



Universidade de Brasília (UnB)
Instituto de Ciências Biológicas (IB)
Curso de Pós-graduação em Ecologia

Ecologia reprodutiva e diversidade acústica
de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*
(Anura: Leptodactylidae)

Marcelo N. de C. Kokubum

TESE DE DOUTORADO

Brasília

2008

Universidade de Brasília (UnB)
Instituto de Ciências Biológicas (IB)
Curso de Pós-graduação em Ecologia

Ecologia reprodutiva e diversidade acústica
de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*
(Anura: Leptodactylidae)

Marcelo N. de C. Kokubum

Tese apresentada para o Programa de
Pós-graduação em Ecologia da Universidade
de Brasília como parte dos requisitos para a
obtenção do grau de Doutor em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Alexandre F. B. Araújo

Brasília - 2008

Kokubum, Marcelo Nogueira de Carvalho
Ecologia reprodutiva e diversidade acústica em espécies de *Leptodactylus*
do grupo *marmoratus* (Anura: Leptodactylidae)
Tese (doutorado) – Universidade de Brasília.
Instituto de Ciências Biológicas. Departamento de Ecologia.
Pós-graduação em Ecologia, Brasília, 2008.
Orientador: Dr. Alexandre F. B. Araújo

1. Ecologia 2. reprodução 3. vocalização 4. *Leptodactylus*

Universidade de Brasília (UnB)
Instituto de Ciências Biológicas (IB)
Curso de Pós-graduação em Ecologia

Ecologia reprodutiva e diversidade acústica de espécies

de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*

(Anura: Leptodactylidae)

Prof. Dr. Alexandre F. B. Araújo – Orientador/Presidente da Banca

Prof. Dr. Antonio Sebben –Membro Interno –UnB

Profa. Dra. Helena Castanheira de Moraes –Membro Interno –UnB

Prof. Dr. Renato N. Feio – Membro Externo – UFV/MG

Prof. Dr. Hélio da Silva – Membro Externo – UFRRJ

Brasília
Maio - 2008

À aquela que sempre está ao meu lado,
Roberta, Te amo!

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Alexandre F. B. Araújo que aceitou me orientar em um momento difícil da minha tese e, colaborou pessoalmente e financeiramente e, acima de tudo, me encheu a vida com muitos conselhos.

A minha “co-orientadora” e amiga Dra. Rosane G. Collevatti que me aceitou como orientado e me ensinou tudo (o que eu sei pelo menos) nas áreas molecular e profissional.

Aos meus pais, Shideo e Carmen que me apoiaram indiscriminadamente em todas as etapas da minha vida, ajudando emocional e financeiramente. A minha querida irmã Christiane que sempre me apoiou nas minhas decisões.

A minha segunda família: Djair, Fátima e Daniel que me apoiaram de todas as formas e me acolheram como um filho em solo mineiro; e também aos demais membros da família “Páginas da vida” pelo apoio.

A família Giaretta que me ajudou em diversas etapas deste trabalho. Ao Ari e a Katia, em especial, pelas conversas e conselhos científicos e pessoais.

Aos meus amigos Natan Medeiros Maciel, Rubens H. Matsushita e Vinícius pela ajuda nos trabalhos de campo. Ao Natan e Rubens pelo grande apoio durante a minha estadia em Brasília: sem eles esta fase da minha vida não seria completa!

Ao Dr. Antonio Sebben e a Dra. Elizabeth Scwhartz pela acolhida no Laboratório de Toxinologia na Unb e pelo apoio. Ao Dr. Carlos Scwhartz e ao Dr. Osmindo Pires pelas conversas proveitosas em Brasília.

Ao Hugo C. M. Costa pela amizade e auxílio em diversas viagens de coleta pelos estados do Paraná e São Paulo.

Ao Dr. Marcelo Menin pela ajuda nas coletas em Manaus (AM). Ao Dr. Moisés B. de Sousa pela ajuda e hospitalidade na cidade de Rio Branco (AC). A Elaine Gonsales pela ajuda em campo e pela minha estadia em Itapema (SC). A Fabiana pela estadia e ajuda em algumas coletas em Blumenau (SC). A Liliane pela ajuda nas coletas em Corumbá, Mato Grosso do Sul.

Ao Bruno C. M. Costa pela confecção dos desenhos do capítulo 1. Ao Daniel Sobreira e ao Rubens Matsushita pela ajuda na diagramação das figuras.

Aos colegas do Laboratório de Taxonomia, Ecologia Comportamental e Sistemática de Anuros Neotropicais (TECSAN) pelo apoio e também ajuda em algumas fases de coleta de dados.

Aos pesquisadores e agora amigos Axel Kwet, Ariadne Angulo, Phyllippe Kok, W. R. Heyer, Rodrigo Lingnau, Marcelo Napoli pelo apoio e discussão de vários assuntos pertinentes a tese. Ao Dr. Ignácio De La Riva por comentários pertinentes a tese. Ao Igor Joventino, Rodrigo Lingnau e o Dr. Jorge Jim pelo fornecimento de material para a tese.

A agência de fomento CAPES pelo auxílio financeiro durante toda o doutorado. A Universidade de Brasília, Decanato de Pesquisa e Pós-graduação, Instituto de Ciências Biológicas e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia pela ajuda no desenvolvimento deste trabalho.

Ao RAN/IBAMA pela licença de coleta.

A todos os membros da banca pela participação.

Ao Dr. Guarino R. Colli pelo empréstimo de material da Coleção Herpetológica da UnB.

Ao Dr. John Hay pelo grande incentivo e força nos momentos decisivos desta tese.

E a todos aqueles que de alguma forma me ajudaram a realizar este trabalho,

OBRIGADO!

SUMÁRIO

I. Resumo	i
II. Lista de Tabelas	ii
III. Lista de Figuras	iii
IV. Introdução geral	1
IV.I. Aspectos acústicos em anfíbios anuros	7
IV.II. Métodos comparativos em Sistemática	8
V. Hipótese	9
VI. Objetivos	10
VII. Pedido de autorização para o IBAMA (licença)	11
VIII. Material coletado	11
IX. Referências bibliográficas	12
Capítulo 1. Ecologia reprodutiva de espécies de <i>Leptodactylus</i> do grupo <i>marmoratus</i> (Anura: Leptodactylidae).	22
I. Introdução	23
II. Objetivos	24
III. Material e Métodos	24
1. Áreas de estudo	24
2. Coleta de dados	27
IV. Resultados	34
V. Discussão	57
VI. Referências Bibliográficas	76

Capítulo 2. Diversidade acústica de espécies de <i>Leptodactylus</i> do grupo <i>marmoratus</i> (Anura: Leptodactylidae).	86
I. Introdução	87
II. Objetivos	87
III. Material e Métodos	88
IV. Resultados	95
1. Diversidade de Cantos	95
1.1. Cantos de anúncio	100
1.2. Cantos agressivos	150
2. Relações entre variáveis ambientais e parâmetros acústicos	163
V. Discussão	175
VI. Referências Bibliográficas	193
Conclusões gerais	200
Apêndice	203
Anexos	211

I. Resumo

Ecologia reprodutiva e diversidade acústica de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (Anura, Leptodactylidae). Sob este título foram desenvolvidas atividades durante os anos de 2004 e 2008, com ênfase na ecologia reprodutiva e cantos de anúncio de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. O trabalho foi dividido em dois capítulos. O Capítulo 1 descreve aspectos ecológicos/comportamentais, principalmente de quatro espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, comparando estes aspectos (e.g. fecundidade) com tipos de ambientes utilizados e posteriormente, também comparando com outras espécies de *Leptodactylus* que constroem câmaras subterrâneas ou ninhos de espuma subterrâneos - *Leptodactylus* do grupo *fuscus* e *L. lineatus*.

O Capítulo 2 descreve a diversidade acústica de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, analisando a riqueza dos cantos de anúncio e quando possível, descrevendo também, outros tipos de cantos (agressivos ou territoriais), além de comentar sobre a distribuição geográfica, tipos de ambientes utilizados (áreas abertas e florestas) e, a importância do reconhecimento das espécies através de parâmetros dos cantos para o reconhecimento da diversidade deste grupo.

Durante deste período de estudo, até o presente momento três (3) artigos já estão publicados (ver anexos 1, 2 e 3) e dois submetidos (anexos 4 e 5). Além destes artigos, outros já estão em fase de preparação ou submissão.

II. Lista de Tabelas

Capítulo 1:

Tabela 1. Cantos analisados de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, localidade de coleta, número de indivíduos analisados por espécie (N/E) e número-tombo do arquivo sonoro.....33

Tabela 2. Parâmetros reprodutivos e habitat de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Habitat - F = Floresta, F/A = Floresta e área abertas e A = apenas em áreas abertas; CRC= comprimento rostro-cloacal (mm); número de ovos e diâmetro de ovos; Girino – EX= exotrófico e ED= endotrófico; DG - distribuição geográfica (AM=Amazônia; CE=Cerrado; MA= Mata Atlântica; CH= Chaco ou Pantanal) e fonte de obtenção do material. EX e EN – trabalhos, cujos autores têm certeza de que os girinos são exotróficos ou endotróficos, respectivamente; EX? e EN? – não foi observado, mas devido ao tipo de ambiente em que machos foram encontrados em atividade de vocalização – área aberta sem possibilidade de inundação ou terra firme de floresta/ e desovas, adotou-se este padrão.....62

Tabela 3. Comparação dos parâmetros reprodutivos de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* com desenvolvimento aquático e de algumas espécies de *L.* do grupo *fuscus* e de *L. lineatus*. CRC machos – comprimento rostro-cloacal dos machos (média). Com relação ao número de ovos a letra (F) significa que foram contados e medidos óvulos ovarianos65

Tabela 4. Características morfológicas larvais de 10 espécies (descritas e não descritas) de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, do grupo *fuscus* e *L. lineatus*. Comprimento total: Comprimento total do girino, desde o rostro até o final da cauda. Estágio: estágio do girino (Gosner, 1960). Fórmula do disco oral com denticulos: ausente ou presente. Esp- sim: presença ou não de espiráculo. Girinos: desenvolvimento dos girinos: endotróficos, todo o desenvolvimento no ninho de espuma e exotróficos, desenvolvimento inicial no ninho de espuma e posteriormente no ambiente aquático. Ambiente: ambiente de desenvolvimento dos girinos. Corpo X cauda (%): relação percentual entre o tamanho do corpo versus o comprimento da cauda em %69

Capítulo 2:

Tabela 1. Fonte de sinais acústicos de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* utilizados neste trabalho listados pelas localidades. T média – temperatura média em graus Celsius; N/E – número de cantos e o número de indivíduos gravados. Arquivo sonoro – dados de coleta (quem registrou). MNCK (este trabalho)93

Tabela 2 - Sumário de parâmetros acústicos dos cantos de anúncio das espécies de *Leptodactylus* registradas neste trabalho em comparação com outras espécies de

Leptodactylus do grupo *marmoratus*. Abreviações usadas são: FF = frequência fundamental, FD = frequência dominante; Comp. Canto = comprimento do canto; Mod de Frequência = Modulação de frequência; TAC – tempo de ascensão do canto. Comparado também com a Tabela 6 (Angulo *et al.*, 2003: 501). Cantos de 1 – 15: dados coligidos da literatura e cantos de 16 - 45: dados coletados durante estes estudos. As espécies registradas neste trabalho correspondem a espécie que apresenta na frente do nome específico a localidade onde foi encontrada96

Tabela 3. Parâmetros ambientais e acústicos de populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Os símbolos numéricos que representam as populações nas análises de agrupamentos estão na coluna NUM, As variáveis são: Ecorr – Ecorregião em que a população se encontra, Macro – Macrohabitat, Micro – Microhabitat, Fdom – Frequência dominante, Ccanto – Comprimento do canto, Modul – Modulação de frequência, Txcanto – Taxa de cantos por minuto, Tcant – Tipo de canto (n - não-pulsionado ou p – pulsionado), Npulso – número de pulsos por nota (0 significa canto sem pulsos), Temp – Média da temperatura do ar no horário da gravação. Outras abreviações são: ?= sem informação, *= populações não usadas nos estudos de agrupamentos. Vide Material & Métodos para maiores informações sobre as abreviações. Cantos de 1-15= dados de literatura; cantos de 16-45= dados coletados durante este estudo164

Tabela 4. Abreviações e símbolos empregados para representar as populações de *Leptodactylus* gr. *marmoratus* nas figuras do MDS (“multidimensional scalling”), as posições dessas populações nas duas primeiras dimensões e a classificação em ecorregiões (ECORR), macrohabitats (MACRO) e microhabitats (MICRO)166

Tabela 5. Posições dos parâmetros de canto ordenados com MDS, nas duas primeiras dimensões, DIM(1) e DIM(2). Os símbolos são observados na Figura 41168

Tabela 6. Resultados da análise discriminante, testando as variáveis ecológicas como grupos de classificação das populações de *Leptodactylus* gr. *marmoratus*, ordenadas através de MDS (ver Tabela 5 e Figura 41). Não há resultados significativos171

III. Lista de Figuras

Capítulo 1:

Figura 1. Mapa das localidades amostradas durante o período de 2004-2008 para a obtenção de dados ecológico/comportamentais das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. 1. Rio Branco (AC), 2. Guiana Francesa, 3. Brasília (DF), 4. Corumbá (MS), Itatiba e Itapeva (SP), 6. Uberlândia (MG).....24

Figura 2. Ambientes utilizados por *Leptodactylus* sp, no município de Uberlândia, MG. Em A: área de capim próximo a uma Vereda, no Clube Caça & Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia, MG e B: terreno baldio em um bairro urbano de Uberlândia; C: vista superior

da abertura (ca. de 1,5 cm) de uma câmara subterrânea (escala: 6 cm); D: vista superior do ninho de espuma em uma câmara subterrânea parcialmente aberta (escala 3cm); E: ninho de espuma com girinos de *L. sp.* A seta indica um girino. Notar a diferença da espuma próxima a seta que se assemelha a bolhas, enquanto que mais abaixo e a esquerda da seta, a espuma apresenta aspecto mais viscoso; F: macho de *L. sp* vocalizando sob a vegetação, próximo a arbustos36

Figura 3. Girino de *Leptodactylus sp* de Uberlândia, Minas Gerais. Acima: vista lateral; meio: vista dorsal e abaixo: aspecto da boca. Estágio 3537

Figura 4. Ambientes utilizados por *Leptodactylus diptyx* na Base de estudos do Pantanal, Corumbá, UFMS, em A: ambiente próximo a um rio, onde machos vocalizavam próximos/sob palafitas. B: área de 9 m², onde foram encontradas 14 câmaras subterrâneas de *L. diptyx* (cada fita zebraada representa uma câmara). C: duas câmaras subterrâneas próximas preenchidas com gesso (escala: 3 cm); D câmara subterrânea parcialmente aberta, com a presença de um ninho de espuma (escala: 3 cm); E: ninho de espuma exposto com ovos creme-amarelados (escala: 3 cm); F: ninho de espuma em uma câmara subterrânea, com ovos (escala: 3 cm)40

