estágio 18; C : estágio 22; D : estágio 24; E : estágio 25; F : estágio 26; G : estágio 33; H : estágio 36; I : estágio 37; J : estágio 40; K : estágio 42; L : estágio 45.....	37
Figura 13 -	Desova de <i>Leptodactylus fuscus</i> , com larvas de insetos.....	40
Figura 14 -	Distribuição espacial de indivíduos machos de <i>Leptodactylus fuscus</i> (pontos pretos) e tocas construídas por eles (círculos) durante período reprodutivo.....	44

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Comprimento médio rostro-cloacal (mm) de machos e fêmeas de <i>Leptodactylus fuscus</i> no Lavrado de Roraima e em outras localidades.....	25
Tabela 2 - Categorias de presas consumidas por <i>Leptodactylus fuscus</i> , no lavrado de Roraima.....	42

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 REFERÊNCIAL TEÓRICO	12
2.1 História natural	12
2.2 <i>Leptodactylus fuscus</i>	14
3 OBJETIVOS	16
3.1 Objetivo geral	16
3.2 Objetivos específicos	16
4 MATERIAL E MÉTODOS	17
4.1 Área de estudo	17
4.2 Incursões às áreas de estudo	18
4.2.1 <i>Dimorfismo sexual</i>	19
4.2.2 <i>Comportamento reprodutivo de <i>Leptodactylus fuscus</i></i>	19
4.2.3 <i>Descrição das desovas e tocas</i>	20
4.2.4 <i>Fases de crescimento dos girinos</i>	20
4.2.5 <i>Comportamento alimentar e dieta</i>	20
4.2.6 <i>Distribuição espacial</i>	21
4.2.7 <i>Análises estatísticas</i>	22
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO	23
5.1 Dimorfismo sexual	23
5.2 Comportamento reprodutivo de <i>Leptodactylus fuscus</i>	25
5.2.1 <i>Aproximação dos machos aos sítios reprodutivos</i>	26
5.2.2 <i>Construção das tocas</i>	26
5.2.3 <i>Morfologia das tocas</i>	28
5.2.4 <i>Atração das fêmeas</i>	30
5.2.5 <i>Comportamento do casal dentro da toca</i>	32
5.3 Desovas e girinos	33
5.4 Predação dos ovos e girinos	40
5.5 Comportamento de caça e dieta de <i>Leptodactylus fuscus</i>	41
5.6 Distribuição espacial de machos e tocas de <i>L. fuscus</i>	43
6 CONCLUSÕES	45
REFERÊNCIAS	46

1 INTRODUÇÃO

Neste presente estudo a história natural do anfíbio anuro, *Leptodactylus fuscus*, foi abordada sob os pontos de vista da reprodução, incluindo aspectos relacionados aos girinos, dimorfismo sexual, dieta, comportamento de caça e distribuição espacial. Todos esses aspectos são importantes para caracterizar o modo como as populações vivem, exploram os recursos e se distribuem nos ecossistemas e habitats regionais.

O modelo animal utilizado para o estudo desta dissertação, *L. fuscus*, pertence à família Leptodactylidae; é uma espécie de pequeno porte e habita áreas abertas. As populações de *L. fuscus* são comuns e de fácil observação. Os trabalhos de pesquisa sobre anuros são importantes, pois podem responder a perguntas sobre adaptações regionais e história natural, bem como possíveis eventos de extinção local, efeitos da destruição de habitat e desequilíbrios ecológicos. O conhecimento sobre a história natural de anfíbios é fundamental para o nosso entendimento sobre os mecanismos de seleção natural e evolução. Informações sobre a história natural de anfíbios tais como, tipo de amplexo, local de desova, características dos girinos e período de reprodução, podem ainda ser usadas para testar ou gerar hipóteses.

Este estudo foi realizado no lavrado de Roraima, um ambiente regional, caracterizado por áreas abertas, ilhas de mata, afloramentos rochosos e lagos permanentes e temporários. Estas características formam habitats específicos, que permitem com que as espécies que vivem no lavrado desenvolvam adaptações para as suas atividades vitais, como por exemplo, os modos de reprodução, o modo de forrageio e a dieta.

O questionamento pertinente no contexto do estudo foi o seguinte: Quais as adaptações comportamentais, reprodutivas e alimentares apresentadas por *L. fuscus* para viverem no lavrado de Roraima?

O estudo foi organizado em seções. A introdução é seguida do referencial teórico, onde apresento informações relevantes sobre o tema. E em seguida os objetivos do estudo, onde se determina o que vai ser pesquisado e a seção sobre os métodos científicos utilizados. Os itens resultados e discussão são apresentados juntos e as seções finais foram compostas pelas conclusões e referências bibliográficas.

2 REFERÊNCIAL TEÓRICO

Nesta seção do trabalho são apresentados os conceitos que serviram de base para a discussão da pesquisa. Apresenta as pesquisas que foram realizadas com a espécie tratada neste estudo.

2.1 História natural

Os seres vivos são bem adaptados em forma, fisiologia e comportamento para a vida no ambiente natural (RIDLEY, 2006). O processo de adaptação envolve fatores genéticos e fenotípicos, que ajustam constantemente os indivíduos e as populações às condições ambientais imediatas (STEBBINS, 1974). Cada espécie apresenta um conjunto de adaptações, que consiste em uma combinação de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais associados a certas condições ambientais (MAYR, 1977; DUELLMAN; TRUEB, 1994; POUGH et al., 1998). Este conjunto de adaptações constitui o nicho ecológico, que ao interagir com o ambiente e com as demais espécies que compartilham o mesmo hábitat (às vezes também os mesmos recursos) proporcionam as condições necessárias para a sobrevivência e distribuição geográfica (PIANKA, 1994). Entre espécies próximas, este conjunto adaptativo tem diferenças sutis, formando barreiras ecológicas que impedem o intercruzamento destas, promovendo isolamentos reprodutivos em vários graus, chegando a formar espécies endêmicas (FUTUYMA, 1992).

Muitos grupos de animais neotropicais podem ser utilizados como modelos para se estudar estas adaptações e, dentre estes, os anfíbios anuros fornecem exemplos sobre como os animais evoluíram de um ambiente predominantemente aquático para uma vida terrestre, embora ainda dependam da água para o desenvolvimento das larvas e para evitar dessecações (HEYER, 1969; 1970; 1976). As adaptações são manifestadas através de comportamentos que refletem mecanismos fisiológicos de regulação relacionados à reprodução, oviposição, cuidado parental, alimentação, períodos de atividade e utilização dos micro-habitats disponíveis (DUELLMAN; TRUEB, 1994; POMBAL JR.; HADDAD, 2005).

A reprodução é um complexo de combinações que envolvem fenótipos, comportamentos e condições ambientais. A literatura cita dois padrões temporais de comportamento reprodutivo entre anuros, o explosivo e o prolongado (WELLS, 1977): no primeiro, a reprodução ocorre em poucos dias, e todos os indivíduos se expõem e participam

sincronicamente; no segundo tipo, a reprodução é mais lenta, e se estende por semanas. Estes comportamentos estão intimamente relacionados com os tipos de desova que, por exemplo, podem ocorrer em ninhos de espuma, gelatina ou em cordões, com os locais de oviposição, que podem ser aquáticos ou terrestres, e com predação e o desenvolvimento larval (rápido ou lento). Os modos reprodutivos em anuros são os mais diversificados dentre os vertebrados. Nas comunidades de anuros neotropicais, isso se deve a existência de espécies que apresentam modos de reprodução generalizados, onde os ovos são depositados diretamente na água, e espécies com modos de reprodução especializados, com postura em ambientes terrestres. Entre as diferentes espécies de anuros é evidente a tendência a menor dependência dos ambientes aquáticos, chegando a ocorrer independência total destes ambientes nos grupos mais especializados (DUELLMAN; TRUEB, 1994).

Comparando-se desovas aquáticas e terrestres, percebe-se uma diminuição no número, aumento no tamanho e redução na pigmentação dos ovos de desovas terrestres (HEYER, 1969). A pluviosidade, umidade e temperatura elevadas possivelmente influenciaram na diversificação evolutiva de modos de reprodução nas florestas tropicais (LIMA et al., 2006). Além disso, é possível que a predação tenha exercido forte pressão na evolução de modos menos dependentes da água. Alguns modos reprodutivos evoluíram independentemente em algumas linhagens filogenéticas, ao passo que outros são conhecidos apenas em uma. Uma tendência evolutiva na reprodução dos anuros foi a remoção dos ovos da água. E como os anuros não desenvolveram estruturas eficientes contra a dessecação de suas desovas, ovos não aquáticos destes animais são conhecidos apenas em ambientes úmidos (DUELLMAN, 1989; DUELLMAN; TRUEB, 1994; HADDAD; PRADO, 2005).

Geralmente nos estudos sobre aspectos reprodutivos são também avaliados a ocorrência de dimorfismos sexuais para tamanho (às vezes as fêmeas são maiores) e outras características sexuais secundárias, tais como estruturas calosas nas mãos e dedos dos machos (GOIN; GOIN; ZUG, 1978). O dimorfismo sexual em que as fêmeas são maiores do que os machos é comum entre anuros, porém, existem diferentes interpretações sobre como esta característica surgiu (THOMÉ; BRASILEIRO, 2007). As fêmeas maiores seriam selecionadas por sua capacidade reprodutiva, com maior produção de óvulos ou óvulos maiores. E por sua vez os machos não atingiriam tamanhos grandes devido a restrições energéticas relacionadas à reprodução, ou a maior pressão de predação decorrente de atividades relacionadas à reprodução (CRUMP; KAPLAN, 1979; PRADO; UETANABARO; LOPES, 2000; RICKLEFS, 2003).

O cuidado parental é outro fator adaptativo intimamente relacionado aos aspectos reprodutivos. Este comportamento de cuidar dos ovos e girinos reflete um refinado repertório comportamental, formado por adaptações que promovem a sobrevivência dos girinos até a metamorfose e permite que vários ambientes sejam ocupados. Por exemplo, em algumas espécies da família Leptodactylidae (rãs), as fêmeas ficam dentro do ninho de espuma que contém as desovas até que estas se dissolvam (CARDOSO; SAZIMA, 1977). Em outras espécies, das famílias Strabomantidae e Dendrobatidae, as fêmeas desenvolvem ovos grandes e desovas pequenas, terrestres. Antes dos girinos eclodirem, os machos (e às vezes também as fêmeas) carregam os girinos nas costas para poças de água, onde estes vão completar a metamorfose (DUELLMAN; TRUEB, 1994).

O período de atividade constitui outro fator adaptativo, relacionado ao desenvolvimento das atividades vitais dos anfíbios anuros. Durante o período de atividade os indivíduos se alimentam e se expõem, saindo dos abrigos. A atividade dos sapos, rãs e pererecas geralmente é noturna até determinada hora. Os indivíduos podem formar grupos e vocalizarem em coro, ou desenvolverem sozinhos estas atividades (HEYER; CARVALHO, 2002). A vocalização é uma adaptação relacionada ao período de atividade e importante durante o período reprodutivo. Mas, nem sempre a vocalização está relacionada aos períodos reprodutivos, pois as fêmeas também podem ser procuradas por busca ativa pelos machos (CARDOSO; HADDAD, 1984).

Anfíbios anuros geralmente caçam de espera (POMBAL JR.; HADDAD, 2005) e a dieta e o comportamento alimentar dos anfíbios anuros estão associados aos tipos de microhabitats que eles ocupam. Algumas espécies de anuros da família Leptodactylidae, por exemplo, são terrestres e territoriais. Os indivíduos desta família vivem em ambientes fechados, e fazem tocas, das quais raramente se afastam. O alimento destas rãs é constituído por invertebrados, que por sua vez também estão associados aos mesmos ambientes dos anfíbios. Outras espécies, por exemplo, da família Hylidae, moram nas árvores e para se alimentar procuram o chão. São estas adaptações que permitem que as espécies sobrevivam em diversos ambientes (GOIN; GOIN; ZUG, 1978).

2.2 Leptodactylus fuscus

Dentre as famílias da ordem Anura, Leptodactylidae apresenta 76 espécies, as quais se encontram distribuídas em quatro gêneros (*Leptodactylus*, *Hydrolaetare*, *Paratelamatobius* e

Scythrophrys) (BERNARDE, 2012). O gênero *Leptodactylus* fornece exemplos de uma transição quase completa dos ambientes aquáticos para os ambientes terrestres. Este gênero é composto por cinco grupos de espécies de pequeno (*fuscus*, *marmoratus* e *melanonotus*), médio (*ocellatus*) e grande porte (*pentadactylus*). Estes grupos são determinados de acordo com características morfológicas e comportamentais. O grupo *fuscus* é caracterizado por espécies que constroem tocas subterrâneas, no interior das quais depositam seus ovos em ninhos de espuma (HEYER, 1969).