Figura 5. Girino de *Leptodactylus diptyx* de Corumbá, Mato Grosso do Sul. Acima: vista lateral; meio: vista dorsal e abaixo: aspecto da boca. Estágio 2941

Figura 6. Vista lateral dos moldes em gesso das câmaras subterrâneas de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Em A: duas câmaras de *L. diptyx*; em B: duas câmaras de *L. aff hylaedactylus*; C: duas câmaras de *L. martinezi*; D: uma câmara subterrânea de *L. sp* (município de Itapeva, SP); E: uma câmara de *L. sp1* (Morretes, PR). Escala: 3 cm. Notar que alguns moldes são semi-esféricos e outros esféricos. A numeração sob cada molde representa o número-tombo (AAG-UFU)42

Figura 7. Ambientes utilizados por indivíduos de *Leptodactylus aff hylaedactylus* no Campus da Universidade Federal do Acre, no município de Rio Branco, Acre. Notar em todas as figuras que a vegetação predominante é o capim. Os machos foram observados em atividade reprodutiva neste ambientes, sob o capim, e também vocalizando sobre plantas do jardim (setas)46

Figura 8. Girino *Leptodactylus aff. hylaedactylus* (Estágio 37, AAG-UFU 4295) do município de Rio Branco, estado do Acre, Brasil. Vistas lateral (acima) e dorsal (meio) do girino e, aparato oral (abaixo)47

Figura 9. Ambientes utilizados por *Leptodactylus martinezi*, no Poço Azul, Brasília, DF, em A e B. Em B, as fitas zebraadas correspondem à marcação dos locais em que machos estavam vocalizando na noite anterior (notar também água próxima a estes locais); C: Aspecto superior de uma câmara subterrânea preenchida pelo ninho de espuma (neste caso foi retirada a vegetação sobre a câmara para a fotografia); D: uma câmara subterrânea preenchida por ninho de espuma e duas larvas em estágios iniciais expostas (neste caso, este local foi acidentalmente pisoteado e a espuma liberada para fora da câmara). As escalas correspondem a 2 cm50

Figura 10. Girino de *Leptodactylus martinezi* de Brasília, Distrito Federal. Acima: vista lateral; meio: vista dorsal e abaixo: aspecto do aparato bucal. Estágio 3551

Figura 11. Ambiente utilizado por *Leptodactylus* sp Itatiba, no município de Itatiba, São Paulo. Em A: vista geral do Parque da Juventude, um parque municipal de Itatiba, que estava em fase de reestruturação. B e C: local em que os machos desta espécie foram encontrados vocalizando (sob o capim, em área que encharca, durante o período de chuvas); D: ambiente onde possivelmente os girinos se desenvolvem. Neste local retiramos o capim e deixamos o local à mostra. Nesta época, as chuvas tinham começado, e embora o local estivesse úmido, não havia água acumulada55

Figura 12. Ambientes utilizados por *Leptodactylus*. sp1 Morretes, Morretes, PR em (A); e um câmara subterrânea encontrada entre a mata e uma área aberta, às margens da rodovia Morretes – Paranaguá, preenchida por gesso em B (escala 3 cm); C: ambiente utilizado (seta) por *L. aff marmoratus* Paranapiacaba, município de Ribeirão Pires, SP (neste local, os machos foram encontrados na borda de mata e também em áreas com gramíneas); D: ninho de espuma (seta) em uma câmara subterrânea de *L. aff marmoratus* Paranapiacaba, fotografada na mesma localidade que a figura anterior (escala: 3 cm). Esta câmara estava em um barranco, sob a vegetação de gramíneas, no solo “fofo”, coberta também por terra e raízes56

Capítulo 2:

Figura 1. Mapa do Brasil com as localidades amostradas durante o período de estudo (2004-2007). 1. Rio Branco, Acre; 2. Manaus, AM; 3. Montanhas Parakaima, Guiana Francesa; 4. Belém, Pará; 5. Peixe-Boi, PA; 6. Pacoti e Viçosa, CE; 7. Passo do Camaragibe, AL; 8. Salvador, BA; 9. Brasília, DF; 10. Cuiabá, MT; 11. Cacoal, RO; 12. Coumbá, MS; 13. Uberlândia, MG; 14. Botucatu, Itapeva e Itatiba, SP; 15. Caraguatatuba, SP; 16. Paranapiacaba, SP; 17. Morretes, PR; 18. Paranaguá, PR; 19. Blumenau, SC; 20. Itapema, SC; 21. Florianópolis, SC. Modificado do IBGE, 200594

Figura 2. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de potência (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus lutzi*. Arquivo de registro: PK; indivíduo não coletado, número-tombo PK 1384102

Figura 3. Canto de anúncio de *Leptodactylus andreae*: A) oscilograma mostrando uma seqüência de dez cantos; B) oscilograma de um destes cantos; C) detalhe da “waveform” de B); D) espectro de potência do canto B) e; E) espectrograma dos primeiros três cantos de A). Arquivo de registro: Adenomera andreae_canto 026_Peixe-Boi_PA103

Figura 4. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de potência (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus hylaedactylus* Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. Notar que o oscilograma do canto apresenta nove pulsos. Arquivo de registro: MNCK106

Figura 5. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus andreae</i> Manaus, Amazonas. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera andreae canto 005 parte 1_Reserva Duce_Manauas_BR	107
Figura 6. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> aff <i>hylaedacylus</i> Rio Branco, Acre. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp_canto 085 parte 1_Rio Branco_AC	111
Figura 7. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (ou potência) (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp2 Rio Branco, Acre. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp2_canto 009 parte 1_Rio Branco.....	112
Figura 8. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp3 Rio Branco, Acre. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp3_canto 015 parte 1_Rio Branco_AC	113
Figura 9. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Cacoal, Cacoal, Rondônia. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp canto 020 Cacoal_RO.....	114
Figura 10. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Pacoti, Pacoti, Ceará. Arquivo de registro: IJ: Leptodactylus (Lithodytes) sp_Sitio do Amaurílio	116
Figura 11. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Carnaubearas, Carnaubearas, Nova Viçosa, Ceará. Arquivo de registro: IJ: Leptodactylus cf hylaedactylus_Carnaubeiras_Viçosa	117
Figura 12. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Salvador, Salvador, Bahia. Arquivo de registro: MN: Adeno_3A	119
Figura 13. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Passo do Camaragibe, Passo do Camaragibe, Alagoas. Arquivo de registro: LFT: Adenomera sp Passo Camaragibe AL Felipe	120
Figura 14. Oscilograma (primeira coluna), audioespectrograma (segunda e quarta colunas) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais. As primeiras três colunas são representações de canto simples, enquanto que a quarta coluna representa uma seqüência de três cantos. Arquivo: primeira	

coluna: Adenomspmg2AAGd; segunda coluna: AdenomspmgAAGd; quarta coluna: AdenomspmgAAG2123

Figura 15. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Itapeva, Itapeva, São Paulo. Arquivo de registro: AAG: AdomerabokermSP1AAGm.....124

Figura 16. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto territorial *Leptodactylus* sp Itatiba, Itatiba, São Paulo. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 025 Itatiba_SP125

Figure 17. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Botucatu, Botucatu, São Paulo. Arquivo de registro: Jorge Jim. Notar que o canto apresenta a frequência fundamental entre 2000 Hz126

Figura 18. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto territorial *Leptodactylus* aff *marmoratus* Paranapiacaba, Paranapiacaba, São Paulo. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 018 parte 1 Paranapiacaba_SP129

Figura 19. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Paranapiacaba, Paranapiacaba, São Paulo. Arquivo de registro: AAG: Adomeraparanap2AAGd130

Figura 20. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* aff *marmoratus* Caraguatatuba, Caraguatatuba, São Paulo. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 33 parte 1_Caraguatatuba_SP132

Figura 21. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus bokermanni* Paranaguá, Paraná. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 076 parte 1 Paranaguá_PR133

Figura 22. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Morretes, Morretes, Paraná. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 65 parte 1_Morretes_PR137

Figura 23. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp2 Morretes, Paraná. Arquivo de registro: RL: rl2138

Figura 24. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp3 Morretes, Morretes, Paraná. Arquivo de registro: rl3ind1139

Figura 25. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Florianópolis, Santa Catarina. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp canto 064 parte 1_Ilha de Florianópolis_SC	140
Figura 26. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Itapema, Itapema, Santa Catarina. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp 053 parte 2_Itapema_SC	142
Figura 27. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Blumenau, Blumenau, Santa Catarina. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp 052 Blumenau_SC	143
Figura 28. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus martinezi</i> , Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera martinezi canto 031 parte 1 Brasília_DF	146
Figura 29. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus martinezi</i> , Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera martinezi canto 034 parte 1 Brasília_DF	147
Figura 30. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus diptyx</i> . Arquivo de registro: MNCK: Adenomera diptyx canto 062 parte 1_BEP.....	148
Figura 31. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de <i>Leptodactylus</i> sp Cuiabá, Cuiabá, Mato Grosso. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp UFMT Cuiabá_MT janeiro_2000	149
Figura 32. Canto agressivo de <i>Leptodactylus</i> sp. Uberlândia, Uberlândia, MG. Acima - esquerda: audiospectrograma de uma seqüência de três cantos. Acima - direita: oscilograma de uma nota. Abaixo - esquerda: audiospectrograma de uma nota. Abaixo - direita: espectro de força de uma nota. Arquivo do canto: AdenomspmgAAG27	151
Figura 33. Oscilograma da seção (primeira e quarta colunas), audiospectrograma (segunda e quinta colunas) e espectro de força (terceira e sexta colunas) do canto agressivo de <i>Leptodactylus</i> sp Itatiba, do município de Itatiba, São Paulo. As colunas de 1-3 representam a variação do canto com duas notas de quatro pulsos cada e, colunas de 4-6, a segunda variação com três notas de quatro, três e quatro pulsos	152

Figura 34. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto agressivo de *Leptodactylus* sp Pacoti com duas notas de dois pulsos cada, do município de Pacoti, Ceará. Arquivo sonoro: II: *Leptodactylus* (Lythodytes) sp_Sítio Amaurílio_Pacoti_10_02_2007_18_40pm_Igor Roberto.....155

Figura 35. Oscilograma da seção (primeira e quarta colunas), audioespectrograma (segunda e quinta colunas) e espectro de força (terceira e sexta colunas) do canto agressivo de *Leptodactylus* sp Itapema, do município de Itapema, Santa Catarina. As colunas 1-3 representam a variação do canto com quatro notas e as colunas de 4-6, a segunda variação com cinco notas156

Figura 36. Oscilograma da seção (primeira coluna e terceira colunas), audioespectrograma (segunda coluna e quarta colunas) de dois cantos agressivos de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: *Adenomera martinezi* canto 106 parte 1_territ_a e *Adenomera martinezi* canto 106 parte 1_territ_b157

Figura 37. Oscilograma da seção (primeira coluna e terceira colunas), audioespectrograma (segunda coluna e quarta colunas) de dois cantos agressivos de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: *Adenomera martinezi* canto 106 parte 1_territ_c e *Adenomera martinezi* canto 106 parte 1_territ_d158

Figura 38. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) de um canto agressivo de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. MNCK: *Adenomera martinezi* canto 106 parte 1_territ_e159

Figura 39. Oscilograma da seção (primeira e quarta colunas), audioespectrograma (segunda e quinta colunas) e espectro de força (ou potência) (terceira e sexta colunas) do canto agressivo de um espécime de *Leptodactylus diptyx*, do município de Corumbá, Mato Grosso do Sul. Arquivo sonoro: MNCK *Adenomera diptyx* canto 058 canto agressivo ..161

Figura 40 – Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto agressivo de um espécime de *Leptodactylus hylaedactylus*, da Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. Arquivo sonoro: MNCK *Adenomera hylaedactyla* canto 030 Reserva Ducke_Manus_AM_territ. O canto consiste na emissão de notas sequenciais de dois, três ou quatro pulsos162

Figura 41. Diagrama de pontos nas duas primeiras dimensões do MDS. As populações de *Leptodactylus* gr. *marmoratus* estão simbolizadas por letras (ver Tabela 4) e os autovetores (parâmetros do canto) são simbolizados por números (ver Tabela 5)170

Figura 42. Diagrama de pontos do MDS, mostrando as populações classificadas por “ecorregiões” (ECORR): A= Amazônia, C= Cerrado, M= Mata Atlântica e T= Caatinga. As elipses incluem 90% da variância173

Figura 43. Dendrograma das 35 populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, produzido usando o método de Wards (programa PAST, correlação cofenética= 0,9036). L

= *Leptodactylus*; L aff hylaedactylus Man. = Manaus; L aff marmoratus Paran. = Paranapiacaba; L hylaedactylus 11 = *Leptodactylus hylaedactylus* (Schluter, 1980); L aff marmoratus Carag. = Caraguatatuba; L aff hylaedactylus RB = Rio Branco174

IV. Introdução geral

Existe uma grande diversidade de modos reprodutivos entre os anuros e as variações abrangem desde os locais utilizados para a postura, características das desovas, até os tipos de desenvolvimento das fases iniciais, que podem envolver ou não a existência de larvas (Duellman & Trueb, 1986). O modo reprodutivo mais freqüente é o aquático, com ovos e girinos em corpos d'água permanentes ou temporários (Duellman & Trueb, 1986; Haddad & Prado, 2005) e este é considerado o modo ancestral de reprodução em anuros (Pough et al., 1998). Pressões seletivas sobre os ovos e estágios larvais iniciais, como predação (Downie, 1984; Martins, 1988) e a possibilidade de dessecação de ambientes aquáticos podem ter promovido a independência parcial ou total de determinadas espécies em relação aos corpos d'água, como observado em muitos anuros tropicais (Hödl, 1990; Haddad & Prado, 2005).

Diversas linhagens de anuros são conhecidas por colocarem seus ovos em meio a um ninho de espuma, o qual é construído pelos parentais no momento da oviposição (Duellman & Trueb, 1986; Haddad & Prado, 2005). Ninhos de espuma evoluíram independentemente em pelo menos seis linhagens (Duellman & Trueb, 1986; Stebbins & Cohen, 1995), os leptodactídeos, leiuperídeos e hilídeos sul-americanos, racoforídeos africanos e polipedatídeos africanos e asiáticos (Duellman & Trueb, 1986).

Entre os Leptodactilidae e Leiuperidae (sensu Frost et al., 2006), a postura de ovos em ninhos de espuma foi inicialmente referida por ser uma adaptação a ambientes secos e, a terrestrialidade das fases iniciais do desenvolvimento pode ter sido favorecida em função deste passo evolutivo (Heyer, 1969b, 1974; Lynch, 1971). Outros trabalhos relatam que este ninho apresenta função inicial contra predação (Downie, 1988, 1990, 1993; Menin &

Giaretta, 2003), mas a facilitação de processos fisiológicos, com respiração e excreção (Downie & Smith, 2003; Kokubum & Giaretta, 2005) e regulação de água parecem ser importantes nas espécies em que os girinos permanecem por longos períodos no ninho (Kokubum & Giaretta, 2005).

Em ambientes xerófilos, o ninho de espuma é uma adaptação contra dessecação, pois a parte externa desta estrutura se torna uma película resistente à perda d'água (Heyer, 1969a; Lynch, 1971), condicionando a sobrevivência por períodos prolongados, de até cinco semanas (Downie, 1984).

O ninho de espuma é encontrado na maioria das espécies Leiuperidae e Leptodactilidae. Em grande parte das espécies de Leiuperidae, os ovos são colocados em ninhos de espuma em ambientes temporários ou permanentes (Bokermann, 1967; Cei, 1980; Heyer et al., 1990; Giaretta & Menin, 2004; Giaretta & Facure, 2006), como axilas de bromélias (Haddad & Pombal, 1998) ou buracos de árvores próximos do solo (Pombal & Madureira, 1997).

Nas espécies de *Leptodactylus* grupo *podicipinus-wagneri* os ovos são depositados em ninhos de espuma dentro da água, completando assim seu desenvolvimento no ambiente aquático, podendo haver ou não o cuidado parental (Prado et al., 2000; De Sá et al., 2007).

Nas espécies de *Leptodactylus* do grupo *pentadactylus* os ovos são depositados em ninhos de espuma fora da água e podem completar o desenvolvimento no ninho de espuma (Hero & Galatti, 1990; Hödl, 1990; Gascon, 1991), ou não (Hero & Galatti, 1990; Hödl, 1990; Gascon, 1991; Silva et al., 2005).

Em *Leptodactylus lineatus* (= *Lithodytes lineatus*), o casal deposita seus ovos em ninhos de espuma dentro de formigueiros, de modo que os girinos, possivelmente,

completam seu desenvolvimento em poças temporárias (Rodríguez & Duellman, 1994; Lamar & Wild, 1995; Schlüter & Regös, 1996).

As espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* são conhecidas por apresentar porte médio, focinho afilado, desovas depositadas em câmaras subterrâneas construídas próximas a corpos d'água (Lutz, 1931), ovos despigmentados e fase larval inicialmente terrestre (Gallardo, 1964a), além de caracteres morfológicos (musculatura da mandíbula e osteologia) e biológicos (vocalização) (Heyer, 1969a). A maioria dos trabalhos sobre história natural dessas espécies relata sobre sua temporada reprodutiva, sítio de oviposição, vocalizações e desenvolvimento larvário (e.g. Sazima, 1975; Solano, 1987; Martins, 1988; Rossa-Feres et al, 1999; Giaretta & Kokubum, 2004; Bilate et al., 2006).

As espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* apresentam distribuição geográfica na Bacia Amazônica, Brasil Central e regiões florestais do Sudeste do Brasil, Bacia do Rio Paraguai através da Bolívia ao Nordeste da Argentina, Guiana Francesa e Guiana (De La Riva, 1996; Kok, 2000; Lavilla & Cei, 2001; Kwet & Angulo, 2002; Boistel et al., 2006; Frost, 2007). Todas as espécies deste gênero são de pequeno porte (máximo de 30 mm), marrom-acinzentadas com ou sem faixas longitudinais no dorso; ventre geralmente creme com ou sem grânulos enegrecidos; corpo alongado e focinho em forma de espátula; saco vocal simples e membros posteriores curtos e robustos. Habitam tanto áreas florestais (e.g. *L. andreae* e *L. marmoratus*), como abertas (e.g. *L. hylaedactylus* e *L. diptyx*) (Heyer & Maxson, 1982).

Um recente trabalho sistemático revisou diversos grupos de anfíbios anuros provocando significativas mudanças na classificação atual. Entre os principais trabalhos podemos citar Frost et al (2006) que propôs mudanças pertinentes para o gênero *Adenomera*

Steindachner, 1867. No entanto, este gênero foi revalidado por Heyer (1974) para agrupar todas as espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (Heyer, 1973).

Recentemente, após análise de dados moleculares (nove genes, entre eles genes mitocondriais e nucleares), Frost *et al.* (2006) chegaram à conclusão de que *Adenomera* (neste caso somente com a espécie *A. hylaedactyla*) e *Vanzolinius* (gênero monotípico) pertenceriam ao gênero *Leptodactylus* e que *Lithodytes* seria um subgênero de *Leptodactylus*. Além destes dados e, com base em trabalhos com dados ecológicos/comportamentais (Kokubum & Giaretta, 2005) e morfológicos (Heyer, 1998) esta nova revisão de Frost e colaboradores foi aceita pela comunidade científica e servirá de guia para este estudo.

Embora utilizada por muitos (Frost, 2007; Angulo & Reichle, 2008; Kok et al., 2007; Kokubum & Souza, 2008) ainda existem autores que optaram em não adotar esta nova nomenclatura (Ponssa & Heyer, 2007; Kwet, 2007) talvez em decorrência do fato de que, na análise filogenética tenha sido utilizada apenas uma espécie de “*Adenomera*” (Frost et al., 2006). Adicionalmente, trabalhos específicos com espécies deste clado, com base em evidências morfológicas (e.g. Heyer, 1974; De Sá et al., 2005), moleculares (Angulo, 2004) e bioacústicas (Kwet, 2007) suportam a idéia de que as espécies do grupo *marmoratus* formem um grupo natural.

Dos pontos de vista taxonômico e ecológico, as espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* são interessantes para estudos, pois apresentam variações na reprodução (espécies com girinos aquáticos e espécies com girinos terrestres), espécies crípticas que podem ser sintópicas e sincrônicas e variações na vocalização.

Trabalhos de sistemática (Filogenia) deste grupo taxonômico são escassos e utilizam apenas uma espécie na análise, ou como grupo-externo (*L. hylaedactylus*, Faivovich et al.,

2005), ou em uma análise geral da ordem Anura (*L. hylaedactylus*, Frost et al., 2006). O único trabalho específico com este gênero (Angulo, 2004) não utilizou todas as espécies nominais e espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* e *pentadactylus* como grupos-externos.

Entre os trabalhos com biogeografia (neste caso Zoogeografia), o único que se destaca é de Heyer & Maxson (1982), que comenta sobre a distribuição de duas espécies de ampla distribuição na região amazônica (naquele trabalho citadas como *A. andreae* e *A. hylaedactyla*), além de trabalhar com outras espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*.

Após a revisão de Frost *et al.* (2006), a re-descrição (Kwet, 2007) e descrição de novas espécies (Angulo & Reichle, 2008), o grupo taxonômico de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* passou a abrigar 12 espécies: *Leptodactylus andreae*, *L. araucarius*, *L. bokermanni*, *L. coca*, *L. diptyx*, *L. heyeri*, *L. hylaedactylus*, *L. marmoratus*, *L. lutzi*, *L. martinezi*, *L. nanus* e *L. thomei* (Heyer, 1973; Heyer, 1975; De La Riva, 1996; Kwet & Angulo, 2002; Almeida & Angulo, 2006; Frost, 2007; Boistel *et al.*, 2006), embora seja reconhecido que esta riqueza esteja subamostrada (Angulo *et al.*, 2003; Kokubum & Giaretta, 2005; Kwet, 2007; Angulo & Reichle, 2008; este trabalho).

Com relação à taxonomia, o antigo gênero *Adenomera* Steindachner, 1867 apresentava como espécie-tipo, *Leptodactylus* (= *Adenomera*) *marmoratus*, e as seguintes definições para as doze espécies reconhecidas por Frost (2007), Kwet (2007) e Angulo & Reichle (2008) seguem abaixo:

1. *Leptodactylus andreae* Muller, 1923:41-43 (Localidade-tipo, Brasil: Para; Peixeboi. Lectotype Zool. Sammlung Bayr. Staates, hert. Nr. 145/1911, fêmea juvenil).

2. *Leptodactylus araucarius* Kwet & Angulo, 2002: 30 (Localidade-tipo: Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata (CPCN), município de São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul, Brasil).
3. *Leptodactylus bokermanni* Heyer, 1973: 31-35 (Localidade-tipo: Paranaguá, estado do Paraná, Brasil. altitude 30m).
4. *Leptodactylus coca* Angulo & Reichle, 2008 (Localidade-tipo: Carretera Antigua from Villa Tunari to Cochabamba, ca 800 m acima do nível do mar, apenas acima do Village of El Palmar, Província de Chapare, Departamento de Cochabamba, Bolívia).
5. *Leptodactylus hylaedactylus* (Cope)
Cystignathus hylaedactylus Cope, 1868:115 (Localidade-tipo: Provavelmente Peru, Napo ou “upper Marañon”. Holotype ANSP 2240, holótipo - macho).
6. *Leptodactylus diptyx* (Boettger, 1885) (Localidade tipo: Paraguai. Lectótipo BMNH 1947:2.17.47)
No trabalho de Heyer (1973), foi sinonimizada com *A. hylaedactyla* e De La Riva (1996) revalidou-a com base em populações do Paraguai.
7. *Leptodactylus lutzi* Heyer, 1975: 88 (Localidade-tipo: “Guyana, Chinapoon R., acima Potaro (provavelmente Rio Chenapown, Guiana Francesa).
8. *Leptodactylus nanus*
Kwet (2007) revalidou esta espécie para populações do estado de Santa Catarina, para a região de Corupá.
8. *Leptodactylus marmoratus* (Fitzinger in Steindachner)
Adenomera marmorata Fitzinger in Steindachner, 1867: 37, Taf. III, Figs. 5-8 (Localidade-tipo, Brasil. Holotype Vienna 16453, holótipo - macho).

9. *Leptodactylus martinezi* Bokermann, 1956: Neotropica, 2: 37 (Localidade-tipo: Cachimbo, sudoeste do estado do Pará, Brasil).
10. *Leptodactylus heyeri* Boistel et al., 2006 (Localidade tipo: Guiana Francesa).
11. *Leptodactylus thomei* Almeida & Angulo, 2006 (Localidade-tipo: Povoação, Espírito Santo, Brasil).

IV.I. Aspectos acústicos em anfíbios anuros

A partilha de espaço acústico ocorre quando as espécies de uma comunidade possuem vocalizações de cuja frequência, duração e ritmo de emissão diferem de maneira que a interferência acústica entre elas torna-se reduzida ou mesmo ausente (Duellman & Trueb, 1986).

Entre as principais pressões sobre a evolução dos parâmetros acústicos em anuros, estão a manutenção do isolamento reprodutivo, a necessidade de evitar interferência acústica, a defesa contra predadores acusticamente orientados e as características de transmissão sonora do ambiente (Drewry & Rand, 1983).

A competição por faixas de frequências sonora exclusivas, para a comunicação pode causar diferenciação entre o canto de espécies simpátricas que possuem cantos semelhantes em alopatria (Nevo & Capranica, 1985).

Uma especificidade dos cantos é a possibilidade de ajudar no reconhecimento de espécies crípticas, uma vez que, em laboratório, condições de adequação dificultam o reconhecimento de espécies com base, principalmente em características morfológicas (Heyer, 1974; obs. pess.).

Heyer (1984) sugere que o registro do canto de anúncio topotípico poderia ajudar a resolver a sistemática de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* e, pesquisas recentes poderiam elucidar quais são as espécies crípticas dentro de espécies nominais com ampla distribuição na Amazônia (e.g. *Leptodactylus andreae*) e Mata Atlântica (e.g. *Leptodactylus marmoratus*).

O canto de anúncio (advertisement call, sensu Wells, 1977) é definido por ter a função de atrair fêmeas, i.e. atração de parceiro para acasalamento e/ou localização espacial do macho vocalizante (Wells, 1977; Littlejohn, 1977).

O canto territorial ou agressivo Littlejohn (1977) é o canto produzido por um macho residente em resposta ao canto de anúncio de um macho invasor. Este tipo de canto é comumente encontrado em espécies territoriais (e.g. *Leptodactylus*) e tem como função evitar combates físicos que poderiam resultar em injúrias nos competidores (Martins & Haddad, 1988).

IV.II. Métodos comparativos em Sistemática

Os métodos comparativos vêm sendo uma das principais maneiras de se estudar os padrões e processos de evolução biológica (Diniz-Filho, 2000). Do modo como é vista hoje, a biologia, em muitos aspectos de suas sub-áreas (p.e. ecologia), mantém-se ainda compartimentalizada e a comparação de diferentes organismos (sejam eles plantas ou animais) com o objetivo de inferir processos biológicos torna-se um crescente nesta área.

Segundo diversos autores (Harvey & Pagel, 1991; Miles & Durham, 1993; Pagel, 1999; Martins, 2000), na Biologia Evolutiva, o principal objetivo do método comparativo sempre foi de inferir, a partir da relação entre diversidade fenotípica dos organismos e a variação ambiental, o processo de adaptação biológica.

Até meados do século XX, a biologia comparada tinha problemas em estabelecer a relação filogenética entre as espécies, mas há poucas décadas atrás, com o desenvolvimento de uma metodologia eficiente para reconstruir a história evolutiva dos organismos, a análise cladística ou sistemática filogenética – e, mais recentemente, técnicas de sistemática molecular, tornou-se possível estabelecer uma história evolutiva mais provável para os grupos de organismos.

Apesar do uso de métodos filogenéticos em estudos ecológicos serem relativamente escassos e desenvolvidos recentemente (Losos, 1996; Mueller et al., 2004), o conceito de que a filogenia pode ser importante na geração de padrões ecológicos/comportamentais observados, não. Inger (1969) propôs duas hipóteses para explicar as diferenças nos padrões de distribuição de espécies de anuros em uma comunidade de Bórneo: 1. a seletiva redução de sobreposição de nicho encoraja o isolamento ecológico de espécies intimamente relacionadas, e 2. a filogenia é mais importante para definir o papel ecológico das espécies do que a recente seleção para a separação ecológica.

Embora, a utilização de ferramentas (p.e. análises moleculares) seja comum atualmente, ainda não há uma grande integração entre os grupos de pesquisa envolvidos em Sistemática e aqueles ligados as áreas de ecologia, comportamento, fisiologia e morfologia (Brooks & McLennan, 1991). De Queiroz & Wimberger (1993) demonstraram que nos estudos filogenéticos, em diversos grupos taxonômicos (inclusive anfíbios), os caracteres comportamentais e morfológicos são estatisticamente semelhantes, baseados em índices de consistência.