L. fuscus é uma espécie interessante devido às várias adaptações que pode apresentar devido ao ambiente onde vive e o modo reprodutivo. Com relação ao ambiente onde vive, *L. fuscus* está associado aos habitats de áreas abertas que ocorrem ao longo de sua distribuição geográfica. Com relação ao modo reprodutivo, machos de *L. fuscus* constroem tocas subterrâneas, onde o casal deposita os ovos em ninhos de espuma (HEYER, 1969).

A distribuição de *L. fuscus* é ampla, ocorrendo desde o Panamá até a Argentina (HEYER, 1978). A biologia reprodutiva e comportamento desta espécie foram estudados em Trinidad (KENNY, 1969), na Guiana Francesa (LESCURE, 1972) e Venezuela (SOLANO, 1987). No Brasil, em várias áreas abertas foram realizados estudos sobre a biologia reprodutiva de *L. fuscus*, como em Roraima (MARTINS, 1988), em São Paulo (FREITAS; CRUZ; JIM, 2001; LUCAS et al., 2008), em Minas Gerais (OLIVEIRA-FILHO; COSTA; BRAGA, 2005) e no Rio Grande do Sul (MARAGNO; CECHIN, 2009). Aspectos da ecologia de *L. fuscus* foram estudados em uma área de Cerrado em Goiás (DE-CARVALHO et al., 2008) e o padrão de ocorrência sazonal e comportamento territorial foi estudado por Rossa-Feres et al. (1999), em São Paulo. A arquitetura do ninho subterrâneo de populações de *L. fuscus* em Mato Grosso do Sul foi descrita por Arzabe e Prado (2006).

Estudos sobre a genética de populações historicamente consideradas como *L. fuscus* indicam que pelo menos três linhagens bem diferenciadas podem ser reconhecidas: uma que inclui populações da América Central, Guiana e Amazônia (designado como clado norte); a segunda inclui populações da Bolívia e Argentina; e uma terceira que compõem as populações distribuídas ao longo do sudeste da América do Sul (denominada como clado sudeste) (CAMARGO; DE SÁ; HEYER, 2006).

Os questionamentos que podem ser feitos sobre o modo de vida de *L. fuscus* estão relacionados às adaptações nesta espécie desenvolvidas para viver no lavrado: como ocorre a reprodução nesta espécie, incluindo os aspectos relacionados aos girinos? Qual o período de atividade desta rã e do que se alimentam? Quais os micro-habitats ocupados por *L. fuscus*?

3 OBJETIVOS

O objetivo geral e os objetivos específicos deste estudo são apresentados a seguir.

3.1 Objetivo geral

O objetivo geral deste estudo é descrever aspectos do comportamento reprodutivo e alimentar de *L. fuscus* no lavrado de Roraima.

3.2 Objetivos específicos

- Verificar a ocorrência de dimorfismo sexual.
- Descrever o comportamento dos machos para atrair fêmeas durante o período reprodutivo e a construção e morfologia das tocas.
- Descrever o comportamento de oviposição e caracterizar as desovas e as fases de crescimento dos girinos.
- Descrever o comportamento alimentar e o conteúdo estomacal.
- Verificar a distribuição espacial dos adultos e tocas.

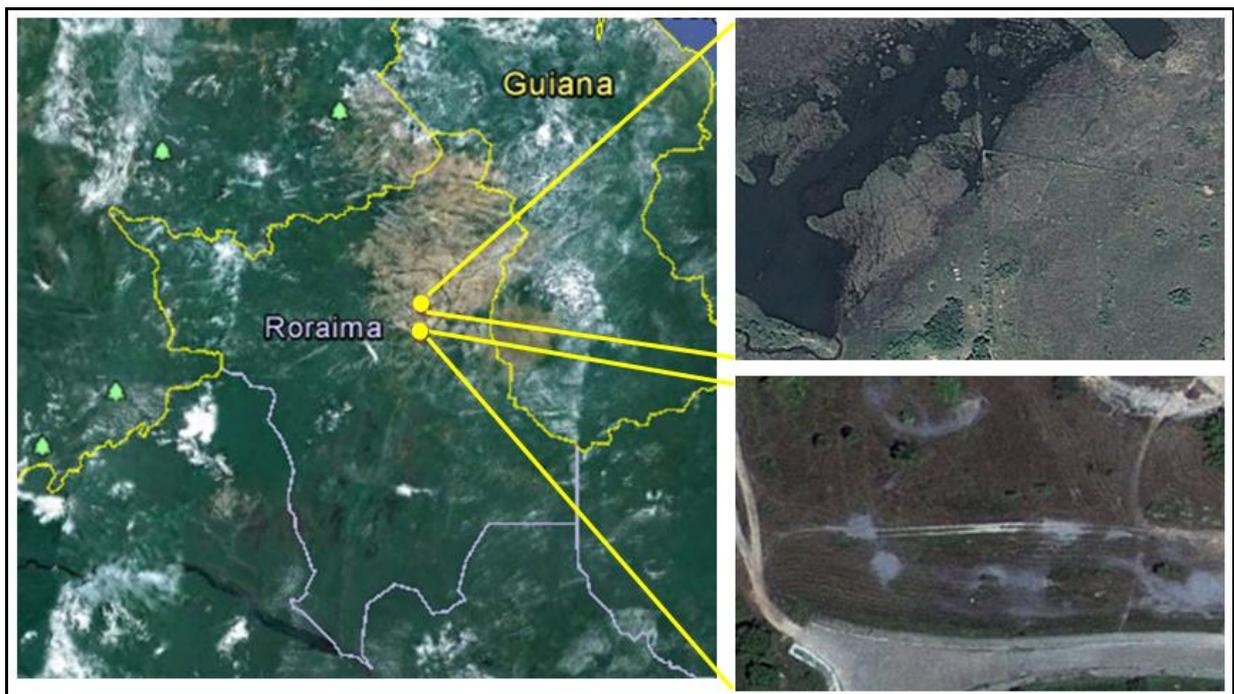
4 MATERIAL E MÉTODOS

Nesta seção são apresentadas informações sobre a área de estudo e os métodos para alcançar os objetivos específicos deste trabalho.

4.1 Área de estudo

Este estudo foi realizado em duas localidades no lavrado, no município de Boa Vista, Roraima. A primeira localidade - Monte Cristo - situa-se a 15 km ao norte de Boa Vista ($2^{\circ}54'36''$ N, $60^{\circ}40'48''$ O). A segunda localidade - Parque Anauá - situa-se dentro da cidade de Boa Vista ($2^{\circ}50'30''$ N, $60^{\circ}40'48''$ O) (Figura 1).

Figura 1 – Mapa de Roraima, com destaque para as áreas de estudo.



Fonte: Google Earth (2012)

As duas localidades de estudo estão inseridas dentro do domínio de paisagem aberta - o lavrado - termo regionalmente adotado por diversos autores para se referirem a esta paisagem amazônica (VANZOLINI; CARVALHO, 1991; HEYER, 1994; CARVALHO, 1997; 2002; VITT; CARVALHO, 1992; NASCIMENTO, 1998; BARBOSA; CAMPOS, 2011). O lavrado localiza-se no centro-leste e nordeste de Roraima e compreende ± 43.000

km², aproximadamente 17% do Estado (BARBOSA et al., 2005). A vegetação nas duas localidades se apresenta em forma de mosaico, caracterizada por espécies arbóreas, inclinadas e tortuosas, predominando o caimbé (*Curatella americana* L.) e várias espécies de murici (*Byrsonima* spp.). Outras espécies arbóreas são encontradas, porém, com menor incidência (BARBOSA; MIRANDA, 2005). O estrato inferior é formado por plantas herbáceas, predominando espécies graminosas das famílias Poaceae e Cyperaceae (Figura 2).

Figura 2 – Aspecto geral da vegetação do lavrado (Parque Anauá, Boa Vista, Roraima).

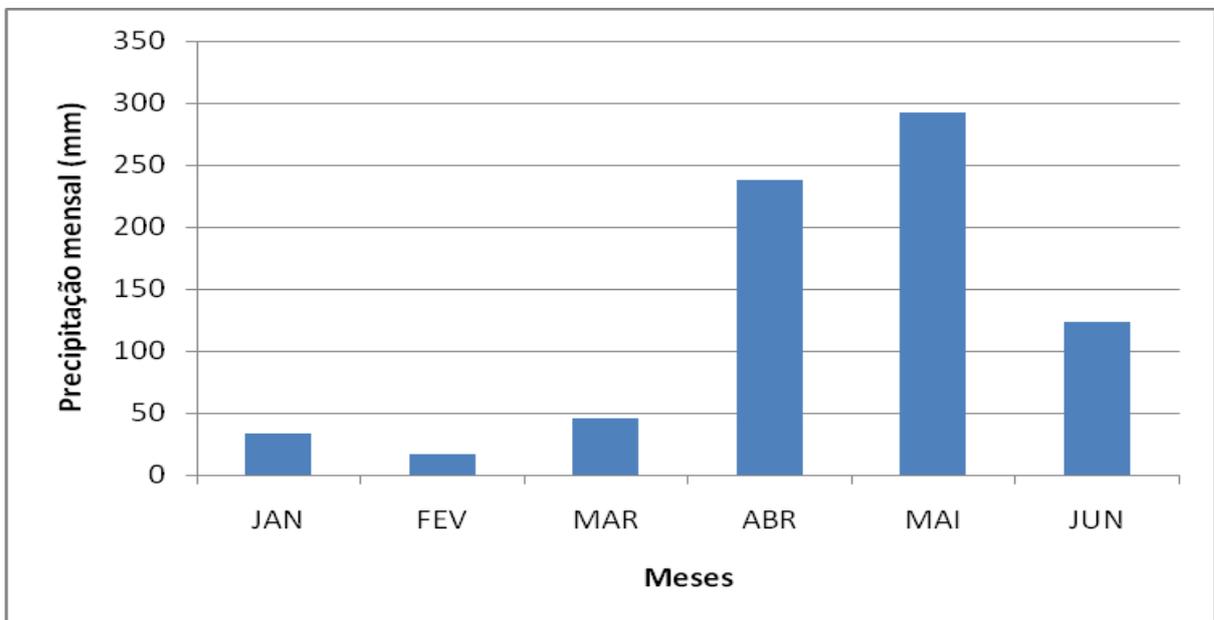


Além dessas herbáceas, ocorrem também nas matas galerias do rio Cauamé (Monte Cristo) uma variedade de plantas lenhosas, palmeiras (predominando *Astrocaryum jauari* e *Mauritia flexuosa*) e algumas emergentes. A drenagem está fortemente associada aos buritizais (*Mauritia flexuosa* L.), sendo elementos marcantes nas áreas de estudo, assim como os lagos naturais. O clima das duas localidades é do tipo quente sazonal, com temperatura média entre 26 °C no período de chuva (maio a setembro) e 28 °C no período seco (outubro a abril), com a precipitação em torno de 1.650 mm anual, de acordo com o sistema de classificação de Köppen, o clima destas áreas é o do tipo “Awi” (BARBOSA, 1997).

4.2 Incursões às áreas de estudo

As observações dos comportamentos foram realizadas de fevereiro a julho de 2012, abrangendo parte do período seco (fevereiro a março) e parte do período chuvoso (abril a julho) em Roraima (Figura 3). As incursões às áreas de estudo foram semanais, durante parte do dia e da noite. Ao todo foram realizadas 28 visitas, sendo 12 na região do Monte Cristo, onde foram feitas as observações sobre o comportamento alimentar e dieta, e 16 no Parque Anauá, onde foram feitas as observações sobre o comportamento reprodutivo, aspectos relacionados aos girinos e distribuição espacial.

Figura 3 - Variação mensal de precipitação em Boa Vista-RR durante o período de estudo, entre janeiro e junho de 2012.



Fonte: INMET (2012).

4.2.1 Dimorfismo sexual

As medidas do comprimento rostro-cloacal (CRC) e diâmetro do tímpano de *L. fuscus* foram obtidas em campo, com paquímetro de plástico com precisão de 0,05 mm. Foram medidos 21 machos e sete fêmeas, todos adultos. Para evitar pseudo-repetições, os indivíduos medidos foram colocados em sacos plásticos e soltos no final da observação.