V. Hipótese

Poucos são os trabalhos com ecologia de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (De La Riva, 1995; Mercolli et al., 1995; Almeida & Angulo, 2002; Kokubum & Giaretta, 2005; Almeida-Gomes et al., 2007), e ainda menos aqueles que tratam da biologia reprodutiva destas espécies, enfocando aspectos de fecundidade (p.e. número e tamanho dos ovos) e comportamento (La Riva, 1995; Almeida & Angulo, 2002; Kokubum & Giaretta, 2005). Desta maneira, uma hipótese para este grupo taxonômico, é que o ambiente poderia influenciar o tipo de reprodução entre as espécies, de modo que:

1- espécies que se reproduzem em ambiente de área aberta, susceptíveis a inundação (p.e. brejos), apresentariam o desenvolvimento parcial dentro do ninho e complemento do desenvolvimento na água, i.e. com girinos exotróficos (semelhante às espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*) e;

2- espécie que se reproduzem em ambientes de área aberta ou floresta (terra firme), sem a possibilidade de inundação, apresentariam o desenvolvimento completo dentro do ninho, sem a necessidade de ir para a água, i.e. com girinos endotróficos.

Portanto, aspectos reprodutivos (fecundidade: número e tamanho de ovos); tipo de girinos (exo e endotróficos) e tempo de desenvolvimento dos girinos seriam diferentes entre as espécies de áreas “secas” (terra firme) e áreas inundáveis (terras úmidas).

VI. Objetivos

O principal objetivo do Capítulo 1 é verificar a existência de padrões distintos dos parâmetros de fecundidade e tipo de girino, para espécies de ambientes sujeitos a inundação e para espécies de terra firme. Uma vez que este trabalho se trata de um estudo preliminar sobre as espécies deste gênero (tempo restrito ao Doutorado), foram apenas estudadas as

seguintes espécies: de áreas alagadas - *L. martinezi* de Brasília (DF) e *L. diptyx*, de Corumbá (MS) e de ambientes de terra firme - *L. sp* de Uberlândia (MG) e *L. aff hylaedactylus* de Rio Branco (AC). Além disso, outras localidades e dados de literatura foram utilizados nas comparações.

O principal objetivo do capítulo 2 foi definir as entidades taxonômicas, a partir de dados de vocalização (cantos de anúncio), demonstrando a riqueza atual de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*.

VII. Pedido de autorização para o IBAMA (licença)

Todas as coletas foram realizadas seguindo os protocolos estabelecidos pelo IBAMA sob o número de processo 021010.002153/05-11 vigente de 27/09/2005 à 27/09/2006 e 30/10/2006 a 30/10/2007.

VIII. Material coletado

Durante o período de estudo foram visitadas diversas localidades amostrando os ambientes de ocorrência das espécies, aspectos ecológicos/comportamentais, coleta de indivíduos (espécimes) e cantos de anúncio. As localidades visitadas estão representadas na Figura 1 do capítulo 1 e, Tabela 1 do Capítulo 1 e do capítulo 2, além de informações fornecidas por pesquisadores em trabalhos conjuntos (*L. lutzii*, Kok et al, 2007; *L. sp* de Salvador, Kokubum & Napoli, em prep.) ou não (Rodrigo Lingnau, Jorge Jim e Igor Joventino).

IX. Referências Bibliográficas

- Almeida, A. P. & A. Angulo, 2002. Natural history notes. *Adenomera* aff. *marmorata* (NCN). Reproduction. Herpetological review, 33(3):197–198.
- Angulo, A., R. B. Cocroft & S. Reichle, 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura:Leptodactylidae) in Southeastern Peru. Herpetologica, 59(4): 490–504.
- Angulo, A. 2004. The evolution of the acoustic communication system in members of the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae): a comparative approach. (Dados não publicados). Tese de doutorado, Universidade de Toronto, Canadá. 232pp.
- Almeida, A. P. & Angulo, A. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the State of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. Zootaxa, 1334: 1–25.
- Almeida-Gomes, M., M. Van Sluys & C. F. D. Rocha, 2007. Ecological observations on the leaf-litter frog *Adenomera marmorata* in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. Herpetological Journal, 17: 81–85.
- Angulo, A. & S. Reichle, 2008. Acoustic signals, species diagnosis, and species concepts: the case o a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, anura, Leptoactylidae) from the Chapare region, Bolivia. Zoological Journal of the Linnean Society, 152: 59–77.
- Billate, M.; H. Wogel; L. N. Weber & P. A. Abrunhosa, 2006. Vocalizações e girinos de *Leptodactylus spixi* Heyer, 1983 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 64 (3): 235–245.

- Boistel, R., J-C. De Massary & A. Angulo, 2006. Description of a new species of the genus *Adenomera* (Amphibia, anura, Leptodactylidae) from French Guiana. *Acta Herpetologica*, 1: 1–14.
- Bokermann, W. C. A. 1967. Observações biológicas sobre *Physalaemus cuvieri* Fitz. 1826 (Amphibia, Salientia). *Revista Brasileira de Biologia*, 22: 391–399.
- Brooks, D. R. & D. H. McLennan, 1991. *Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology*. University Chicago Press, Chicago.
- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoológico Italiano (N. S.) Monograph*, 2: 1–609.
- De la Riva, I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 30: 15–29.
- De La Riva, I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay River Basin. *Journal of Herpetology*, 30(4): 556–558.
- De Queiroz, A. & P. H. Wimberger, 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution*, 47(1): 46–60.
- De Sá, R. O., W. R. Heyer & A. Camargo. 2006 “2005”. A phylogenetic analysis of *Vanzolinius* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae): taxonomic and life history implications. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63: 707–726.
- De Sá, R. O., Brandão, R. A. & L. D. Guimarães, 2007. Description of the tadpole of *Leptodactylus pustulatus* Peters 1870 (Anura: Leptodactylidae). *Zootaxa*, 1523: 49–58.

- Diniz-Filho, J. A. F. 2000. Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos Ed., Ribeirão Preto, São Paulo. 120 pp.
- Downie, J. R. 1984. How *Leptodactylus* tadpoles make foam and why. *Copeia*, 1984: 778–780.
- Downie J. R. 1990. Functions of the foam in the foam-nesting leptodactylids: anti-predator effects of *Physalaemus pustulosus* foam. *Herpetological Journal*, 1:501–503.
- Downie J. R. 1993. Functions of the foam in foam-nesting leptodactylids: the nest as a post-hatching refuge in *Physalaemus pustulosus*. *Herpetological Journal*, 3:35–42.
- Downie J. R, Smith J. 2003. Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: developmental differences and interspecific comparisons. *Journal of Herpetology*, 17:107–115.
- Drewry, G. E. & A. S. Rand, 1983. Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia*, 1983: 941–953.
- Duellman, W. E. & L. Trueb, 1986. *Biology of the Amphibians*. John Hopkins Ed. New York. 670 pp.
- Faivovich, J.; C. F. B. Haddad; P.C.A. Garcia; D. R. Frost; J. A. Campbell & W. C. Wheeler, 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with especial reference to Hylinae: a phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294: 1–240.
- Frost, D.R. 2007 *Amphibian species of the world: an online reference*. V2.21. ><http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Acessado em 15 de Janeiro de 2008.

- Frost, D. R., T. Grant; J. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drenes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green & W. C. Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 1–370.
- Gallardo, J. M. 1964a. “*Leptodactylus gracilis*” (D. et B.) y especies aliadas (“Amphibia, Leptodactylidae”). *Revista Museu argentino ciencias naturales Bernardino Rivadavia, Instituto nacional investigación ciencias naturais*, 9(3): 37–57.
- Gascon C. 1991. Breeding of *Leptodactylus knudseni*: responses to rainfall variation. *Copeia*, 1991: 248–252.
- Giaretta, A. A. & K. G. Facure, 2006. Terrestrial and communal nesting in *Eupemphix nattereri* (Anura, Leiuperidae): interactions with predators and pond structure. *Journal of Natural History*, 40: 2577–2587.
- Giaretta, A. A. & M. Menin, 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of a species of *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 38: 1711–1722.
- Giaretta, A. A. & M. N. C. Kokubum, 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* a frog that lay eggs in underground chambers. *Herpetozoa*, 16:115–126.
- Gridd-Papp, M. 2004. Sound Ruler v. 0.9.4.1 (versão online). <http://soundruler.sourceforge.net/index-br.htm>; SoundRuler, version 0.940 released. Copyright (C) 1989, 1991. Free Software Foundation, Inc. 59 Temple Place - Suite 330, Boston, MA 02111-1307, USA.

- Haddad, C. F. B. & J. P. Pombal Jr., 1998. Redescription of *Physalaemus spiniger* (Anura: Leptodactylidae) and description of two new reproductive modes. *Journal of Herpetology*, 32: 557–565.
- Haddad, C. F. B. & C. P. A. Prado, 2005. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3): 207-217.
- Harvey, P. H. & M. Pagel, 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Hero, J. M. & U. Galatti, 1990. Characteristics distinguishing *Leptodactylus pentadactylus* and *Leptodactylus knudseni* in the Central Amazon rainforest. *Journal of Herpetology*, 24: 227–228.
- Heyer, W. R. 1969a. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23: 421–428.
- Heyer, W. R. 1969b. Studies on the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). III – A redefinition of the genus *Leptodactylus* and a description of a new genus of Leptodactylid frogs. *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County*, 155: 1–14.
- Heyer, W. R. 1973. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science of the Natural history Museum of Los Angeles County*, 251: 1–50.
- Heyer, W. R. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia: Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Contributions in Science of the Natural history Museum of Los Angeles County*, 252: 1–46.

- Heyer, W. R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 546: 1–55.
- Heyer, W. R. 1984. The systematic status of *Adenomera griseigularis* Henle, with comments on systematic problems in the genus *Adenomera* (Amphibia: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 5: 97–100.
- Heyer, W. R. 1998. The relationships of *Leptodactylus diedrus* (Anura, Leptodactylidae). *Alytes*, 16: 1–24.
- Heyer, W. R. & L. Maxson, 1982. Leptodactylid frogs and the Brazilian Shield: an old and continuing adaptive relationship. *Biotropica*, 14(1): 10–15.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. Gonçalves da Cruz, O. L. Peixoto & C. E. Nelson, 1990. Frogs of Boraceia. *Arquivos de Zoologia*, São Paulo, 31(4): 231–410.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: Hanke, W. (ed.). *Biology and physiology of the amphibians*. Stuttgart: G. Fisher Verlag, 41–60.
- Inger, R. F. 1969. Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. *Journal of Animal Ecology*, 38: 123–148.
- Kwet, A. & A. Angulo, 2002. A new species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) from the Araucaria forest of Rio Grande do Sul (Brazil), with comments on the systematic status of southern populations of the genus. *Alytes*, 20: 28–43.
- Kok, P. J. R. 2000. A survey of the anuran fauna of Montagne Belvédère, county of Saül, French Guiana: Field list with comments on taxonomy and ecology. *British Herpetological Societt Bulletin*, 71: 6–26.

- Kok, P. J. R.; M. N. C. Kokubum, R. D. MacCulloch & A. Lathrop, 2007. Morphological variation in *Leptodactylus lutzii* (Anura: Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior. *Phyllomedusa*, 6(1): 45–60.
- Kokubum, M. N. C. & A. A. Giaretta, 2005. Reproductive ecology of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: implications for systematic. *Journal of Natural History*, 39(20): 1745–1758.
- Kokubum, M. N. C. & M. B. Sousa, 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* from North of Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 3(1): 15–21.
- Kwet, A. 2007. Bioacoustic variation in the genus *Adenomera* in southern Brazil, with revalidation of *Leptodactylus nanus* Muller, 1922 (Anura, Leptodactylidae). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe*, 83 (2007): 56–68.
- Lamar, W. W. & E. R. Wild, 1995. Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae), with description of the tadpole. *Herpetological Natural History*, 3: 135–142.
- Lavilla, E. & J. M. Cei, 2001. Amphibians of Argentina: A second update, 1987-2000. *Museo Regionale di Scienze Naturale di Torino Monographies*, 27: 1–177.
- Littlejohn, M. J. 1977. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. In: Taylor, D. H. & S. Gutman (Eds.). *The Reproductive Biology of Anurans*. New York: Plenum Press, 263–294.

- Losos, J. B. 1996. Community evolution in Greater Antillean *Anolis* lizards: phylogenetic patterns and experiment tests. In: New Uses for New Phylogenies, Harvey, et al., 1996 (editores). *Evolução de Caracteres*, 19: 308–321. Oxford University Press. Oxford.
- Lutz, A. 1931. Sur la biologie des batracies du Bresil (*Leptodactylus nanus*). *Comptes Rendus de la société Biologique*, Paris, 99: 756.
- Lynch, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications, 53: 1–238.
- Martins, E. P. 2000. Adaptation and comparative method. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 296–299.
- Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia, anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 48: 969–977.
- Martins, M. & C. F. B. Haddad, 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog *Hyla faber* Wied (Amphibia, Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, 9: 49–60.
- Menin, M. & A. A. Giaretta, 2003. Predation on foam nests of leptodactyline frogs (Anura, Leptodactylidae) by larvae of *Beckeriella niger* (Diptera, Ephydriidae). *Journal of Zoology (London)*, 261: 239–243.
- Mercolli, C., A. A. Yanosky & J. R. Dixon., 1995, Natural history of *Adenomera hylaedactyla* (Anura:Leptodactylidae) in the Eastern Chaco of Argentina. *Bulletin Maryland Herpetological Society*, 31(3): 117–129.

- Miles, D. B. & A. E. Dunham, 1993. Historical perspectives in ecology and evolutionary biology: the use of phylogenetic comparative analysis. *Annual Review Ecology and Systematics*, 24: 587–619.
- Mueller, R. L., J. R. Macey, M. Jaekel, D. B. Wake & J. L. Boore, 2004. Morphological homoplasy, life history evolution, and historical biogeography of plethodontid salamanders inferred from complete mitochondrial genomes. *PNAS*, 101(38): 13820–13825.
- Nevo, E. & R. R. Capranica, 1985. Evolutionary origin of ethological reproductive isolation in cricket frogs, *Acris*. *Evolutionary Biology*, 19: 147–214.
- Pagel, M. D. 1999. Inferring historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401: 877–884.
- Pombal, Jr. J. P. & A. A. Madureira, 1997. A new species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic rain forest of northeastern Brazil. *Alytes*, 15: 105–112.
- Ponssa, M. L. & W. R. Heyer, 2007. Osteological characteristics of four putative species of the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae), with comments on intra- and interspecific variation. *Zootaxa*, 1403: 37–54.
- Prado, C. P. de A., M. Uetanabaro & F. S. Lopes, 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, 34 (1): 135–139.
- Rodriguez, L. O. & W. E. Duellman, 1994. Guide to the Frogs of the Iquitos Region, Amazonian Peru. Lawrence, Kansas. Asociación de Ecología y Conservación, Amazon

- Center for Environmental Education and Research, and Natural History Museum, The University of Kansas. 80 pp.
- Rossa-Feres, D. C.; M. Menin & T. J. Izzo., 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia*, 87: 93–100.
- Sazima, I. 1975. Hábitos reprodutivos e fase larvária de *Leptodactylus mystacinus* e *L. sibilatrix*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Campinas, Campinas São Paulo. Dados não publicados.
- Schluter, A. & J. Regös, 1996. The tadpole of *Lithodytes lineatus* - with notes on the frog resistance to leaf-cutting ants (Amphibia: Leptodactylidae). *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde*, 4: 1–4.
- Silva, W. R., A. A. Giaretta & K. G. Facure, 2005. On the natural history of the South American pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 39(7): 555–566.
- Solano, H. 1987. Algunos aspectos de la biología reproductiva del sapito silbador *Leptodactylus fuscus* (Schneider) (Amphibia: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 8: 11–128.
- Stebbins, R. C. & N. W. Cohen, 1995. A natural history of Amphibians. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 316 pp.
- Wells, K. D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior*, 25: 666–693.

Capítulo 1

Ecologia reprodutiva de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*

(Anura, Leptodactylidae)

I. Introdução

Os anfíbios anuros estão entre os vertebrados que mais apresentam variedade de modos reprodutivos, i.e. variações entre os locais de deposições dos ovos, local de desenvolvimento das larvas, presença ou não de cuidado parental, entre outros fatores (sensu Duellman & Trueb, 1986; Haddad e& Prado, 2005).

No Brasil, entre as espécies que apresentam características outras para deposição dos ovos estão os Leptodactilidae e Leiuperidae (sensu Frost et al., 2006), onde a postura de ovos é realizada em ninhos de espuma construídos pelos parentais com o desenvolvimento dos ovos inicialmente neste ninho e posteriormente podendo (e.g. espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*) ou não (e.g. *Physalaemus*) completar o desenvolvimento na água.

O ninho de espuma é encontrado na maioria das espécies Leiuperidae e Leptodactilidae. Em grande parte das espécies de Leiuperidae, os ovos são colocados em ninhos de espuma em ambientes temporários ou permanentes (Bokermann, 1967; Cei, 1980; Heyer et al., 1990; Giaretta & Menin, 2004; Giaretta & Facure, 2006).

As espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* são de pequeno porte (máximo de 30 mm), marrom-acinzentadas com ou sem faixas longitudinais no dorso; ventre geralmente creme com ou sem grânulos enegrecidos; corpo alongado e focinho em forma de espátula; saco vocal simples e membros posteriores curtos e robustos. Habitam tanto áreas florestais (e.g. *L. andreae* e *L. marmoratus*), como abertas (e.g. *L. hylaedactylus* e *L. diptyx*) (Heyer & Maxson, 1982). Os machos deste grupos escavam câmaras subterrâneas onde é depositado o ninho de espuma e posteriormente colocados os ovos, onde podem apresentar o desenvolvimento parcial ou total dentro deste ninho de espuma (De La Riva, 1995; Kokubum & Giaretta, 2005)

II. Objetivos

Descrever comparativamente a ecologia reprodutiva, através de parâmetros como fecundidade (número e diâmetro de ovos), ambiente utilizados por adultos e girinos, e aspectos comportamentais de quatro espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, em função do ambiente utilizado (áreas de terra firme e áreas de terra inundável).

III. Material e Métodos

1. Áreas de estudo:

Todas as localidades amostradas durante o período de 2004-2008 estão dipostas na Figura 1 e comentadas com mais detalhes durante o decorrer do texto.



Figura 1. Mapa das localidades amostradas durante o período de 2004-2008 para a obtenção de dados ecológico/comportamentais das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*.

1. Rio Branco (AC), 2. Guiana Francesa, 3. Brasília (DF), 4. Corumbá (MS), 5. Itatiba e Itapeva (SP), 6. Uberlândia (MG).

a. Município de Rio Branco, Acre (Figura 1, número 1)

Observações foram realizadas em dois períodos (novembro/1998 a janeiro/1999 e dezembro/2005) na Universidade Federal do Acre e Parque Ecológico Chico Mendes, ambos locais no município de Rio Branco (ca. 09° 56,800'S e 67° 53,100'W; 9° 57,750'S and 67°51,520'W; 160m altitude), estado do Acre, norte do Brasil. O clima regional é do tipo AM (Köppen) tropical úmido, com a estação seca/fria (maio/setembro) e quente/úmida (outubro/abril). O índice pluviométrico anual é acima de 2000 mm (Brasil, 1976).

b. Município de Uberlândia, Minas Gerais (Figura 1, número 6)

Este trabalho foi realizado em dois municípios no Triângulo Mineiro: nas cidades de Uberlândia (18°, 55'S; 48°, 17'W) e Perdizes (19°, 13' 35,1``S; 47°, 08' 42,6``W, 960 m; ca. 100 km a leste de Uberlândia), Estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. O período de estudo foi de setembro de 1999 a dezembro de 2003. Em Uberlândia, a vegetação original consiste em Cerrado (Araújo et al., 1997), na qual ainda pode ser encontrado em algumas áreas periféricas da cidade. Em Perdizes, observações foram conduzidas na Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental de Galheiro (CEMIG – Centrais Elétricas de Minas Gerais), onde as formações vegetacionais incluem, inclusive, Floresta Semidecídua (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). O clima regional apresenta duas estações bem definidas, um verão chuvoso/quente (setembro/março) e um inverno seco/frio (abril/agosto), na qual ocorrem geadas ocasionais (Rosa et al., 1994). A precipitação anual é em torno de 1550 mm, variando de 750 a 2000 mm.

c. Município de Corumbá, Mato Grosso do Sul (Figura 1, número 4)

O estudo desta espécie – *L. diptyx* foi realizado na Base de Estudos do Pantanal (BEP)/ Universidade Federal do Mato Grosso do sul, Pantanal Sul, município de Corumbá,

estado do Mato Grosso do Sul, sudoeste do Brasil (19°34'S; 57°00'W). O Pantanal é uma área plana inundável, com aproximadamente 140.000 km² e uma elevação altitudinal entre 75 e 200 m acima do nível do mar, delimitada pelo Rio Paraguai a oeste e áreas mais elevadas no lado leste (Por, 1995, citado em Prado et al., 2005a). A região é caracterizada por um clima sazonal do tipo AW (Köppen) com um verão chuvoso de outubro a abril e um inverno seco de maio a setembro. Inundações anuais ocorrem no Pantanal, e no local de estudo (próximo ao Rio Miranda), inundações são comuns de janeiro a abril, embora durante o período específico de estudo (novembro de 2006) ainda não haviam ocorrido inundações nos locais de reprodução da espécie em estudo.

d. Município de Brasília, Distrito Federal (Figura 1, número 3)

Este trabalho foi realizado no Poço Azul, uma área dentro da Área de Proteção Ambiental de Cafuringa, situada no noroeste do quadrilátero representado pelo Distrito Federal (15°30' e 15° 40' Sul e 47° 50' e 48° 12' Oeste). O clima regional é sazonal do tipo AW (Köppen) com um verão chuvoso de outubro a abril e um inverno seco de maio a setembro. A vegetação onde foi encontrada esta espécie – Campos Úmidos, não são tão comuns como em outras áreas de Distrito Federal e do Brasil Central. Eles surgem devido à aproximação do lençol freático da superfície do terreno. Como esta aproximação é maior no período chuvoso, é neste período que o solo fica todo encharcado e com isto ocorre a formação de corpos d'água temporários (neste caso córregos e pequenas poças). As vegetações predominantes são gramíneas e ciperáceas (SEMARH, 2006).

e. Montanhas Parakaima (Guiana Francesa) (Figura 1, número 2)

Dados utilizados neste estudo (Kok et al., 2007) foram obtidos, pelo autor sênior, durante diversas campanhas entre outubro de 2000 e junho de 2006, em diferentes localidades na região das Montanhas de Parakaima, Guiana Francesa: Parque Nacional

Kaieteur, Monte Ayanganna, Monte Wokomung, e Montanhas Merume, entre 430 e 1400 m de altitude.

f. Municípios de Itatiba e Itapeva (São Paulo) (Figura 1, número 5)

Dados sobre a biologia desta espécie foram coligidos durante as estações de 2005/2006 e 2006/2007, sobre o ambiente de ocorrência de adultos e girinos, além de informações sobre a arquitetura das câmaras subterrâneas.

g. Outras localidades

Outras localidades foram visitadas e amostradas por um período de pelo menos dois dias, sendo: Ribeirão Pires e Paranapiacaba (SP), Morretes e Paranaguá (PR), Caldas Novas e Planaltina de Goiás (GO), Belém e Peixe-Boi (PA), Reserva Ducke e Bairro de Acaricoara, ambos locais em Manaus (AM); Blumenau, Florianópolis e Itapema (SC), na busca de mais informações sobre ambientes de atividade dos adultos, desovas e local de reprodução de desenvolvimento dos girinos. Além destas localidades, outras informações (e.g. ambientes de reprodução, características das desovas) foram obtidas para comparações, a partir de relatos de pesquisadores para as seguintes localidades: Salvador (Bahia), Pacoti e Viçosa (CE).

2. Coleta de dados:

2.1. Coleta de desovas e fixação de ovos e girinos

As desovas encontradas em campo foram fixadas em formol 5% e medidas, quanto ao número de ovos e o maior diâmetro de pelo menos cinco (5) ovos para se estimar a média, da mesma maneira que nos complementos ovarianos. A identificação de desovas foi feita com base no acompanhamento de casais em corte (quando possível), locais onde machos estavam vocalizando e através da comparação de características diagnósticas, como

tamanho e formato, com os ninhos de espuma de outras espécies de *Leptodactylus*. Além destas observações, foram escolhidos locais onde somente machos das espécies apresentavam-se em atividade de vocalização.

A identificação precisa dos girinos foi feita, utilizando a observação direta dos locais onde machos vocalizavam e através das comparações com girinos de outras espécies de Leptodactylidae simpátricas (p.e. espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*). A determinação dos estágios larvais das espécies foi feita com base na tabela de Gosner (1960).

Todos os ovos de desovas encontradas no ambiente natural foram medidos e retirados o diâmetro e o número de ovos por desova. Somente ovos com diâmetro acima de 2mm foram considerados como indicador de maturidade e ovos menores que 2mm foram descartados.

2.2. Coleta e preparação das câmaras subterrâneas

A procura de câmaras subterrâneas foi feita através da marcação de locais onde havia machos em atividade de vocalização, e, depois, durante o dia procurava-se por procura ativa da área circunvizinha destes locais.

Os moldes das câmaras subterrâneas de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* foram confeccionados em gesso, visando obter uma melhor definição do formato e das suas proporções (comprimento, largura e altura) (ver Giaretta & Kokubum, 2004 para comparações). Todos os moldes foram medidos com paquímetro de metal de precisão 0,05mm.

2.3. Morfologia dos adultos e girinos

A única medida utilizada neste trabalho foi o comprimento rostro-cloacal (CRC) dos machos, para definir o tamanho dos indivíduos em cada população amostrada, além de se comparar estas medidas com a de outras espécies de *Leptodactylus* na literatura. Os machos foram medidos com paquímetro de precisão 0,05mm.

Os girinos foram medidos usando-se ocular micrométrica de precisão 0,01mm. Os girinos de *Leptodactylus martinezi*, *Leptodactylus* sp (Uberlândia, MG) e *L. aff hylaedactylus* (Rio Branco, AC) foram descritos baseados, principalmente em espécimes entre os estágios 37 - 42 (Gosner, 1960). Para *Leptodactylus diptyx* foram utilizados girinos entre os estágios 27 - 28 (Gosner, 1960); para a nomenclatura de todas as estruturas utilizou-se McDiarmid & Altig (1999). A nomenclatura utilizada foi a seguinte: TL (comprimento total); BL (comprimento do corpo); TAL (comprimento da cauda); IND (distância internasal); DIO (distância interorbital); MTH (largura máxima da cauda); TMH (largura do músculo da cauda). O aparato bucal dos girinos também foi baseado em McDiarmid & Altig (1999), na qual 0/0 representa a ausência de denticulos na parte superior/inferior da boca e quando aparece, por exemplo, a fórmula 2(2)/3(1) significa que existem duas fileiras de denticulos na parte superior e três na parte inferior, sendo que a parte superior possui a segunda fileira de denticulos dividida e a parte inferior, a primeira fileira de denticulos dividida.

2.4. Observações naturalísticas e experimentais de comportamento

2.4.1. Comportamento reprodutivo dos adultos

As observações naturalísticas foram concentradas nas atividades de canto, comportamentos de corte e territoriais, construção de câmaras, postura de ovos e

comportamentos de girinos. O acompanhamento dos comportamentos dos animais foi feito inicialmente por amostragem de varredura e, uma vez constatado um evento relevante ou raro, este foi acompanhado por amostragem de comportamento através de registro contínuo, procurando-se medir a frequência, duração, latência e seqüência dos eventos e estados (Martin & Bateson, 1986).

Nas observações de corte, foram acompanhados casais até a entrada nas câmaras subterrâneas. Todos os movimentos executados pelos indivíduos eram observados e marcados imediatamente. Nas observações territoriais, foram observados os comportamentos dos machos (variação de cantos e outras interações).

2.4.2. Experimentos de comportamento dos girinos

Os girinos de *Leptodactylus* sp Uberlândia e *L. aff hylaedactylus* foram expostos à experimentação em laboratório (Laboratório de Taxonomia, Ecologia Comportamental e Sistemática de Anuros Neotropicais, Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais) procurando-se determinar se estas espécies possuíam a capacidade de formar espuma independentemente dos parentais. Foi determinado o estágio, segundo a tabela de Gosner (1960), em que o girino se encontrava durante o experimento, e colocados girinos em diversos estágios de desenvolvimento, a fim de se estimar o estágio em que os mesmos ainda conseguiam apresentar este comportamento.

No experimento de produção de espuma, em laboratório, as larvas eram retiradas do ninho de espuma e lavadas em água até a completa remoção da espuma. Grupos eram mantidos em tubos de filme fotográfico. O ambiente de manutenção das larvas foi mantido em condições de alta umidade, porém, sem água onde pudessem nadar. As larvas em

experimentação foram monitoradas a cada 2 - 4 horas, para averiguação de motilidade e produção de espuma.

No experimento com *Leptodactylus* sp Uberlândia, foram colocados sob experimentação girinos do mesmo tamanho (ca. de 13 – 15 mm de comprimento total), entre os estágios 36 – 42. Os três grupos de experimentos continham cinco, seis e 11 girinos cada. O experimento foi conduzido no escuro, com iluminação natural e temperatura variando de 23 – 30° C. Os girinos foram acompanhados durante 60h, em intervalos de 3 – 8 h.

No experimento para a espécie de *L. aff hylaedactylus* foram utilizados girinos entre os estágios 29 - 36. Os tratamentos continham seis (n = 1) e nove (n = 1) girinos. A temperatura durante o experimento foi entre 27 - 35°C. Os girinos foram acompanhados durante 30 horas, em intervalos de 3 – 4 h.

2.5. Cantos de anúncio e cantos territoriais

Todos os cantos de anúncio e para algumas espécies, também outros cantos (territoriais ou agressivos), seguem descritos no Capítulo 2 (Diversidade acústica de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*).