4.2.2 Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus*

As observações dos comportamentos de *L. fuscus* iniciavam a partir das 17h40, quando os machos se aproximavam dos sítios de vocalização, lugares onde emitiam o canto para atrair as fêmeas, até as 23h00, quando diminuía o número de machos vocalizando. O método utilizado para verificar o comportamento de corte consistiu em localizar um macho vocalizando e, durante parte da noite (4-5 horas) observar e registrar os movimentos do mesmo em caderno de campo. Foi observado o comportamento dos machos quando as fêmeas se aproximavam e, em alguns casos, até a entrada na toca pelo casal. Durante as observações de atração das fêmeas, foi verificado o comportamento de oviposição através do túnel de acesso à câmara subterrânea, com o uso de lanterna.

4.2.3 Descrição das desovas e tocas

As desovas e as tocas foram descritas em campo, com relação ao tamanho e morfologia. As desovas foram caracterizadas quanto a cor, o formato e a disposição do ninho de espuma dentro das tocas. Foram selecionadas cinco tocas para descrever a morfologia, onde foram feitos cortes verticais, com uso de um facão, ao redor das tocas para descrever o perfil e registrar as medidas do túnel e da câmara subterrânea. As tocas foram caracterizadas por quatro medidas (cm): diâmetro da câmara subterrânea, altura da câmara subterrânea, diâmetro do túnel de acesso à câmara e comprimento do túnel.

4.2.4 Fases de crescimento dos girinos

Para descrever os estágios de desenvolvimento dos girinos até a metamorfose, foram coletadas três desovas e levadas para o laboratório do INPA em Boa Vista, onde foram mantidas em recipientes de plástico para observações. A cada dois dias eram fixados dois girinos, registrados os tamanhos e observado o estágio em que se encontravam. Os estágios foram descritos de acordo com a tabela de Gosner (1960), utilizada como padrão para descrever os estágios das larvas de anfíbios anuros. Os girinos foram fixados em álcool a 20% e mantidos em formol a 10%. Foram feitos desenhos dos girinos em 11 estágios de desenvolvimento.

4.2.5 Comportamento alimentar e dieta

O comportamento alimentar foi observado em duas ocasiões. Foram anotados os movimentos feitos pelos indivíduos para capturar a presa e anotado, quando possível, o tipo de presa consumida. Foram coletados 13 indivíduos para realizar análise do conteúdo estomacal no laboratório. Os animais coletados foram sacrificados colocando-se dentro de frascos com álcool a 30% e após mortos foram fixados com formol a 10%. Em seguida os animais foram dissecados e o estômago removido para análise de seu conteúdo. As presas foram analisadas com uso de microscópio estereoscópico e identificadas até ordem. Após as análises, os anuros e suas respectivas presas foram conservados em álcool 70% e estão depositados no laboratório do INPA em Boa Vista.

4.2.6 Distribuição espacial

Para determinar a distribuição dos indivíduos e das tocas, na área de estudo foi delimitada uma área de 40 x 40 metros ao redor de três poças temporárias, no Parque Anauá (figura 4). Esta área foi cercada com uma corda e dividida em 40 transectos separados entre si com uma fita colorida amarrada na vegetação a cada metro, totalizando 1600 quadrados de 1m x 1m. Foi observado o número de indivíduos machos e fêmeas e o número de tocas em cada quadrado (LUCAS et al., 2008).

Figura 4 - Área delimitada para determinar a distribuição espacial de indivíduos e tocas de *Leptodactylus fuscus* no Parque Anauá, Boa Vista, Roraima.



Fonte: Google Earth (2012)

4.2.7 Análises estatísticas

As comparações para verificar a significância das diferenças entre os comprimentos (CRC) e diâmetro do tímpano de machos e fêmeas adultos foram obtidas através do teste-t (ZAR, 2010). As variáveis foram o comprimento rostro-cloacal e o diâmetro do tímpano. O número de observações foram 21 machos e sete fêmeas.

Para determinar o padrão de distribuição espacial (randômico, agregado o uniforme) dos indivíduos e das tocas na área amostrada foi utilizado o índice de agregação de Clark e Evans. Este índice de agregação é uma medida aproximada de agrupamento ou ordenação de um padrão de ponto. É a razão entre a distância média do vizinho mais próximo observado no padrão ao esperado para um processo de ponto de Poisson da mesma intensidade. Um valor $R > 1$ sugere ordenação, enquanto que $R < 1$ sugere agrupamento. Para evitar os efeitos de borda foi utilizada a correção de Donnelly. As análises estatísticas foram feitas utilizando o programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2008).

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

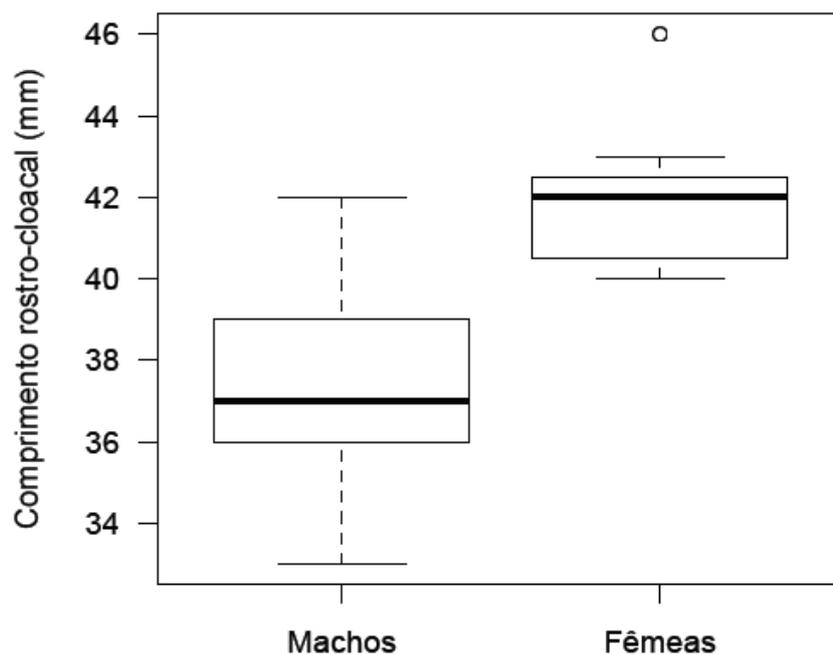
Nesta seção são apresentados os resultados deste estudo, divididos em seis subseções, seguidos das discussões.

5.1 Dimorfismo sexual

As análises morfométricas foram feitas para verificar diferenças nas variações do comprimento rostro-cloacal (CRC) e no diâmetro do tímpano entre machos e fêmeas de *L. fuscus*. Análises morfométricas são importantes para observar se existe dimorfismo sexual para tamanho (CRC) e outros parâmetros morfométricos, como por exemplo, o diâmetro do tímpano, comprimento da cabeça, comprimento da tibia entre outros, entre indivíduos da mesma espécie (HEYER, 1978).

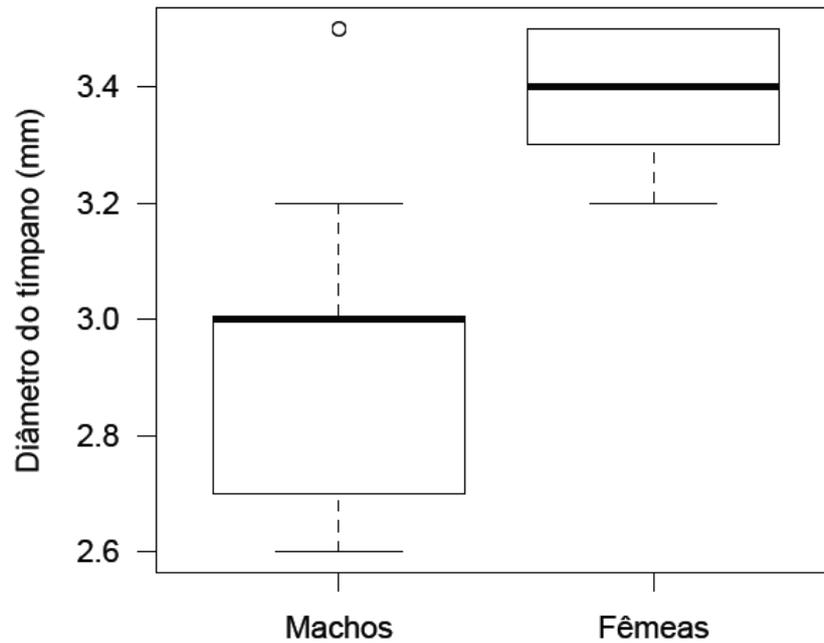
Foram observadas diferenças significativas nas variações do comprimento rostro-cloacal (CRC) entre machos e fêmeas de *L. fuscus*, sendo as fêmeas maiores que os machos ($t_{0,001 (2) 26} = 4,39$; $p < 0,001$; Figura 5).

Figura 5 - Diferenças no comprimento rostro-cloacal de machos e fêmeas de *Leptodactylus fuscus*, em uma área do lavrado de Roraima.



As diferenças nas variações do diâmetro do tímpano entre machos e fêmeas também foram significativas, sendo o diâmetro do tímpano das fêmeas maior do que o dos machos ($t_{0,001 (2) 26} = 5,22$; $p < 0,001$; Figura 6).

Figura 6 – Diferenças no diâmetro do tímpano de machos e fêmeas de *Leptodactylus fuscus*, em uma área do lavrado de Roraima.



O dimorfismo sexual com relação ao tamanho corporal também é relatado para outras populações de *L. fuscus*, para outras espécies do gênero *Leptodactylus* e também para outras famílias de anfíbios anuros. Martins (1988) relatou que as fêmeas de *L. fuscus* são significativamente maiores que os machos durante estudo realizado no lavrado de Roraima (36,2 mm e 39,5 mm para machos e fêmeas, respectivamente). De-Carvalho et al. (2008) também encontraram estas diferenças no Cerrado em Goiás (46,9 mm e 49,3 mm para machos e fêmeas, respectivamente) e Lucas et al. (2008) no Cerrado em São Paulo (43,6 mm e 45,6 mm para machos e fêmeas, respectivamente). No entanto, Maragno e Cechin (2009) em estudo realizado no Rio Grande do Sul, não encontraram diferenças no CRC de machos e fêmeas de *L. fuscus*. Solano (1987) também não encontrou dimorfismo sexual para tamanho em estudo realizado na Venezuela, e interpreta este resultado como sendo devido a diferenças populacionais (Tabela 1). Heyer (1978) não encontrou dimorfismo sexual para tamanho em outras espécies do grupo *L. fuscus*, como por exemplo, em *L. mystaceus*, *L. fragilis* e *L.*

trogodytes e interpretou que ambos os sexos destas espécies devem estar sob alguma pressão ambiental ou de desenvolvimento para selecionar o mesmo tamanho.

Tabela 1 – Comprimento médio rostro-cloacal (mm) de machos e fêmeas de *Leptodactylus fuscus* no Lavrado de Roraima e em outras localidades.

Machos	Fêmeas	Ambiente	Local	Referência
37, 61	42, 00*	Lavrado	Boa Vista, RR	Este estudo
43, 70	43, 00	Áreas antropizadas	Santa Maria, RS	Maragno e Cechin (2009)
46, 90	49, 30*	Cerrado	Novo Gama, GO	De-Carvalho et al. (2008)
43, 60	45, 60*	Cerrado	Itirapina, SP	Lucas et al. (2008)
-	43, 60	Pantanal	Corumbá, MS	Prado e Haddad (2005)
36, 20	39, 50*	Lavrado	Boa Vista, RR	Martins (1988)
43, 00	42, 00	Savana	Venezuela	Solano (1987)

*Apresentou diferença significativa

O dimorfismo sexual com fêmeas maiores do que os machos é comum em aproximadamente 90% dos anuros, e constitui um fator adaptativo relacionado aos aspectos reprodutivos, onde as fêmeas maiores podem produzir óvulos maiores ou em maior quantidade (SHINE, 1979). Por outro lado, machos não atingiriam tamanhos maiores devido às restrições energéticas ou à maior pressão de predação, ambas decorrentes de atividades relacionadas à reprodução. Por exemplo, durante a vocalização, comportamento usado para atrair as fêmeas, os machos ficam mais expostos aos predadores (GOIN; GOIN; ZUG, 1978; HEYER, 1978; KAPLAN, 1980). As exceções ocorrem em algumas espécies agressivas de grande porte onde o tamanho dos machos é semelhante ou maior do que o das fêmeas. Nesses casos o maior tamanho dos machos tem sido explicado como uma adaptação às lutas que frequentemente ocorrem na defesa de um território (WELLS, 1978; RICKLEFS, 2003).

5.2 Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus*

As observações sobre o comportamento reprodutivo de *L. fuscus* estão divididas em cinco partes: i) Aproximação dos machos aos sítios reprodutivos ii) construção das tocas; iii) morfologia das tocas; iv) atração das fêmeas e; v) comportamento do casal dentro da toca.

5.2.1 Aproximação dos machos aos sítios reprodutivos

A atividade reprodutiva de *L. fuscus* teve início durante as primeiras chuvas fortes em março de 2012 e se estendeu até o final da pesquisa em julho do mesmo ano. Machos de *L. fuscus* começavam a vocalizar a partir das 17h40, escondidos nas moitas de capim. Em seguida, conforme escurecia, eles iam se expondo e se aproximavam dos locais onde as tocas eram construídas para o casal realizar a desova. Os indivíduos vocalizavam sozinhos ou em grupos de até seis machos, distantes entre si por 20-50 cm e próximos às margens das poças temporárias. Esta atividade diminuía por volta das 23h00. Após a construção das tocas, os machos vocalizavam ao lado, em frente à entrada da toca ou distante até 2 m da mesma. Durante o mês de maio, as chuvas diminuíram e as poças temporárias começaram a secar. Nestes locais o chão ficava úmido e lamacento, onde, machos de *L. fuscus* se reuniam para vocalizar e construir tocas. Após 20 dias sem chuvas fortes, o chão ficou muito seco e com rachaduras, durante alguns dias os indivíduos de *L. fuscus* pararam suas atividades reprodutivas. Quando voltou a chover no início de junho, os machos retornaram às margens das poças que se formaram e deram início às atividades reprodutivas novamente.

O período reprodutivo observado neste estudo foi semelhante ao apresentado por Martins (1988) em Boa Vista-RR e também em áreas abertas de outras regiões (DE-CARVALHO et al., 2008; LUCAS et al., 2008). No entanto, espécies do grupo *L. fuscus* apresentam grande variação quanto ao período e horário de atividade reprodutiva. Por exemplo, *L. mystacinus* e *L. troglodytes* se reproduzem nos meses mais chuvosos a partir do fim da tarde. *L. furnarius* é capaz de reproduzir-se o ano inteiro e nas horas mais quentes do dia (DE-CARVALHO et al., 2008; GIARETTA; KOKUBUM, 2003). O fato de *L. fuscus* interromper suas atividades reprodutivas quando a precipitação diminui pode estar relacionado à adaptação desta espécie para se reproduzir em ambientes de água temporária. Uma vez que o sucesso reprodutivo poderia ser assegurado pela utilização das chuvas fortes seguidas, as quais promoveriam condições favoráveis, isto é, volume suficiente de água nas poças. A disponibilidade de chuvas diminuiria o risco destes corpos de água secarem antes dos girinos completarem a metamorfose (HEYER, 1969; MARTINS, 1988; ROSSA-FERES; MENIN; IZZO, 1999).

5.2.2 Construção das tocas

Em três ocasiões foi observada a construção parcial da toca pelos machos. Em uma ocasião, observei um macho empurrando o solo com o focinho. O local onde o macho desenvolvia esta atividade estava úmido, com pouca vegetação e em algumas partes formava lama, devido à poça temporária que tinha secado. O macho foi empurrando o chão, no sentido horizontal, com o focinho até desaparecer dentro da abertura formada. Era possível perceber que o macho se movimentava dentro da toca que estava sendo construída. Após uma hora, o macho saiu da toca subterrânea e ficou parado, com o corpo erguido e os membros anteriores apoiados em uma parte elevada do chão, sem vocalizar durante 15 minutos. Este comportamento de construir a toca pressionando o solo com o focinho, sem remover terra, é semelhante ao descrito por Martins (1988).

No entanto, em outra ocasião, o macho primeiro construiu a câmara subterrânea e depois o túnel de acesso. Ele escavou a toca no sentido vertical até construir a câmara subterrânea, em seguida pressionou o solo no sentido horizontal, formando o túnel de acesso à câmara subterrânea. Em seguida o macho parou e ficou vocalizando ao lado da toca. A parte superior da câmara subterrânea ficou aberta e não foi fechada posteriormente (Figura 7).

Figura 7 - Macho de *Leptodactylus fuscus* construindo a toca.



Na terceira ocasião foi encontrado um macho que também estava construindo primeiro a câmara subterrânea e depois o túnel de acesso; esta toca estava aberta na parte de cima e o macho escavava o chão. No dia seguinte, pela manhã, observou-se que a parte superior da toca estava fechada e com o túnel de acesso construído, levando a concluir que *L. fuscus*

também constrói a toca desta forma. Este modo de construir a toca não foi descrito na literatura. Outro modo de construir a toca foi descrito por Kenny (1969 apud MARTINS, 1988) que afirma que as fêmeas de *L. fuscus* em amplexo constroem as tocas, este comportamento não foi observado neste estudo. Outros autores apenas relatam que os machos de *L. fuscus* constroem a toca (LESCURE, 1972; HOOGMOED; GORZULA, 1979 apud MARTINS, 1988).

A literatura sobre o grupo *L. fuscus* relata uma estratégia reprodutiva caracterizada por adaptações para a reprodução em ambientes de água temporária, sendo uma de suas principais características a construção de tocas subterrâneas para realizarem a oviposição (HEYER, 1969; MARTINS, 1988; FREITAS et al., 2001; OLIVEIRA FILHO; COSTA; BRAGA, 2005; ARZABE; PRADO, 2006). O comportamento de construir a toca subterrânea em *L. fuscus* tem sido relatado como um passo evolutivo para conquista dos ambientes terrestres, tendo como uma das principais causas, a predação dos ovos e embriões em ambientes aquáticos (HEYER, 1969).

5.2.3 Morfologia das tocas

Observou-se que as tocas construídas por *L. fuscus* são constituídas por duas partes, uma câmara subterrânea e um túnel de acesso. A câmara subterrânea possui formato arredondado, paredes lisas e úmidas, com diâmetro tendo, em média, 4,74 cm \pm 0,48 (Amplitude = 3,2 - 5,6; n = 5). As câmaras tiveram, em média, 4,5 cm \pm 0,30 (Amplitude = 4,2 - 4,8; n = 2) de altura total. O túnel de acesso à câmara é arredondado, liso, úmido e comprimento, em média, 4,08 cm \pm 0,42 (Amplitude = 3,0 - 5,5; n = 5). O diâmetro do túnel teve, em média, 1,70 cm \pm 0,11 (Amplitude = 1,5 - 1,9; n = 3), o que pode ser visualizado nas figuras 8 e 9.

A morfologia e as medidas das tocas de *L. fuscus* observadas neste estudo são semelhantes às tocas descritas por Martins (1988) para Boa Vista-RR, onde, o túnel apresentava cerca de 5 cm e diâmetro da câmara oval com cerca de 5-7 cm e altura de 4-6 cm. A morfologia da toca descrita neste estudo também é semelhante à apresentada por Arzabe e Prado (2006) para *L. fuscus* do Pantanal, onde, o túnel mediu cerca de 5-30 cm de comprimento e 2,5 cm de largura, a câmara oval com 5,4 cm de diâmetro e 4,5 cm de altura.

Figura 8 – Morfologia da toca de *Leptodactylus fuscus* vista de cima, destacada em vermelho.



Figura 9 - Morfologia da toca de *Leptodactylus fuscus* vista de perfil, destacada em vermelho.



O formato, tamanho, número de compartimentos e os locais onde as tocas são construídas podem variar (ARZABE; PRADO, 2006). Por exemplo, *L. furnarius* constrói câmaras sem túnel de entrada evidente e possuem abertura lateral (GIARETTA; KOKUBUM, 2003) e *L. mystacinus* escava câmaras esféricas, também sem túnel evidente (OLIVEIRA FILHO; GIARETTA, 2008). Diferentes pressões seletivas podem estar envolvidas nos diferentes tipos de tocas construídas por indivíduos do grupo *L. fuscus*, como por exemplo, tipo de solo, habitat, pressão de predação, restrições termais, disponibilidade de água ou umidade no ambiente (ARZABE; PRADO, 2006).

5.2.4 Atração das fêmeas

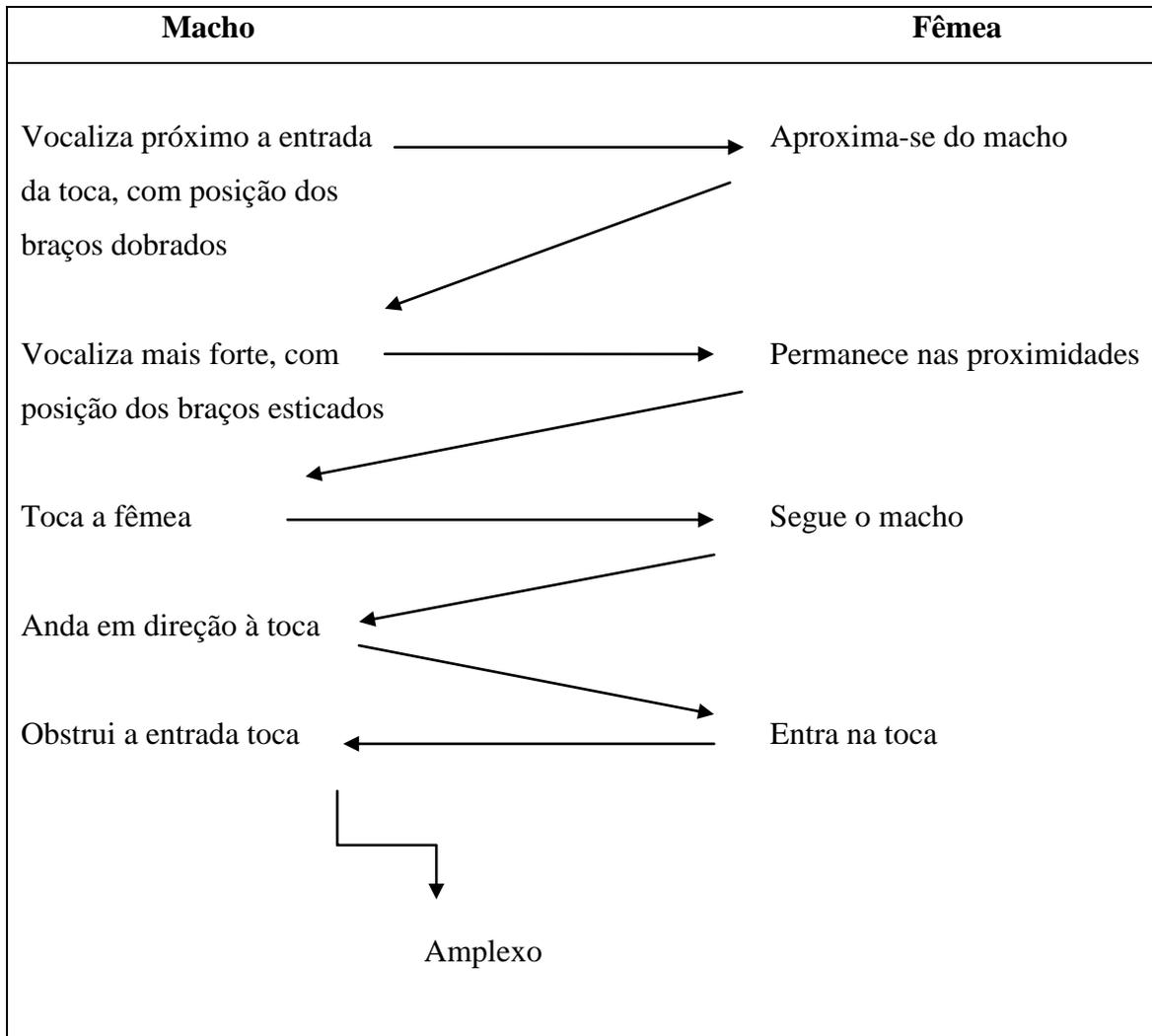
Em cinco ocasiões foram observadas fêmeas se aproximando dos sítios reprodutivos. Em uma ocasião a fêmea chegou ao local onde estavam três machos vocalizando e se posicionou ao lado de um deles, que vocalizava na entrada da toca. Após 10 minutos a mesma fêmea se aproximou de outro macho, onde os dois ficaram com os focinhos próximos e o macho vocalizava. Após cinco minutos, esta fêmea saiu e se aproximou de outro macho que vocalizava; ficou durante sete minutos e saiu em direção à vegetação, onde ficou escondida.