2.6. Espécimes-testemunho

Os adultos e girinos estão depositados na Coleção AAG-UFU, do Museu de Biodiversidade do Cerrado, na Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais (AAG-UFU 4091; 4240 – 4253; 4254 – 4258; 4259 – 4260; 4261 – 4266; 4267 – 4273; 4275; 4276; 4277; 4278 – 4280; 4296).

As fêmeas de *Leptodactylus martinezi* analisadas para se obter dados de fecundidade estão depositadas na Coleção Herpetológica da UnB (CHUNB 24407, 24410, 24411, 24415, 24418, 24436, 24437, 24440) Todo este material é proveniente de Palmas, Tocantins e não foi coletado pelo autor deste trabalho.

Os moldes em gesso estão tombados sob os números AAG-UFU 4240, 4250, 4255, 4258, 4259, 4260, 4290, 4296.

Os cantos analisados estão depositados na Coleção AAG-UFU do Museu de Biodiversidade do Cerrado, da Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais e nas Coleções Particulares: Phylipe Kok (PK), Luis Felipe Toledo (LFT) Igor Joventino (IJ), Jorge Jim (JJ), Rodrigo Lingnau (RL), Marcelo Napoli (MN), Ariovaldo A. Giaretta (AAG) e Marcelo N. de C. Kokubum (MNCK) (Tabela 1).

Tabela 1. Cantos analisados de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, localidade de coleta, número de indivíduos analisados por espécie (N/E) e número-tombo do arquivos sonoro.

Espécie	Cidade, Estado	N/E	Arquivo sonoro
<i>L. lutzi</i>	Montanhas Parakaima, Guiana Francesa	15/3	PK 1384, 13285, 1386
<i>L. andreae</i>	Peixe-Boi, PA	90/9	MNCK -013 – 022 Peixe-Boi, Belém, PA
<i>L. aff hylaedactylus</i>	Manaus, AM	50/5	MNCK - 003–015 Manaus, AM
<i>L. aff hylaedactylus</i>	Reserva Ducke, Manaus, AM	60/6	MNCK – 028-053 Manaus, AM
<i>L. aff andreae</i>	Reserva Ducke, Manaus, AM	60/6	MNCK – 054-065 Manaus, AM
<i>L. aff hylaedactylus</i>	Rio Branco, AC	80/16	MNCK – 067-087 Rio Branco, AC
<i>L. sp1 Rio Branco</i>	Rio Branco, AC	30/3	MNCK – 010-013 Rio Branco, AC
<i>L. sp2 Rio Branco</i>	Rio Branco, AC	10/1	MNCK 014 Rio Branco, AC
<i>L. sp Cacoal</i>	Cacoal, RO	20/2	MNCK – 014-016, 019,020 Cacoal, RO
<i>L. sp Pacoti</i>	Pacoti, CE	10/1	IJ - 29_01_2008
<i>L. sp Carnaubearas</i>	Carnaubeiras, CE	10/1	IJ – 01_05_2006
<i>L. sp Salvador</i>	Salvador, BA	10/1	MN – Adenomera 3A
<i>L. sp Passo do Camaragibe</i>	Passo do Camaragibe, AL	10/1	LFT – Adenomera sp Passo do Camaragibe AL trecho 2
<i>L. sp Uberlândia</i>	Uberlândia, MG	30/5	MNCK, AAG
<i>L. sp</i>	Itapeva, SP	20/2	AAG - AdenobokermSP1AAGm, 2, 3
<i>L. sp</i>	Itatiba, SP	20/2	MNCK -17-025 Itatiba, SP
<i>L. sp</i>	Botucatu, SP	20/2	JJ – Adenomera 1-5 Botucatu, SP
<i>L. aff marmoratus</i>	Paranapiacaba, SP	30/3	MNCK – 018-020 Paranapiacaba, SP
<i>L. sp</i>	Paranapiacaba, SP	30/3	AAG – 001 –3 AAGd, Paranapiacaba, SP
<i>L. aff marmoratus</i>	Caraguatatuba, SP	50/5	MNCK – 029-035 Caraguatatuba, SP
<i>L. bokermanni</i>	Paranaguá, PR	80/8	MNCK – 080-092 Paranaguá, PR
<i>L. sp Morretes</i>	Morretes, PR	30/3	MNCK – 061-068 Morretes, PR
<i>L. sp2 Morretes</i>	Morretes, PR	10/1	RL2ind1 Morretes, PR
<i>L. sp3 Morretes</i>	Morretes, PR	10/1	RL3ind1 Morretes, PR
<i>L. sp Florianópolis</i>	Florianópolis, SC	20/2	MNCK – 063-064 Florianópolis, SC
<i>L. sp Itapema</i>	Itapema, SC	30/3	MNCK – 054-059 Itapema, SC
<i>L. sp Blumenau</i>	Blumenau, SC	60/6	MNCK - 043-050 Blumenau, SC
<i>L. martinezi</i>	Brasília, DF	70/7	MNCK -003-009, 028-040, 109 Brasília, DF
<i>L. diptyx</i>	Corumbá, MS	80/8	MNCK – 058-073, 085-090
<i>L. sp Cuiabá</i>	Cuiabá, MT	10/1	MNCK – 008 Cuiabá, MT

IV. Resultados

1. *Leptodactylus* sp (Uberlândia, Minas Gerais) (Anexo 1)

Os machos desta espécie cantam exclusivamente em áreas abertas, entre capim ou folhagem (Figuras 2A, B); nunca em ambientes florestais, como foi observado em duas áreas: Perdizes (ca. de 100 Km de Uberlândia) e algumas Matas de Galeria na região de Araguari - Uberlândia. No começo da estação reprodutiva (outubro), os machos começam a vocalizar perto (< 20 m) de corpos d'água permanentes (e.g. Veredas), mas, posteriormente, quando as chuvas mantêm-se constantes, eles começam a vocalizar em locais afastados de corpos d'água (> 500 m). Os machos vocalizaram no solo ($n = 15$) (Figura 2F) ou empoleirados (ca. 30 cm altura) em locais altos, como folhas, galhos caídos, no capim, e formigueiros. Eles podem vocalizar exposto em áreas recentemente queimadas ou ambientes antropizados, como jardins ou terrenos baldios, ou em locais mais escondidos, como a densa vegetação (< 100 m altura) de capim e gramíneas.

As câmaras subterrâneas desta espécie são aproximadamente esféricas, com a câmara principal possuindo um diâmetro médio de 35,1 mm (Desvio padrão (DP) = 2,7; $n = 5$ moldes); a entrada é elíptica (aproximadamente 6 x 9 mm), direta (Figura 2C). Não existe túnel ligando o ambiente externo e a câmara principal. Geralmente a entrada está voltada para cima ou levemente lateral. Exames das paredes da câmara revelaram traços do focinho dos machos.

As desovas (Figuras 2D, 2E) apresentam coloração branca. Estas desovas ($n = 9$) apresentaram em média 10,6 (DP = 2,13; 6 - 13 ovos ou girinos). Os ovos (porção vitelínica) têm em média 3,7 mm (DP = 0,06; $n = 19$ ovos; $n = 2$ desovas), e apresentam coloração creme-amarelada, não são pigmentados. O número de ovos, estimado dos ovos ovarianos, variou entre sete (7) e 13 (média = 10; DP = 1,7; $n = 21$).

O ambiente de desenvolvimento dos girinos nesta espécie é totalmente dentro do ninho de espuma, dentro da câmara subterrânea, no solo úmido.

Morfologia do girino (Figura 3): Os girinos, no estágio 35, apresentam fórmula dentária: 0/0 (ausência de dentículos); aparato oral: anteroventral; papilas marginais: um gap (lacuna) amplo anterior e estreito posteriormente; papilas sub-marginais: ausente; disco emarginado: ausente; narinas: mais próximas do focinho que dos olhos (vista dorsal); tubo ventral curto e media; posição do olho: dorsolateral; espiráculo: sinistro, não formando um tubo livre; mandíbula superior cornificada, amplamente arqueada, borda serrilhada; mandíbula inferior cornificada: formato de “V”, borda serrilhada; nadadeira dorsal: baixa, arredondada; formato do corpo: ovalado (vistas dorsal e lateral); padrão de cores: cauda esbranquiçada, corpo marrom no dorso e lados, ventre translúcido (amarelado); comprimento total: 13,5 mm.

O comportamento de corte (n = 7 eventos parciais): Uma fêmea se aproxima de um macho vocalizando e o toca na porção lateral do corpo. Após o contato, o macho começa a se mover em direção a uma câmara subterrânea previamente escavada (distante 20-50 cm do sítio inicial de vocalização, entrando primeiro que a fêmea). Quando dentro da câmara, o macho começa a emitir cantos (não gravado). Após a entrada da fêmea, o macho pode (n = 1) ou não (n = 6) retornar e bloquear a entrada da câmara, com a cabeça voltada para fora.

O comportamento territorial (n = 4 eventos) ocorreu quando um macho intruso aproximou-se do sítio de outro macho (residente) a uma distância menor que 30 cm. O macho residente mudou o canto de anúncio para um canto territorial. Caso o macho se

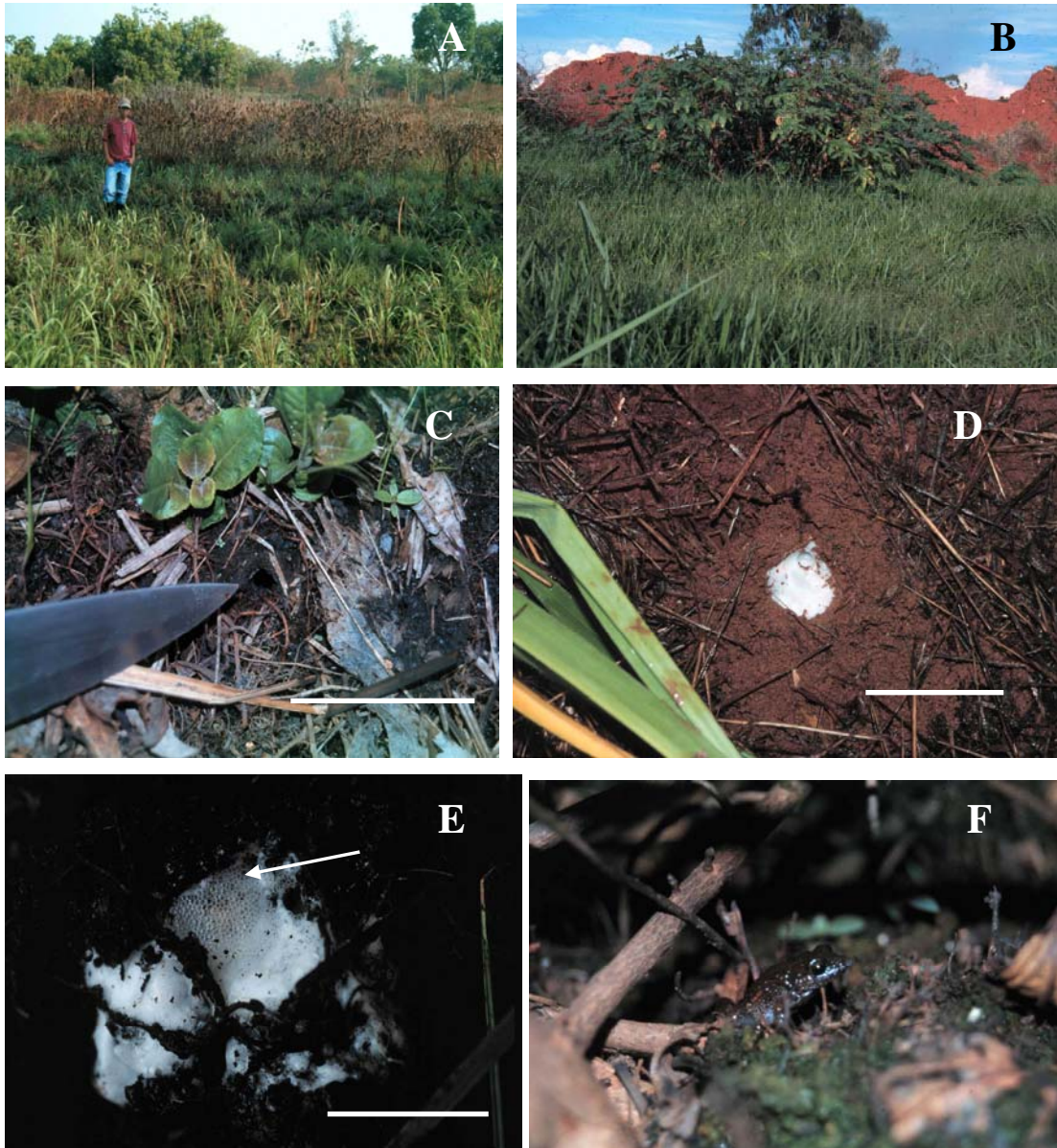


Figura 2. Ambientes utilizados por *Leptodactylus* sp, no município de Uberlândia, MG. Em A: área de capim próximo a uma Vereda, no Clube Caça & Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia, MG e B: terreno baldio em um bairro urbano de Uberlândia; C: vista superior da abertura (ca. de 1,5 cm) de uma câmara subterrânea (escala: 6 cm); D: vista superior do ninho de espuma em uma câmara subterrânea parcialmente aberta (escala 3cm); E: ninho de espuma com girinos de *L. sp.* A seta indica um girino. Notar a diferença da espuma próxima a seta que se assemelha a bolhas, enquanto que mais abaixo e a esquerda da seta, a espuma apresenta aspecto mais viscoso; F: macho de *L. sp* vocalizando sob a vegetação, próximo a arbustos.