Em outra ocasião a fêmea se aproximou dos machos que vocalizavam, e ficou durante aproximadamente 10 minutos entre eles e depois saiu pulando em direção à vegetação. Em outra ocasião a fêmea se aproximou do macho, que a cortejou durante aproximadamente três horas. Neste caso, observaram-se sinais táteis entre eles, o macho alternava em vocalizar, andar e tocar a fêmea. O macho tocava com o focinho a região lateral da barriga da fêmea e também a região dorsal, próximo a cloaca. A fêmea seguia o macho, que parecia procurar a toca e não achava.

Em outra ocasião foi observada uma fêmea que acompanhava em pulos curtos, dois machos que vocalizavam. Um dos machos entrou na toca e foi seguido pela fêmea. Em seguida o macho se posicionou na entrada da toca, sem vocalizar, obstruindo a passagem (Figura 10). O macho continuou nesta posição durante quatro horas. Não foi observado o início do acasalamento, mas, no dia seguinte havia ninho de espuma dentro da toca.

Estes comportamentos podem ser explicados devido ao padrão de reprodução observada nesta espécie. Em anuros com o padrão de reprodução prolongada, o aparecimento de fêmeas receptivas está disperso num longo período de tempo, onde podem ser observadas associações relativamente prolongadas entre machos e fêmeas. Essas associações constituem interações complexas de corte, envolvendo sinais táteis, visuais e sonoros que parecem estar associados ao tempo que a fêmea necessita para ter acesso a informações a respeito da qualidade do território do macho. Por exemplo, as fêmeas de *Rana clamitans* e *Rana catesbeiana* aparentemente escolhem seus parceiros com base na qualidade do território e passam horas nas proximidades de vários machos antes de escolher um parceiro (WELLS, 1977). Em *Hypsiboas faber* a fêmea é atraída pela vocalização de anúncio do macho até a piscina construída por ele; antes de entrar em amplexo, ela vistoria a piscina e pode rejeitar o macho nesta fase (MARTINS; HADDAD; POMBAL JR., 1998).

Figura 10 - Diagrama sequencial do comportamento de corte de *Leptodactylus fuscus* observado em uma área do lavrado de Roraima.



O sucesso reprodutivo de um macho pode depender de vários fatores: tempo de chegada ao sítio reprodutivo, permanência no sítio, comportamento territorial, comportamento agressivo em relação a outros machos, eficiência das exibições visuais para atrair fêmeas e afugentar machos, escolha do sítio de vocalização e qualidade do canto do macho (DUELLMAN; TRUEB, 1994). É possível que as vocalizações e as exibições visuais elaboradas pelos machos de *L. fuscus*, sejam parâmetros importantes para que a fêmea avalie a qualidade do parceiro.

Em espécies territoriais, como é o caso de *L. fuscus*, os machos guardam recursos valiosos que podem interessar diretamente às fêmeas das espécies (ROSSA-FERES; MENIN; IZZO, 1999). Esses recursos, bem como sua qualidade e quantidade, podem estar associados

ao potencial genético dos machos. Nos anuros, o estabelecimento de um território de longa duração está associado com a reprodução prolongada. Nessas espécies, o sucesso reprodutivo depende não tanto da procura e da competição desordenada pelas fêmeas, como ocorre na reprodução explosiva, mas da capacidade do macho em atrair fêmeas ao seu território. Dessa forma, na reprodução prolongada, a escolha da fêmea é o fator principal na seleção sexual e essa escolha pode ser baseada em várias características que estão disponíveis por longos períodos (DUELLMAN; TRUEB, 1994).

As informações apresentadas neste estudo tornam difícil saber com segurança se as fêmeas de *L. fuscus* escolhem o macho em si ou se sua escolha se baseia nos recursos que ele possui, como sítios de oviposição e territórios de alta qualidade. O tempo em que um macho defende um território contribui para a probabilidade de conseguir múltiplos acasalamentos. Contudo, a manutenção de um território não necessariamente garante o sucesso reprodutivo (DUELLMAN; TRUEB, 1994). Em *Hypsiboas rosenbergi*, por exemplo, 43 dos 95 machos que vocalizaram de sítios defendidos não acasalaram, enquanto que 28 deles se acasalaram mais de uma vez (KLUGE, 1981). Neste estudo não foi possível observar se machos acasalaram mais de uma vez.

5.2.5 Comportamento do casal dentro da toca

Com relação à oviposição, apenas uma vez foi observado este comportamento. Após a entrada do casal na toca, o macho ficou durante duas horas obstruindo a passagem da toca. Em seguida o macho entrou na câmara subterrânea e foi possível observar o comportamento do casal durante a desova. Este comportamento é constituído por uma sequência de movimentos simultâneos, apresentados a seguir, em ordem, a partir do amplexo: 1 - Macho sobe no dorso da fêmea (amplexo); 2 - Macho, com o focinho, pressiona a cabeça da fêmea para baixo; 3 - Macho passa os membros posteriores, aparentemente pressionando a região dorsolateral da fêmea; 4 - Fêmea ergue a cabeça; 5 - Casal gira cerca de 90° dentro da câmara. Esta sequência de movimentos se repete até a formação total do ninho de espuma, durante aproximadamente 40 minutos.

O comportamento de oviposição observado neste estudo é semelhante ao apresentado por Oliveira Filho, Costa e Braga (2005) em Minas Gerais, onde, relatam que dentro da câmara, o macho segura a fêmea em amplexo axilar e numa sequência de oviposição/batimento de espuma, o macho faz movimentos alternados com as pernas, em uma

série de chutes. Este padrão de movimentos feito pelo macho durante a oviposição também é semelhante ao observado em outros leptodactylídeos. Por exemplo, em *L. pentadactylus*, o macho também faz movimentos que parecem pressionar e espremer a fêmea com os membros posteriores, em seguida a fêmea libera os ovos; com movimento simultâneo das pernas, o macho bate a gelatina que envolve os ovos fertilizados e produz a espuma da qual o ninho é construído. Em *L. pustulosus* o comportamento do macho durante a oviposição também é semelhante ao observado em *L. fuscus*; o macho faz movimentos simultâneos com as pernas para formar a espuma que protege os ovos, porém, numa situação aquática (HEYER, 1977).

Após a oviposição, o macho aparece no túnel da toca e com auxílio dos membros anteriores retira a espuma do focinho e dos olhos, depois sai da toca. Em seguida aparece a fêmea, assim como o macho, ela retira a espuma dos olhos e do focinho. Depois fica parada, como se estivesse observando ao redor da toca, após 30 minutos ela sai e fica ao lado da toca. Neste caso, não foi observado os indivíduos fechando a entrada da toca, porém, no dia seguinte pela manhã a toca estava com a entrada fechada. Apesar de não serem observadas neste estudo, as fêmeas de *L. fuscus* foram registradas fechando a entrada dos ninhos após a oviposição, no Estado de São Paulo (GONSALES, 2004 apud ARZABE; PRADO, 2006; LUCAS et al., 2008). Comportamento semelhante foi descrito para *L. bufonius* (CRUMP, 1995). Reading e Jofré (2003) relataram que as entradas de algumas tocas de *L. bufonius* na Argentina foram fechadas, enquanto outras não. Este comportamento provavelmente serve para proteger o ninho de espuma de temperaturas extremas ou predação, sendo opcional nas fêmeas de *L. fuscus*, como resultado da variabilidade intrapopulacional ou condições climáticas (LUCAS et al., 2008). Este comportamento também pode ser considerado como um tipo de cuidado parental (CRUMP, 1974; 1995).

5.3 Desovas e girinos

Durante o período de estudo foram observadas 17 tocas com desovas e girinos em estágios iniciais de desenvolvimento. Foram coletadas três desovas para observação do desenvolvimento dos girinos no laboratório. A primeira desova, com 57 girinos, medindo entre 11 - 12 mm de comprimento total. A parte superior da toca tinha se desmanchado e os girinos ficavam nadando na espuma, no fundo da câmara. A segunda desova, continha 14 girinos, medindo entre 9 - 10 mm de comprimento total, que nadavam na espuma, no fundo da toca, que também tinha a parte superior desmanchada (Figura 11).

Figura 11 – Girinos de *Leptodactylus fuscus* no ninho de espuma, dentro da toca.



A terceira desova foi coletada no dia seguinte à observação do casal em amplexo. Esta desova era constituída pelo ninho de espuma branca, que envolvia os ovos, e preenchia todo o espaço da câmara subterrânea; e ovos amarelos-claros, medindo entre 2,5 - 2,6 mm de diâmetro. Três dias após a desova, os girinos eclodiram; a espuma dissolveu e os girinos faziam movimentos caudais. A maioria dos girinos ficava parada e com a parte ventral voltada para cima. Foi fixado um girino recém-eclodido, com 7,7 mm de comprimento total; o dorso pouco pigmentado; ventre transparente; boca pouco desenvolvida; brânquias presentes. Seis dias após a desova, os girinos ficavam agrupados no fundo da espuma fazendo movimentos caudais; a espuma apresentava o volume aumentado. Foi fixado um girino, com 9,2 mm de comprimento total; dorso todo pigmentado; ventre transparente; estrutura da boca bem evidente; presença de espiráculo. Onze dias após a desova, foi fixado um girino com 11 mm de comprimento total, com brotos dos membros posteriores presentes. Após 24 dias na espuma, girinos não apresentaram outras mudanças morfológicas e morreram, no total foram observados 163 girinos nesta desova.

Durante o desenvolvimento dos girinos, duas fases podem ser distinguidas: as fases iniciais do desenvolvimento e as fases finais. As fases iniciais são caracterizadas pela fecundação até o desenvolvimento dos órgãos do embrião. As fases finais, caracterizadas pelo início até o final da metamorfose. O início da metamorfose é observado pelo aparecimento dos brotos dos pés até a sua diferenciação total. E o final da metamorfose é caracterizado pelo

rompimento do opérculo e emergência dos membros anteriores, perda total do bico e dos denticulos córneos, além do desenvolvimento da boca e reabsorção da cauda. Estas fases são caracterizadas através de estágios, onde 46 caracteres morfológicos podem ser reconhecidos (GOSNER, 1960)

Estágio 1. Fertilização. O ovo é constituído por dois pólos, um animal e outro vegetativo. O pólo animal é uma célula que contém DNA e RNA e que ao se dividir forma o embrião. Morfologicamente este pólo ocupa metade do ovo, e apresenta coloração cinzento escuro. O pólo vegetativo contém o vitelo, constituído por carboidratos, lipídeos e fosfoproteínas. Morfologicamente o pólo vegetativo ocupa a outra metade do ovo, e é amarelo-claro. Em *L. fuscus* o ovo mede 2,5 – 2,6 mm de diâmetro nesta fase (figura 12 A).

Estágios 2-14. Estes estágios são de divisões celulares, quando ocorrem as primeiras divisões dos pólos animal e vegetativo. Após as últimas divisões forma-se o anexo embrionário blástula e começam as primeiras invaginações. E a gástrula forma os órgãos do girino. Macroscopicamente o ovo aparece como divisões dos pólos animal e vegetativo. Esta fase ocorre dois dias após a fertilização em *L. fuscus*.

Estágios 15-25. Formação de órgãos do girino, através de transformações que darão origem ao tubo neural, cabeça, brânquias e cauda. Surgem os batimentos cardíacos e as respostas musculares, que podem ser observadas ao microscópio estereoscópio. As nadadeiras são transparentes, a musculatura é moderadamente desenvolvida, com pacotes em forma de v deitado, com o vértice voltado para frente. Nos últimos estágios desta fase ocorre o desenvolvimento do opérculo, placa que recobre as brânquias externas, as quais desaparecem em seguida. Estes estágios ocorrem entre 3-4 dias após a fecundação em *L. fuscus* (Figura 12 B, C, D, E).

Estágios 26-40. Desenvolvimento dos membros posteriores, que podem ser descritos pela relação entre o comprimento e o diâmetro do broto. Os membros se desenvolvem e formam os dedos dos pés; as pernas se desenvolvem e surgem os tubérculos metatarsais e subarticulares nos pés, no final dos estágios desta fase. Em *L. fuscus* esta fase ocorre entre, aproximadamente 30-33 dias após a fecundação (Figura 12 F, G, H, I, J).