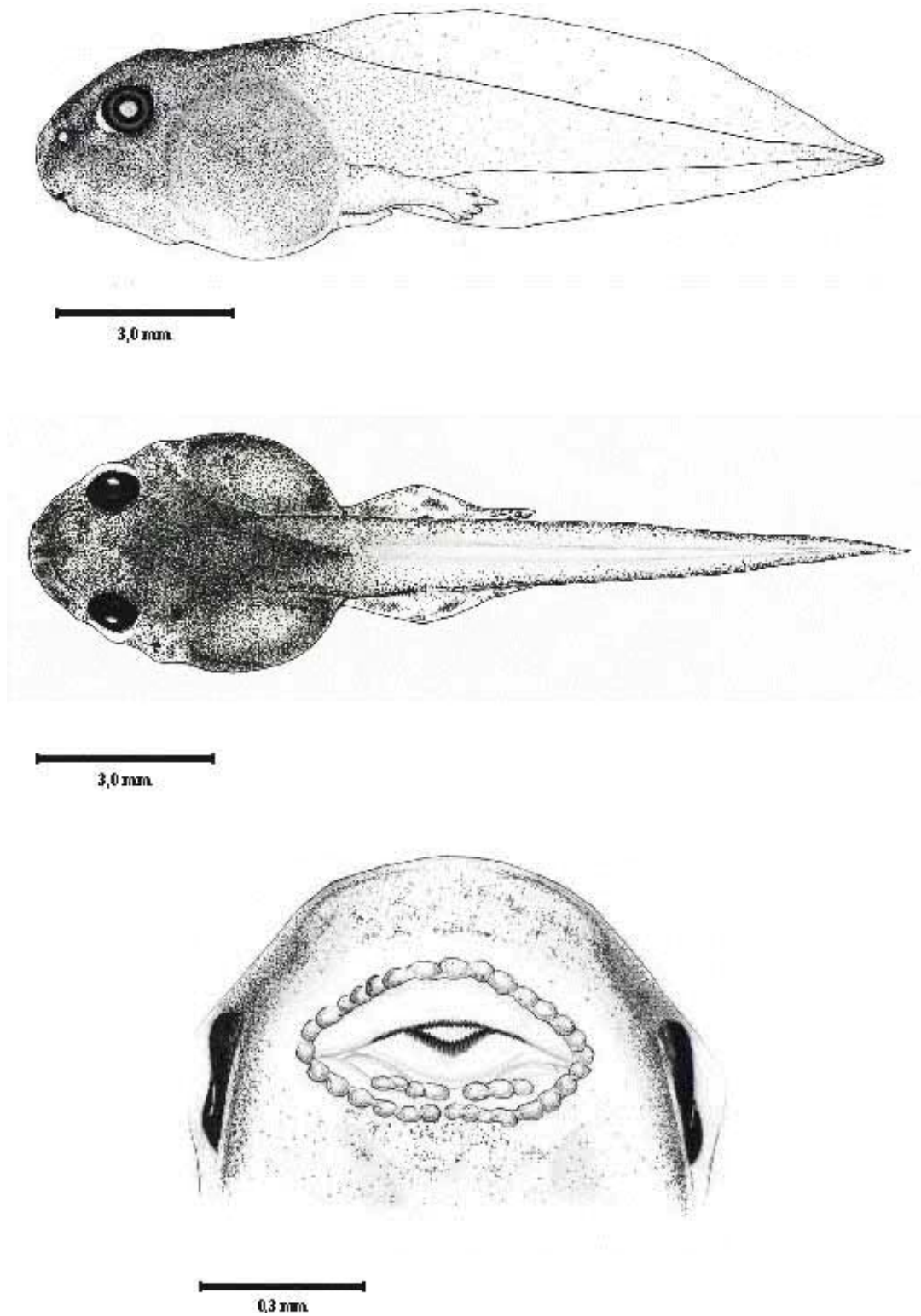


Figura 3. Girino de *Leptodactylus* sp de Uberlândia, Minas Gerais. Acima: vista lateral; meio: vista dorsal e abaixo: aspecto da boca. Estágio 35.

aproximasse mais perto que 20 cm, ambos iniciavam o confronto físico. O combate mais longo durou meia hora. Durante a luta, machos batem um no outro com o focinho e tentam deslocar o macho oponente entrando sob o mesmo. Estas lutas foram conduzidas dentro de uma área de 20 cm de diâmetro. Ambos os machos emitiram cantos agressivos durante o confronto.

Após dez horas, todos os grupos de girinos testados estavam envoltos em uma espuma renovada. Esta nova espuma foi produzida suficientemente para que os girinos pudessem nadar livremente dentro dela. Os girinos produziram espuma pela liberação de “bolhas” pela boca, quando subiam para a superfície, onde a espuma apresenta aspecto menos viscoso que a espuma produzida pelos parentais (Figura 2E).

***2. Leptodactylus diptyx* (Corumbá, Mato Grosso do Sul)**

Os machos desta espécie foram observados vocalizando em áreas abertas (Figuras 4A, B), próximos a áreas com capim denso, ou locais abertos, com vegetação rasteira de gramíneas, junto a folhas caídas, próximos ou não a ambientes antrópicos.

Os girinos desta espécie foram encontrados em ambientes inundáveis. O local em que as câmaras subterrâneas estavam é susceptível a inundações, uma vez que estão próximos a um rio e estão sob palafitas.

Um total de 14 câmaras subterrâneas foi encontrado na BEP, das quais 13 foram caracterizadas, apresentando um formato quase esférico. Na maioria dos casos ($n = 5$) a câmara apresentava um formato quase esférico (Figura 6A esquerda). Em outros casos ($n = 3$), a câmara subterrânea apresenta um formato semi-esférico (Figura 6A direita), onde o teto estava somente coberto por folhas ou restos vegetais e/ou terra. A altura da câmara subterrânea apresentou entre 16,55 - 37,60 mm ($27,738 \pm 5,74$) e largura entre 31,20 - 39,20

mm ($35,042 \pm 2,32$). Em dois casos conseguiu-se medir a entrada da câmara subterrânea, onde a entrada variou entre 1,30-1,55 mm (Figura 4D).

Foram encontradas seis desovas com ovos e/ou girinos (Figuras 4E, F), das quais duas somente com ovos ($n = 33$; $n = 33$), três somente com girinos ($n = 26$; $n = 41$; $n = 146$) e uma com ovos e girinos ($n = 16$ ovos e $n = 31$ girinos). O número de ovos/girinos foi entre de 26 - 146 ($54,33 \pm 45,49$) e o diâmetro de 2,4 - 3,0 ($2,73 \pm 0,18$). Em alguns casos foram encontradas câmaras subterrâneas próximas ca. 10 cm uma da outra (Figura 4C).

Morfologia do girino (Figura 5): Os girinos ($n = 7$), no estágio 29 apresentaram o corpo ovalado (vista lateral) e piriforme (vista dorsal). O corpo é mais achatado dorso-ventralmente que horizontalmente. A coloração dorsal é translúcido-branco com pontos enegrecidos, mais densos entre as regiões dos olhos e parte posterior do corpo. As nadadeiras são translúcidas, com pontos enegrecidos dispersos. Os olhos são dorso-laterais, em vistas dorsal e lateral. O ventre é translúcido com pontos enegrecidos dispersos. A parte superior da cauda está inserida na junção corpo-cauda. As narinas são ovaladas e situadas dorso-lateralmente. A nadadeira superior é mais alta no último terço da cauda. O espiráculo é esquerdo e mediano. A boca, vistas lateral e dorsal apresentam franjas evidentes. A ponta da cauda é arredondada. O comprimento do corpo é ca. de 36% do comprimento total. O comprimento total dos girinos é de 9,8 – 11,3 mm ($10,4 \pm 0,57$) e o comprimento do corpo é de 3,5 – 4 mm ($3,8 \pm 0,17$). A altura máxima da cauda é de 1 – 1,5 mm ($1,257 \pm 0,17$). A distância entre os olhos é 1,3 – 1,4 mm ($1,34 \pm 0,04$). O diâmetro dos olhos é de 0,5 – 0,6 mm ($0,57 \pm 0,04$). A distância entre narinas é de 0,5 – 0,8 mm ($0,58 \pm 0,1$). O comprimento da cauda é de 6 – 7,3 mm ($6,657 \pm 0,46$) e a altura máxima da cauda entre 1 – 1,5 mm ($1,257 \pm 0,17$). O aparato bucal dos girinos é 2(1)/3(1), com as primeiras fileiras superior e

inferior de dentículos bipartidos. A porção inferior da boca é totalmente franjada e a parte superior sem franjas.

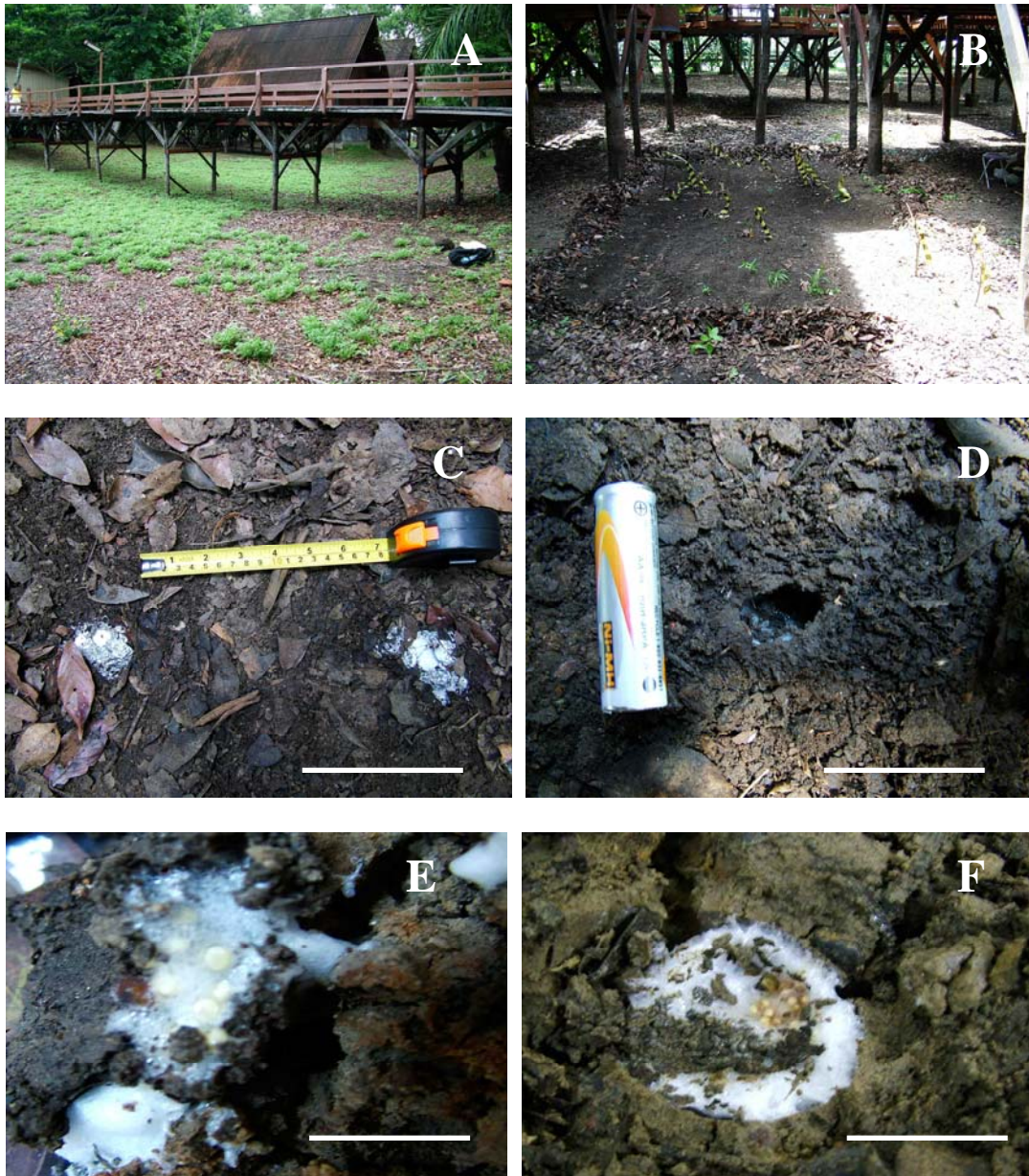


Figura 4. Ambientes utilizados por *Leptodactylus diptyx* na Base de estudos do Pantanal, Corumbá, UFMS, em A: ambiente próximo a um rio, onde machos vocalizavam próximos/sob palafitas. B: área de 9 m², onde foram encontradas 14 câmaras subterrâneas de *L. diptyx* (cada fita zebra representa uma câmara). C: duas câmaras subterrâneas próximas preenchidas com gesso (escala: 3 cm); D câmara subterrânea parcialmente aberta, com a presença de um ninho de espuma (escala: 3 cm); E: ninho de espuma exposto com ovos creme-amarelados (escala: 3 cm); F: ninho de espuma em uma câmara subterrânea, com ovos (escala: 3 cm).

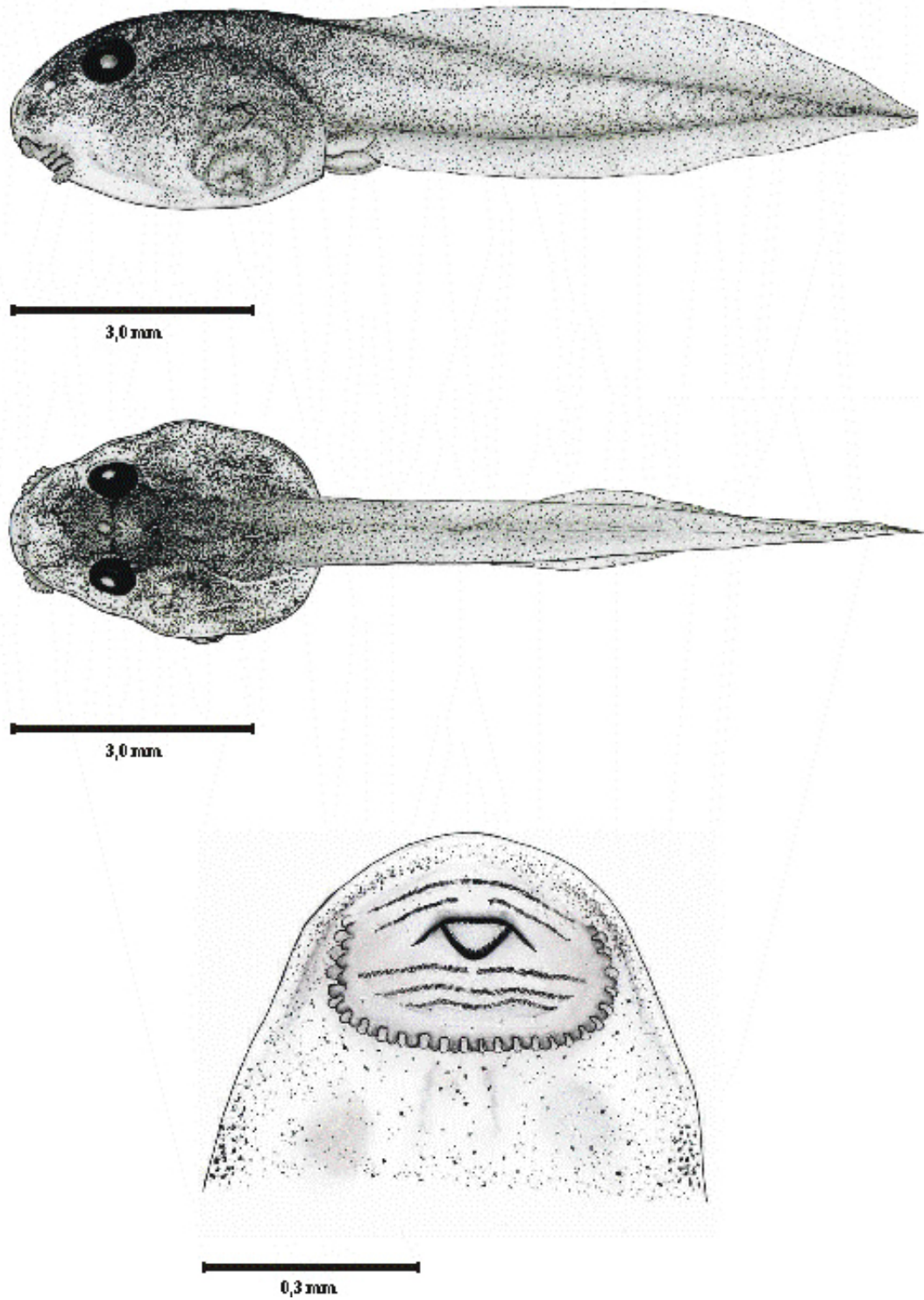


Figura 5. Girino de *Leptodactylus diptyx* de Corumbá, Mato Grosso do Sul. Acima: vista lateral; meio: vista dorsal e abaixo: aspecto da boca. Estágio 29.