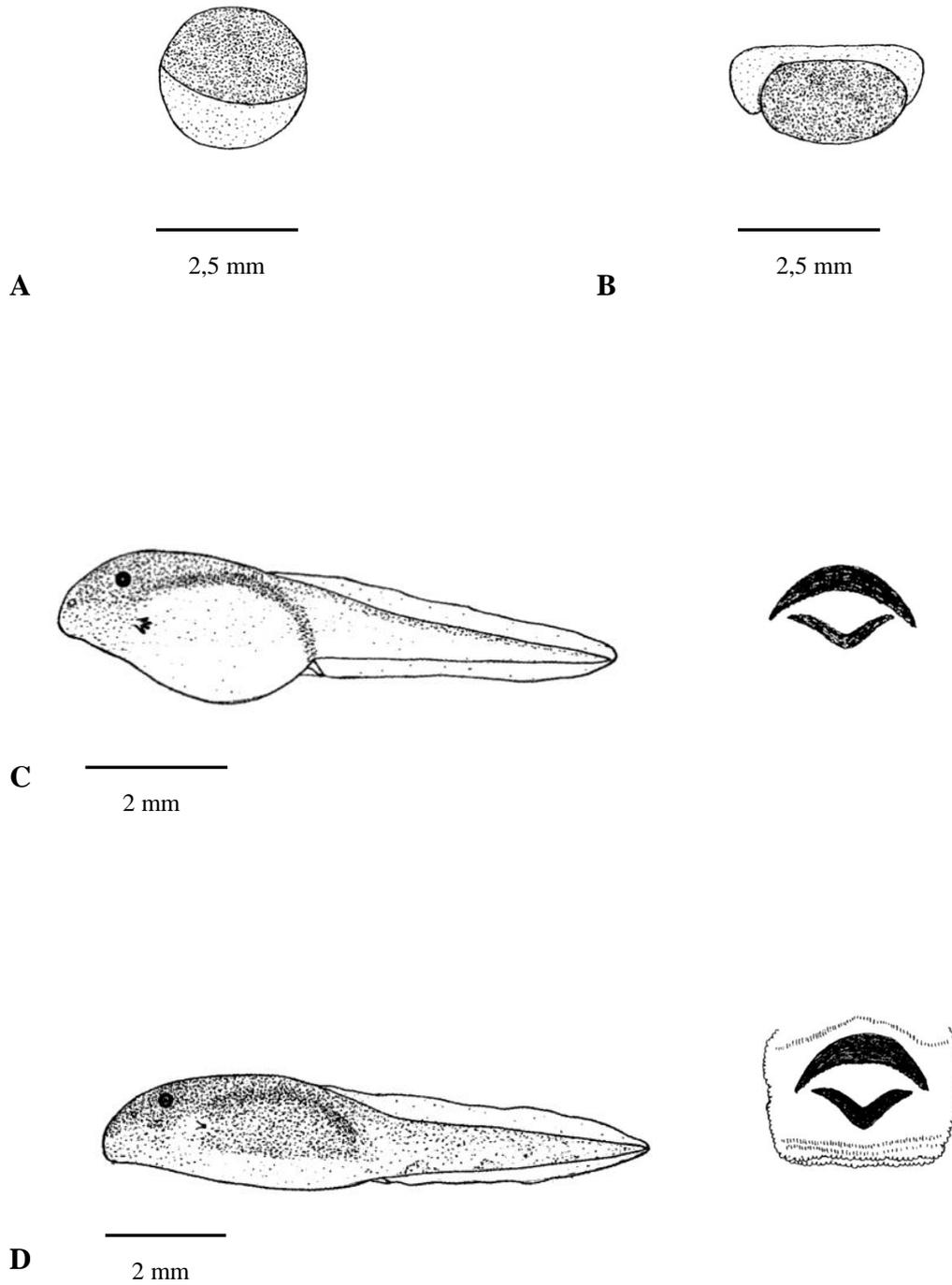
Estágios 41-42. Desenvolvimento dos membros anteriores dentro da cavidade opercular. Em seguida o opérculo rompe e surgem os membros anteriores, completamente formados. O tubo cloacal desaparece e começa o desenvolvimento da boca, através da perda dos denticulos e do bico. Esta fase ocorre após 44 dias de desenvolvimento do girino de *L. fuscus* no laboratório (Figura 12 K).

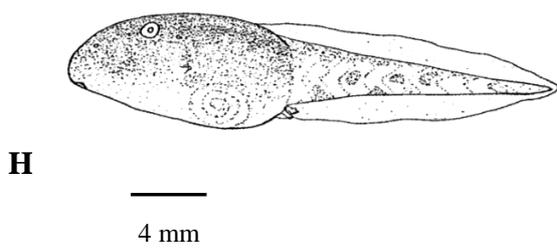
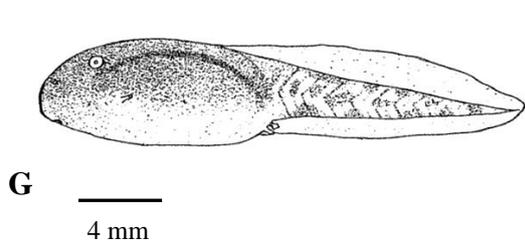
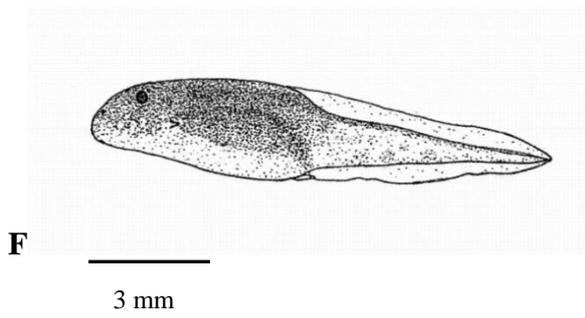
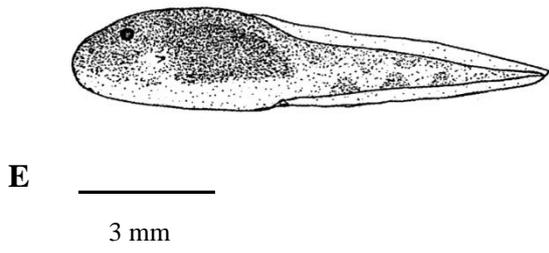
Estágios 43-46. Desenvolvimento completo da boca. Nos últimos estágios desta fase a cauda é reabsorvida e o comprimento total do girino, 28 mm no início desta fase, diminui aproximadamente 50 % chegando a 12 mm no final desta fase. A metamorfose é completa após 46 dias de desenvolvimento do girino de *L. fuscus* em laboratório (Figura 12 L). Porém, no ambiente natural o desenvolvimento dos girinos é mais rápido. Foram observados neste trabalho, girinos recém-metamorfoseados de *L. fuscus* em 28 dias após o início das primeiras vocalizações.

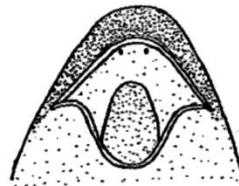
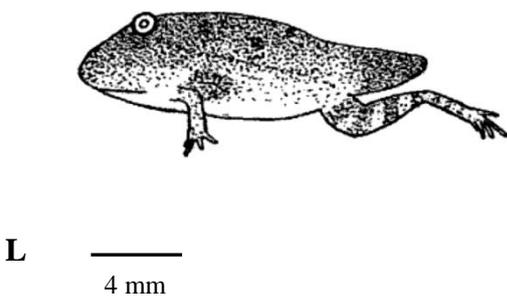
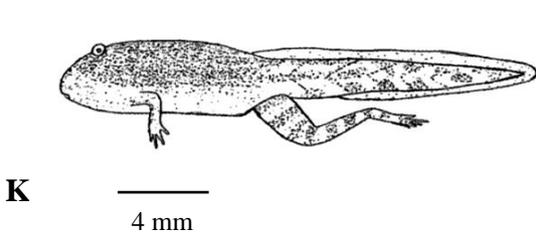
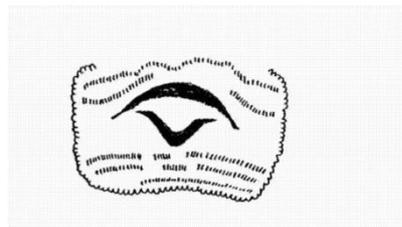
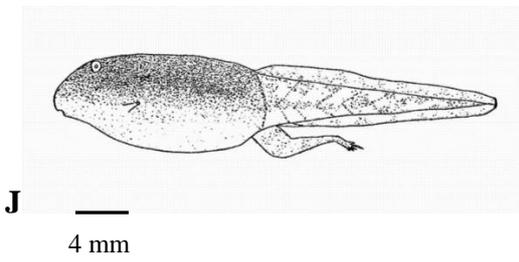
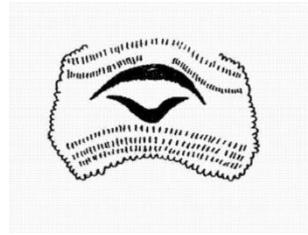
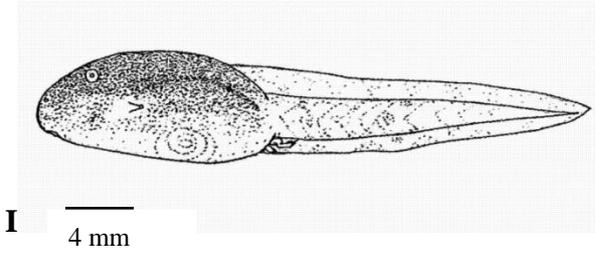
As características das desovas observadas neste estudo são semelhantes às apresentadas por Martins (1988) para o lavrado de Roraima, com relação à morfologia e o período de desenvolvimento dos girinos no campo. O desenvolvimento rápido observado em *L. fuscus* (aproximadamente 28 dias) pode estar relacionado à adaptação ao tipo de ambiente utilizado para reprodução, no caso de *L. fuscus*, as poças temporárias de áreas abertas (HEYER, 1969). Desenvolvimento larval curto também é observado em outras espécies do gênero *Leptodactylus*, como por exemplo, *L. hylaedactylus* que desova em ambiente terrestre e úmido e o desenvolvimento larval ocorre em 13 dias (KOKUBUM; SOUSA, 2008). O hylideo *Osteocephalus taurinus* se reproduz em pequenas depressões úmidas e também apresenta desenvolvimento larval rápido, de 25 a 30 dias. Prado et al. (2005) relatam que girinos típicos de ambientes temporários maximizam seu crescimento dentro de um curto período de tempo para atingir a metamorfose antes das poças secarem. No caso de *Phyllomedusa vailanti* e *Hypsiboas geographicus* que se reproduzem em grandes corpos d'água o desenvolvimento larval é longo variando de 3 a 5 meses, respectivamente (RODRIGUES et al., 2010).

Com relação ao ninho de espuma, muitas funções têm sido atribuídas a ele, como defesa contra predadores, controle da temperatura, proteção contra dessecação, inibição do crescimento do girino e fonte de alimento (HEYER, 1969; PRADO et al., 2005). Downie (1984) através de experimentos com girinos de *L. fuscus* observou que eles possuem a capacidade de produzir espuma e que a capacidade de fazer alterações na espuma muda com o estágio de desenvolvimento larval. Este fato pode estar relacionado à adaptação desta espécie para reprodução em poças temporárias, pois, se as poças secarem depois dos girinos serem liberados nelas, os mesmos seriam capazes de sobreviver por vários dias sobre a superfície da lama. Uma capacidade semelhante tem sido relatada para *Scaphiopus*, *L. pentadactylus* (DOWNIE, 1984) e *Leptodactylus hylaedactylus* (KOKUBUM; SOUSA, 2008).

Figura 12 – Estágios de desenvolvimento dos girinos de *Leptodactylus fuscus* e estrutura da boca; **A**: estágio 1; **B**: estágio 18; **C**: estágio 22; **D**: estágio 24; **E**: estágio 25; **F**: estágio 26; **G**: estágio 33; **H**: estágio 36; **I**: estágio 37; **J**: estágio 40; **K**: estágio 42; **L**: estágio 45.







5.4 Predação dos ovos e girinos

Durante o estudo foram observadas diversas vezes tocas abertas, com restos de desovas no fundo da câmara, ou com poucos girinos em estágios iniciais de desenvolvimento. Algumas destas tocas continham larvas de insetos (Figura 13), formigas, besouros e grilos.

Figura 13 – Desova de *Leptodactylus fuscus*, com larvas de insetos.



Em uma ocasião foi encontrada uma serpente *Liophis poecilogyrus* predando uma desova de *L. fuscus*, quando me aproximei ela se afastou e estava com restos de espuma na região da cabeça. Esta serpente foi coletada e levada para o laboratório, onde, foi realizada análise do conteúdo estomacal e foram encontrados ovos e girinos. No mesmo dia foram observadas outras duas serpentes *Liophis poecilogyrus* nos locais onde estavam as desovas. Esta serpente já foi observada predando anfíbios adultos, em estudo realizado na Mata Atlântica (POMBAL JR., 2007).

Em outra ocasião foi observado um indivíduo de *Vanellus chilensis* (ave conhecida popularmente como Quero-quero) se alimentando numa pequena poça que estava secando e se notou que havia vários girinos agrupados no fundo desta poça; no dia seguinte não foi encontrado nenhum girino.

Em três desovas coletadas, foi notável a diferença entre a quantidade de girinos observados em cada desova e a situação de cada uma destas. Estas desovas continham 163, 17

e 14 girinos, sendo que a primeira desova estava intacta e foi coletada no dia seguinte à postura, e as outras duas estavam com parte superior da toca desmanchada e uma destas estava sendo predada pela serpente que foi coletada, sugerindo que houve predação na maioria das desovas que foram encontradas expostas e com poucos girinos.

Os anfíbios anuros são predados por vários grupos de vertebrados (como serpentes e macacos) e invertebrados (como besouros, formigas, vespas e larvas de moscas) (MENIN; RODRIGUES; AZEVEDO, 2005; LIMA et al., 2006; MENIN et al., 2007a), sendo as serpentes os principais predadores dos adultos e pós-metamórficos (BERNARDE; ABE, 2010).

A presença de várias tocas abertas contendo restos de desovas também foi observada por Martins (1988) no lavrado de Roraima. Martins (1988) observou larvas de coleópteros e também aves (*Gallinago gallinago*) predando desovas e girinos de *L. fuscus*. As evidências de desovas sendo predadas em diversas ocasiões sugerem que em certas populações de *L. fuscus*, o hábito de depositar os ovos em ambientes terrestres protege a desova de predadores aquáticos como sugerido por Heyer (1969), mas expõe as desovas a predadores terrestres. Porém, este fato pode comprometer sensivelmente a sobrevivência dos girinos nestas populações e prejudicar significativamente o sucesso reprodutivo desses animais (MENIN et al., 2007a).

5.5 Comportamento de caça e dieta de *Leptodactylus fuscus*

Com relação ao comportamento de caça, em duas ocasiões observei indivíduos de *L. fuscus* forrageando. Em uma ocasião observei uma fêmea predando uma minhoca e em seguida um grilo. Esta fêmea estava parada no chão limpo e úmido dentro de um buraco raso, onde tinham dois grilos. A fêmea ficava parada, aparentemente observando o grilo, quando o grilo se movimentava ela pulava sobre ele; a fêmea se arrastava no chão e quando chegava bem perto da presa, pulava novamente para tentar capturá-la. Tentou três vezes preda o grilo e na quarta tentativa, após 30 minutos, ela conseguiu abocanhá-lo. A fêmea ficou aproximadamente uns 30 segundos com a presa na boca e depois a engoliu. Durante as tentativas de capturar o grilo, a fêmea conseguiu preda uma minhoca com facilidade; a minhoca se movimentava no solo e a fêmea conseguiu capturá-la e a engoliu lentamente.

Em outra ocasião observei um macho tentando capturar a presa (não identificada); o macho ficava parado e quando a presa se movimentava ele tentava capturá-la, após três tentativas ele não obteve sucesso em capturar a presa, que fugiu em seguida.

Com relação à dieta, foram analisados 13 estômagos de *L. fuscus* (9 machos e 4 fêmeas), nesta análise foram incluídas as categorias de presas observadas sendo predadas por *L. fuscus* no campo. *L. fuscus* consumiu 19 itens, distribuídos em 8 categorias de presas. A categoria alimentar mais frequente na dieta de *L. fuscus* foi Orthoptera (33.3% para machos e 37.5% para fêmeas), provavelmente devido à abundância destes insetos durante o período de estudo. Na análise do conteúdo estomacal também foram encontrado restos vegetais, os quais são provavelmente de ingestão acidental no momento da captura das presas, portanto não foi considerado como item alimentar (Tabela 2).

Tabela 2 - Categorias de presas consumidas por *Leptodactylus fuscus*, no lavrado de Roraima.

Categorias		Machos (N=9)		Fêmeas (N=6)	
		FA	F%	FA	F%
Insecta	Blattodea	1	8.3	0	0
	Orthoptera	4	33.3	3	37.5
	Hymenoptera	2	16.7	0	0
	Coleoptera	1	8.3	2	25.0
	Diptera	1	8.3	0	0
	Larva de inseto	1	8.3	1	12.5
Arachnida	Araneae	2	16.7	1	12.5
Annelida	Oligochaeta	0	0	1	12.5
Total		12	100	8	100

FA - Frequência Absoluta; F% - Frequência relativa.

De acordo com as observações deste estudo, o comportamento de caça de *L. fuscus* pode ser considerado como caça de espera. Anfíbios anuros geralmente caçam de espera, onde o indivíduo fica parado esperando a presa passar para poder predá-la; a dieta e o comportamento alimentar dos anfíbios anuros estão associados aos tipos de micro-habitats que eles ocupam (POMBAL JR.; HADDAD, 2005).

Algumas espécies de anfíbios anuros apresentam dietas altamente especializadas, como é o caso de alguns dendrobatídeos que se alimentam de formigas e ácaros

(CALDWELL, 1996). Também existem anuros com uma dieta generalista, como é o caso de *L. podicipinus* que apresenta dieta composta por Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Araneae e Orthoptera (RODRIGUES; UETANABARO; PRADO, 2004). Outra espécie considerada generalista é *L. mystacinus* que apresenta dieta composta por Araneae, Coleoptera, Isoptera, Orthoptera e larvas de insetos (DE-CARVALHO et al., 2008).

A seleção de presas pode ser influenciada tanto pelo tipo de habitat, quanto pela disponibilidade das mesmas ao longo do ano, podendo variar sazonalmente em termos de quantidade e qualidade (RODRIGUES; UETANABARO; PRADO, 2004; DE-CARVALHO et al., 2008). E os artrópodes (insetos e aranhas) correspondem ao principal item alimentar dos anuros, mas eles também podem preda outros grupos, inclusive vertebrados (DUELLMAN; TRUEB, 1994; LIMA et al., 2006).

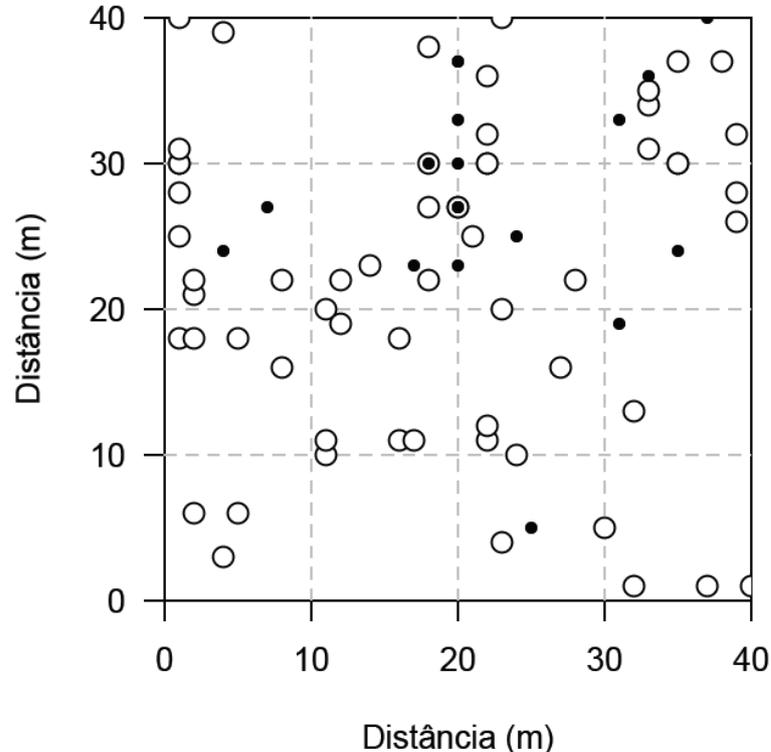
5.6 Distribuição espacial de machos e tocas de *L. fuscus*

Foi encontrado um total de 18 machos adultos de *L. fuscus* durante o período de atividade reprodutiva na área de estudo (Parque Anauá). O padrão de distribuição espacial destes indivíduos foi considerado agregado pelo índice de Clark e Evans ($R = 0.6893$, $p = 0.015$). As tocas construídas por machos de *L. fuscus*, para realizarem as desovas, também apresentaram distribuição espacial agregada pelo índice de Clark e Evans ($R = 0.8487$, $p = 0.027$) (Figura 14).

Três padrões de distribuição espacial entre os indivíduos são reconhecidos: randômico, agregado ou uniforme, os quais refletem a heterogeneidade de habitats e as interações sociais. As distribuições agrupadas podem resultar da predisposição social em formar grupos, das distribuições agrupadas de recursos e das tendências da prole em permanecer unida a seus pais (ROSSET; ALCALDE, 2004; RICKLEFS, 2003).

No caso dos anfíbios, os fatores que determinam a distribuição espacial de determinada espécie num hábitat podem ser de origem extrínseca ou intrínseca. As causas relacionadas aos fatores extrínsecos estão associadas a fatores ecológicos como predação e heterogeneidade ambiental. Estes fatores podem determinar distribuição agrupada. Os fatores intrínsecos estão mais relacionados às propriedades biológicas dos anfíbios como o tipo de reprodução. Estes parâmetros intrínsecos também podem influenciar a distribuição espacial dos anfíbios, determinando agrupamentos de indivíduos na população (ROSSET; ALCALDE, 2004; LUCAS et al., 2008).

Figura 14 – Distribuição espacial de indivíduos machos de *Leptodactylus fuscus* (pontos pretos) e tocas construídas por eles (círculos) durante período reprodutivo.



De acordo com Rojas-Ahumada et al. (2012) em uma escala meso espacial, o tipo de relevo, clima e vegetação são os principais fatores que afetam a distribuição das espécies em uma comunidade de anuros de floresta tropical. Em escalas micro e meso espaciais os fatores bióticos como, por exemplo, competição e predação e fatores abióticos, como mudanças no ambiente, podem influenciar a distribuição de espécies de anfíbios (MENIN et al., 2007b).

Lucas et al. (2008) observaram distribuição agregada durante o período reprodutivo em uma população de *L. fuscus* do Cerrado, porém observaram que a distribuição era uniforme no período não reprodutivo da população estudada. No caso de *L. fuscus* deste estudo, a distribuição agregada pode estar relacionada às poças temporárias, que constituem recursos importantes durante o período reprodutivo desta espécie. Pois, os machos de *L. fuscus* se aproximam das poças temporárias durante o período reprodutivo para vocalizar e construir tocas, que por sua vez também apresentaram distribuição agregada.

6 CONCLUSÕES

Houve diferença significativa no comprimento rostro-cloacal entre machos e fêmeas de *L. fuscus*, sendo as fêmeas maiores.

Houve diferença significativa no diâmetro tímpano entre machos e fêmeas, os tímpanos das fêmeas são maiores.

O padrão reprodutivo de *L. fuscus* é do tipo prolongado, ao longo do período chuvoso.

As desovas de *L. fuscus* são feitas em ninhos de espuma, dentro de câmaras subterrâneas, próximas às poças temporárias, padrão típico das espécies do grupo *L. fuscus*.

Os girinos de *L. fuscus* levam cerca de 28 dias para se desenvolverem até completarem a metamorfose em seu ambiente natural e cerca de 44 dias no laboratório.

O comportamento alimentar de *L. fuscus* foi do tipo caça de espera. E a dieta foi composta por Orthoptera, Blattodea, Araneae, Hymenoptera, Coleoptera e Diptera.

O padrão de distribuição espacial de machos adultos e tocas de *L. fuscus* foi agregado durante o período reprodutivo.

REFERÊNCIAS

- ARZABE, C.; PRADO, C. P. A. Distinct Architectures of Subterranean Nests in the Genus *Leptodactylus* of the *fuscus* Group (Anura, Leptodactylidae). **Herpetological Review**, v. 37, n. 1, p. 23-26, 2006.
- BARBOSA, R. I. Distribuição das chuvas em Roraima. In: BARBOSA, R.I.; FERREIRA, E.J.G.; CASTELLÓN, E.G. (Org.). **Homem, Ambiente e Ecologia no Estado de Roraima**. Manaus-AM: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), 1997. p. 325-335.
- BARBOSA, R. I.; MIRANDA, I. S. Fitofisionomias e diversidade vegetal das savanas de Roraima. In: BARBOSA, R. I.; XAUD, H. A. M.; SOUZA, J. M. C. (Org.). **Savanas de Roraima - Etnoecologia, Biodiversidade e Potencialidades Agrossilvipastoris**. Boa Vista-RR: FEMACT, 2005. p. 61-78.
- BARBOSA, R. I.; SOUZA, J. M. C.; XAUD, H. A. M. Savanas de Roraima: Referencial Geográfico e Histórico. In: BARBOSA, R. I.; XAUD, H. A. M.; SOUZA, J. M. C. (Org.). **Savanas de Roraima - Etnoecologia, Biodiversidade e Potencialidades Agrossilvipastoris**. Boa Vista-RR: FEMACT, 2005. p. 11-19.
- BARBOSA, R. I.; CAMPOS, C. Detection and geographical distribution of clearing areas in the savannas ('*lavrado*') of Roraima using Google Earth web tool. **Journal of Geography and Regional Planning**, v. 4, n. 3, p. 122-136, mar., 2011.
- BERNARDE, P. S. **Anfíbios e Répteis – Introdução ao Estudo da Herpetofauna Brasileira**. Curitiba: Anolisbooks 1. ed. 2012. 320 p.
- BERNARDE, P. S.; ABE A. S. Hábitos alimentares de serpentes em Espigão do Oeste, Rondônia, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 1, p. 167-173, 2010.
- CAMARGO, A.; DE SÁ, R. O.; HEYER, W. R. Phylogenetic analyses of mtDNA sequences reveal three cryptic lineages in the widespread neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura, Leptodactylidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 87, p. 325–341, 2006.
- CARDOSO, A. J.; SAZIMA, I. Batracofagia na fase adulta e larvária da rã pimenta, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) – Anura, Leptodactylidae. **Ciência e Cultura**, v.29, n.10, p.1130-1132, 1977.
- CARDOSO, J. A.; HADDAD, C. F. B. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). **Ciência e Cultura**, v.36, n.8, p.1393-13-99, 1984.
- CARVALHO, C. M. Uma nova espécie de *Gymnophthalmus* de Roraima, Brasil (Sauria: Teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 37, n. 12, p. 161-174, 1997.
- CARVALHO, C. M. Uma nova espécie de *Micrurus* do Estado de Roraima, Brasil (Serpentes: Elapidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 32, n.8, p. 183-192, 2002.

- CALDWELL, J. P. The evolution of myrmecophagy and correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). **Journal of Zoology**, v. 240, p. 75-101, 1996.
- CRUMP, M. L. Reproductive strategies in a tropical anuran community. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas**, v. 61, p. 1-68, 1974.
- CRUMP, M. L.; KAPLAN, R.H. Clutch energy portioning of tropical tree frogs (Hylidae). **Copeia**, v. 4, p. 626-635, 1979.
- CRUMP, M. L. *Leptodactylus bufonius* (NCN): Reproduction. **Herpetol Rev.**, v. 26, p. 97-98, 1995.
- DE-CARVALHO et al. História natural de *Leptodactylus mystacinus* e *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) no Cerrado do Brasil Central. **Biota Neotrop.**, v. 8, n. 3, jul./set., 2008.
- DOWNIE, J. R. How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. **Copeia**, v.1984, n. 3, p. 778-780, aug., 1984.
- DUELLMAN, W. E. Alternative life-history styles in anuran amphibians: Evolutionary and ecological implications. In: BRUTON, M. N. (Org.) **Alternative Life-History Styles of Animals**. Dordrecht (The Netherlands), Kluwer Academic, 1989. p.102-126.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. London: The Johns Hopkins University Press, 1994. 670 p.
- FREITAS, E. F. L.; CRUZ, E. F. S.; JIM, J. Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae). **Comum. Mus. Ciênc. Tecnol. PUCRS, Sér. Zool.**, Porto Alegre, v. 14, n. 2, p. 121-132, dez., 2001.
- FUTUYMA, D. J. **Biologia Evolutiva**. 2 ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1992. 631 p.
- GIARETTA, A. A.; KOKUBUM, M. N. C. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lays eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). **Herpetozoa**, v. 16, p.115-126, 2003.
- GOIN, C. J.; GOIN, O. B.; ZUG, G. R. **Introduction to Herpetology**. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1978. 378 p.
- GOSNER, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v.16, p.183-190, 1960.
- HADDAD, C.F.B.; PRADO, C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. **BioScience**, v.55. n. 3, p. 207-217, 2005
- HEYER, W. R. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). **Evolution**, v.23, n. 3, p.421-428, dec., 1969.

HEYER, W. R. Studies on the frogs of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Anura). **Contributions in Science**, n.191, p.25-48, may, 1970.

HEYER, W. R. Studies in larval amphibian habitat partitioning. **Smithsonian Contributions to Zoology**, n.242, p. 1-27, 1976.

HEYER, W. R. Foam nest construction in the Leptodactylid frogs *Leptodactylus pentadactylus* and *Physalaemus pustulosus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 11, n. 2, p. 225-228, 1977.

HEYER, W. R. Systematics of the *Fuscus* Group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). **Science Bulletin**, n.29, 85 p., dec., 1978.

HEYER, W. R. *Hyla benitzii* (Amphibia:Anura:Hylidae): First record for Brazil and its biogeographical significance. **Journal Herpetology**, v. 28, n. 4, p. 497-499, 1994.

HEYER, W. R.; CARVALHO, C. M. Calls and calling behavior of the frog *Leptodactylus natalensis* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). **Proceedings of the Biological Society of Washington**, v.113, n.1, p.284-290, apr., 2000.

HOOGMOED, M. S.; GORZULA, S. J. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). **Zool. Meded.**, v. 54, p. 183-216, 1979.

KAPLAN, R.H. The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). **Evolution**, v.34, n.1, p.51-64, 1980.

KENNY, J. S. The Amphibia of Trinidad. **Stud. Fauna Curacao and other Caribbean Islands**, v. 29, p. 1-78, 1969.

KLUGE, A.G. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan**, v. 160, p. 1-170, 1981.

KOKUBUM, M. N. C.; SOUSA, M. B. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in northern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 3, n. 1, p. 15-21, 2008.

LESCURE, J. Contribution a L'étude des amphibiens de Guyane Française II. *Leptodactylus fuscus* (Schneider). Observations écologiques et ethologiques. **Ann. Mus. Hist. Nat. Nice**, v. 1, p. 91-100, 1972.

LIMA, A. P. et al. **Guia de Sapos da Reserva Adolpho Ducke**, Amazônia Central. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, INPA, Manaus, 2006. 168p.

LUCAS, E. M. et al. The reproductive ecology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae): new data from natural temporary ponds in the Brazilian Cerrado and a review throughout its distribution. **Journal of Natural History**, v. 42, n. 35, p. 2305-2320, sep., 2008.

- MARTINS, M. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v.48, n.4, p.969-977, nov., 1988.
- MARTINS, M.; HADDAD, C. F. B.; POMBAL- JR., J. P. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphib. Reptil.**, v. 1, p. 65-73, 1998.
- MARAGNO, F. P.; CECHIN, S. Z. Reproductive biology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) in the subtropical climate, Rio Grande do Sul, Brazil. **Iheringia, Sér. Zool.**, Porto Alegre, v. 99, n. 3, p. 237-241, sep., 2009.
- MAYR, E. **Populações, espécies e evolução**. São Paulo: Ed. da Universidade de São Paulo, 1977. 485 p.
- MENIN, M.; RODRIGUES, D. J.; AZEVEDO, C. S. Predation on amphibians by spiders (Arachida: Araneae) in the Neotropical region. **Phyllomedusa**, v. 4, n. 1, p. 39-47, 2005.
- MENIN, M. et al. Fugir não resolve o problema. **Ciência Hoje**, v. 40, p. 71-73, 2007a.
- MENIN M. et al. Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. **J.Trop. Ecol.**, v.23, p.539-47, 2007b.
- NASCIMENTO, S. P. Ocorrência de lagartos no “lavrado” de Roraima, Brasil (Sauria: Gekkonidae, Teiidae, Polycridae, Tropiduridae, Scincidae e Amphisbaenidae). **Boletim do Museu Integrado de Roraima**, v. 4, p. 39-49, 1998.
- OLIVEIRA FILHO, J. C.; COSTA, H. C. M.; BRAGA, U. M. L. Egg-laying and foam-beating in *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, 2005.
- OLIVEIRA FILHO, J. C.; GIARETTA, A. A. Reproductive behavior of *Leptodactylus mystacinus* (Anura, Leptodactylidae) with notes on courtship call of other *Leptodactylus* species. **Iheringia, Sér. Zool.**, Porto Alegre, v. 98, n. 4, p. 508-515, dec., 2008.
- PIANKA, E. R. **Evolutionary Ecology**. 5. ed. New York: Happer Collins, 1994. 486 p.
- POMBAL JR., J. P. Notas sobre predação em uma taxocenose de anfíbios anuros no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 3, p. 841-83, set., 2007.
- POMBAL JR., J. P.; HADDAD, C. F. B. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 45, n. 15, p. 201-213, 2005.
- POUGH, F. H. et al. **Herpetology**. New Jersey: Prentice-Hall, 1998. 479 p.
- POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 2008. 684 p.

PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M.; LOPES, F. S. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 34, n. 1, p. 135-139, 2000.

PRADO, C. P. A. et al. Trophic eggs in the foam nests of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura, Leptodactylidae): an experimental approach. **Herpetological Journal**, v. 15, p. 279-284, 2005.

R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

READING, C. J.; JOFRÉ, G. M. Reproduction in the nest building viscacheras frog *Leptodactylus bufonius* in central Argentina. **Amphibia-Reptilia**, v. 24, p. 415-427, 2003.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 5 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503 p.

RIDLEY, M. **Evolução**, 3 ed. Porto Alegre: Editora Artmed, 2006. 752 p.

RODRIGUES, D. J. et al. Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazonian. **Herpetologica**, v. 66, n. 2, p. 124-130, 2010.

RODRIGUES, D. J.; UETANABARO, M.; PRADO, C. P. A. Seasonal and ontogenetic variation in diet composition of *Leptodactylus podicipinus* (Anura, Leptodactylidae) in the southern Pantanal, Brazil. **Rev. Esp. Herp.**, v. 18, p. 19-28, 2004.

ROJAS-AHUMADA, D. P.; LANDEIRO, V. L.; MENIN, M. Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. **Austral Ecology**, v. 37, p. 865-873, 2012.

ROSSA-FERES, D. C.; MENIN, M.; IZZO, T. J. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). **Iheringia Sér. Zool.**, Porto Alegre, v. 87, p. 93-100, nov., 1999.

ROSSET, S. D.; ALCALDE, L. Distribution of the burrows of *Bufo fernandezae* (Anura: Bufonidae) outside of the breeding season. **Phyllomedusa**, v. 3, n. 2, p. 95-99, dec., 2004.

SHINE, R. Sexual Selection and Dimorphism in the Amphibian. **Copeia**, v. 1, n. 2, p. 297-306, 1979.

SOLANO, H. Algunos aspectos de la biología reproductiva del sapito silbador *Leptodactylus fuscus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 8, p. 111-128, 1987.

STEBBINS, G. L. **Processos de evolução orgânica**. Rio de Janeiro: Ed. da Universidade de São Paulo, 1974. 259 p.

THOMÉ, M. T. C.; BRASILEIRO, C. A. Sexual Dimorphism, habitat use and seasonal abundance of *Elachistocleis* cf. *ovalis* (Anura: Microhylidae) in a Cerrado remnant of São Paulo state, southeastern Brazil. **Biota Neotrop.** v. 7, n. 1, Jan/Apr., 2007.

VANZOLINI, P. E.; CARVALHO, C. M. Two sibling and sympatric species of *Gymnophthalmus* in Roraima, Brasil (Sauria:Teiidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 37, n. 12, p. 173-226, 1991.

VITT, L.J.; CARVALHO, C.M. Life in the trees: the ecology and life history of *Kentropys striatus* in the lavrado area of Roraima in Brasil, with comments on the life history of tropical lizards. **Canadian Journal of Zoology**, v. 79, n. 70, p. 1995-2006, 1992.

WELLS, K. D. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, v. 25, p. 666-693, 1977.

WELLS, K. D. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. **Anim. Behav.**, v. 26, p. 1051-1063, 1978.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. New Jersey: 5 edition. Prentice-Hall International Editions, 2010. 944 p.