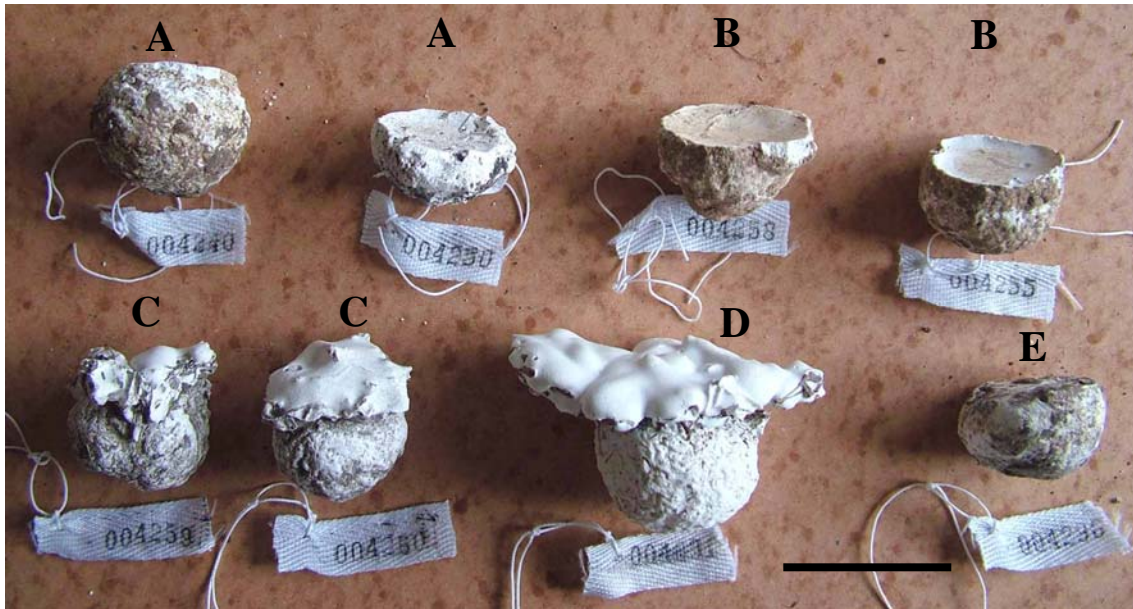


Figura 6. Vista lateral dos moldes em gesso das câmaras subterrâneas de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Em A: duas câmaras de *L. diptyx*; em B: duas câmaras de *L. aff hylaedactylus*; C: duas câmaras de *L. martinezi*; D: uma câmara subterrânea de *L. sp* (município de Itapeva, SP); E: uma câmara de *L. sp1* (Morretes, PR). Escala: 3 cm. Notar que alguns moldes são semi-esféricos e outros esféricos. A numeração sob cada molde representa o número-tombo (AAG-UFU).

3. *Leptodactylus aff hylaedactylus* (Rio Branco, Acre)

Artigo publicado no South American Journal of Herpetology, em abril de 2008, em conjunto com o Dr. Moisés B. de Sousa (Anexo 3).

Leptodactylus aff hylaedactylus foi encontrado reproduzindo durante a estação chuvosa (novembro a março), exclusivamente em áreas abertas, próximo a bordas de florestas, mas nunca em ambientes florestais (Figuras 7A - D). Os machos vocalizam entre o capim e folhas, próximos as câmaras subterrâneas. A atividade de vocalização se inicia durante o dia e no começo da noite, principalmente no amanhecer e entardecer. Em dias chuvosos (n = 2), os machos podem permanecer vocalizando durante o dia inteiro, inclusive nos horários mais quentes do dia.

Durante o comportamento de corte (n = 1), observou-se uma fêmea se aproximando de um macho vocalizante, que tocou com o seu focinho a parte posterior do macho. Após isto, o macho começou a mover-se em direção a uma câmara previamente escavada, ca. de 40 cm de posição inicial (i.e. sítio de vocalização). Quando o casal chegou na câmara subterrânea, o macho entrou primeiro e foi seguindo pela fêmea. Após a fêmea ter entrado, o casal permaneceu ca. de duas horas dentro da câmara subterrânea. Poucos minutos após, a fêmea deixou a câmara e o macho começou a vocalizar novamente. Em duas ocasiões, machos residentes foram ouvidos emitindo cantos territoriais que diferiam dos cantos de anúncio. O canto territorial é mais rápido (não registrado) e foi emitido quando um macho invasor se aproximou ca. de 2 m do macho vocalizante. Nenhum confronto físico foi observado para esta espécie.

Nesta espécie, os girinos desenvolvem dentro do ninho de espuma até a metamorfose, em locais com o solo úmido, sob capim ou gramíneas.

A estrutura da câmara subterrânea (Figuras 6B esquerda e direita) desta espécie consiste em uma câmara quase esférica sem um túnel. A altura da câmara foi entre 20 – 26,1 mm ($22,38 \pm 2,4$) e a largura entre 30,6 – 32,8 mm ($31,53 \pm 0,87$). Todas as câmaras não tinham o teto e estavam completamente cobertas por folhas ou terra.

Em duas ocasiões (02 de Janeiro de 1999 e 21 de dezembro de 2005), foram encontradas nove câmaras subterrâneas com ninhos de espuma contendo ovos e girinos em diversos estágios de desenvolvimento. Na primeira ocasião, a distância entre as câmaras subterrâneas foi ca. de 2m. Na segunda, as nove câmaras subterrâneas estavam posicionadas umas próximas das outras a uma distância variando de 10-30 cm, em uma área de 34 m². Em 05 de Janeiro de 1999 foram encontradas duas câmaras subterrâneas muito próximas uma da outra (ca. 10cm) com ninho de espuma e girinos (ver Anexo 3, Figuras 3 e 4). O número de ovos em cada ninho de espuma variou de 3 - 13 (n = 18 ninhos) e o diâmetro dos ovos variou entre 3,1 – 4,1 mm ($3,54 \pm 2,3$; n = 24 ovos). O tempo de desenvolvimento (ovo-metamorfose) durou de 11 a 13 dias (n = 7 ninhos de espuma) (Anexo 3, Tabela 1). As medidas dos girinos em diferentes estágios estão dispostas no Anexo 3 na Tabela 2. O desenvolvimento dos membros posteriores dos girinos foi após sete dias.

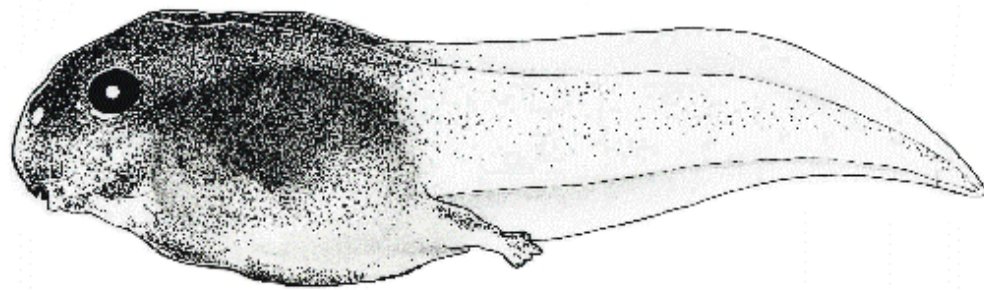
Morfologia do girino: Os girinos no estágio 37 (n = 1 ninho de espuma; 4 girinos) (Figura 8, acima, centro e abaixo) não tem dentes; o disco oral é antero - ventral; papilas marginais com um espaço (gap) anterior amplo e estreito posteriormente; papilas sub-marginais ausente; narinas posicionadas frontalmente, mais próximas do focinho que dos olhos (em vista dorsal); tubo ventral curto; abertura na porção mediana, com uma borda curta livre; olhos lateralmente posicionado (em vista dorsal); sem espiráculo; mandíbula superior cornificada, amplamente arqueada, com a borda serrada; mandíbula inferior

cornificada, estreitamente arqueada com a borda serrada; nadadeira dorsal arqueada, inserida na junção corpo/cauda, mais estreita que as a musculatura da cauda e nadadeira ventral na porção média da cauda; nadadeira ventral é levemente arqueada; cauda arredondada; corpo com formato oval (em vista dorsal e lateral); corpo marrom nas costas e lados; nadadeiras branco-translúcidas; cauda esbranquiçada, com pequenos pontos negros na porção muscular; ventre branco-translúcido ou amarelo com pontos negros. Corpo 51-68% do comprimento total em girinos no estágio 37; 52-59% no estágio 41 e 51-62% no estágio 42.

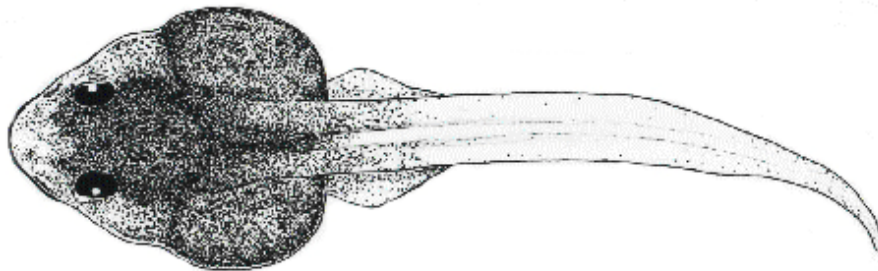
Após duas horas, em ambos os experimentos, os girinos produziram espuma, liberando bolhas das suas bocas.



Figura 7. Ambientes utilizados por indivíduos de *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* no Campus da Universidade Federal do Acre, no município de Rio Branco, Acre. Notar em todas as figuras que a vegetação predominante é o capim. Os machos foram observados em atividade reprodutiva neste ambientes, sob o capim, e também vocalizando sobre plantas do jardim (setas).



4,0mm



3,0mm



0,3mm

Figura 8. Girino *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* (Estágio 37, AAG-UFU 4295) do município de Rio Branco, estado do Acre, Brasil. Vistas lateral (acima) e dorsal (meio) do girino e, aparato oral (abaixo).

4. *Leptodactylus martinezi* (Brasília, Distrito Federal)

Os machos desta espécie foram encontrados vocalizando no solo, no meio de capim, em campos úmidos, que só encharcam no período de chuvas (de setembro a março) (Figuras 9A, B).

Os girinos foram encontrados em ambientes inundáveis, entre a vegetação de gramíneas, em pequenas poças ou filetes de água, formados pelas chuvas (Figura 9A e 9B).

As câmaras subterrâneas (Figuras 6C esquerda e direita) desta espécie apresentaram construção simples, com apenas uma câmara interna. As duas câmaras subterrâneas (AAG-UFU 4259; 4260) apresentaram formato esférico e são quase totalmente fechadas, com as seguintes dimensões: altura – 22 - 29 mm ($25,5 \pm 4,95$) e largura entre 30,7 - 32,9 mm ($31,8 \pm 1,55$). Uma das câmaras subterrâneas com ninho de espuma apresentou uma abertura no teto com aproximadamente 2,2 cm (Figura 9C). A outra câmara subterrânea com o ninho de espuma apresentou foi parcialmente destruída e apresentava uma abertura semelhante a anterior (Figura 9D).

As fêmeas ovadas (n = 8; CHUNB 24407, 24410, 24411, 24415, 24418, 24436, 24437, 24440; material tombado na Coleção Herpetológica da UnB de Palmas, Tocantins; não coletado pelo autor) apresentaram comprimento rostro-cloacal entre 23,4 - 25,15 ($24,19 \pm 0,58$), e o número e o diâmetro dos óvulos ovarianos foi, respectivamente de 14 - 33 ($23 \pm 5,3$) e 2,01 - 2,23 ($2,16 \pm 0,071$).

As desovas encontradas em campo (n= 3) (Figuras 9C, D) apresentaram entre 6 - 8 ovos ($7,33 \pm 1,15$) e mediram entre 2,4 - 2,6 ($2,5 \pm 0,082$; n = 7).

Morfologia do girino (Figura 10): O girino apresenta o corpo comprimido dorso-ventralmente; formato ovalado; corpo equivalendo a 1/3 do comprimento total; sifão

esquerdo; olho dorsal. O espiráculo é esquerdo e mediano. O corpo e a cauda são acinzentados, com pigmentos enegrecidos. A boca está posicionada antero-ventralmente. O olho é dorso-lateral (vistas dorsal e lateral). A porção distal da cauda é arredondada. A parte membranosa superior da cauda está inserida no segundo quarto. O aparato bucal apresenta fórmula dentária superior de 2(2) e inferior 2(1), com as primeiras fileiras superior e inferior de dentículos dividida. A primeira fileira superior também é estreita. Os girinos (n = 6) no estágio 27 apresentaram o comprimento total de 17,51 – 20,84 mm ($19,27 \pm 1,22$); comprimento do corpo de 5,84 – 6,91 mm ($6,91 \pm 0,78$); comprimento da cauda de 11,58 – 13,25 mm ($12,36 \pm 0,72$); distância inter-nasal de 0,84 – 1,17 ($1,04 \pm 0,11$); distância inter-orbital de 1,08 – 1,34 ($1,22 \pm 0,08$); altura do músculo da cauda de 0,75 – 1,08 ($0,87 \pm 0,14$); diâmetro do olho de 1 – 1,08 ($1,04 \pm 0,04$); e distância narina-borda do olho de 0,67 – 1,00 ($0,82 \pm 0,132$).

Em cativeiro, após ca. de 20 dias, dois recém-metamorfoseados apresentaram o comprimento rostro-cloacal de 12,55 e 7,45mm.

Comportamento do girino: Embora, os girinos desta espécie não tenham sido colocados sob experimentação, após algumas horas a desova já apresentava uma espuma diferente da espuma original (aspecto de bolhas).



Figura 9. Ambientes utilizados por *Leptodactylus martinezi*, no Poço Azul, Brasília, DF, em A e B. Em B, as fitas zebradas correspondem à marcação dos locais em que machos estavam vocalizando na noite anterior (notar também água próxima a estes locais); C: Aspecto superior de uma câmara subterrânea preenchida pelo ninho de espuma (neste caso foi retirada a vegetação sobre a câmara para a fotografia); D: uma câmara subterrânea preenchida por ninho de espuma e duas larvas em estágios iniciais expostas (neste caso, este local foi acidentalmente pisoteado e a espuma liberada para fora da câmara). As escalas correspondem a 2 cm.

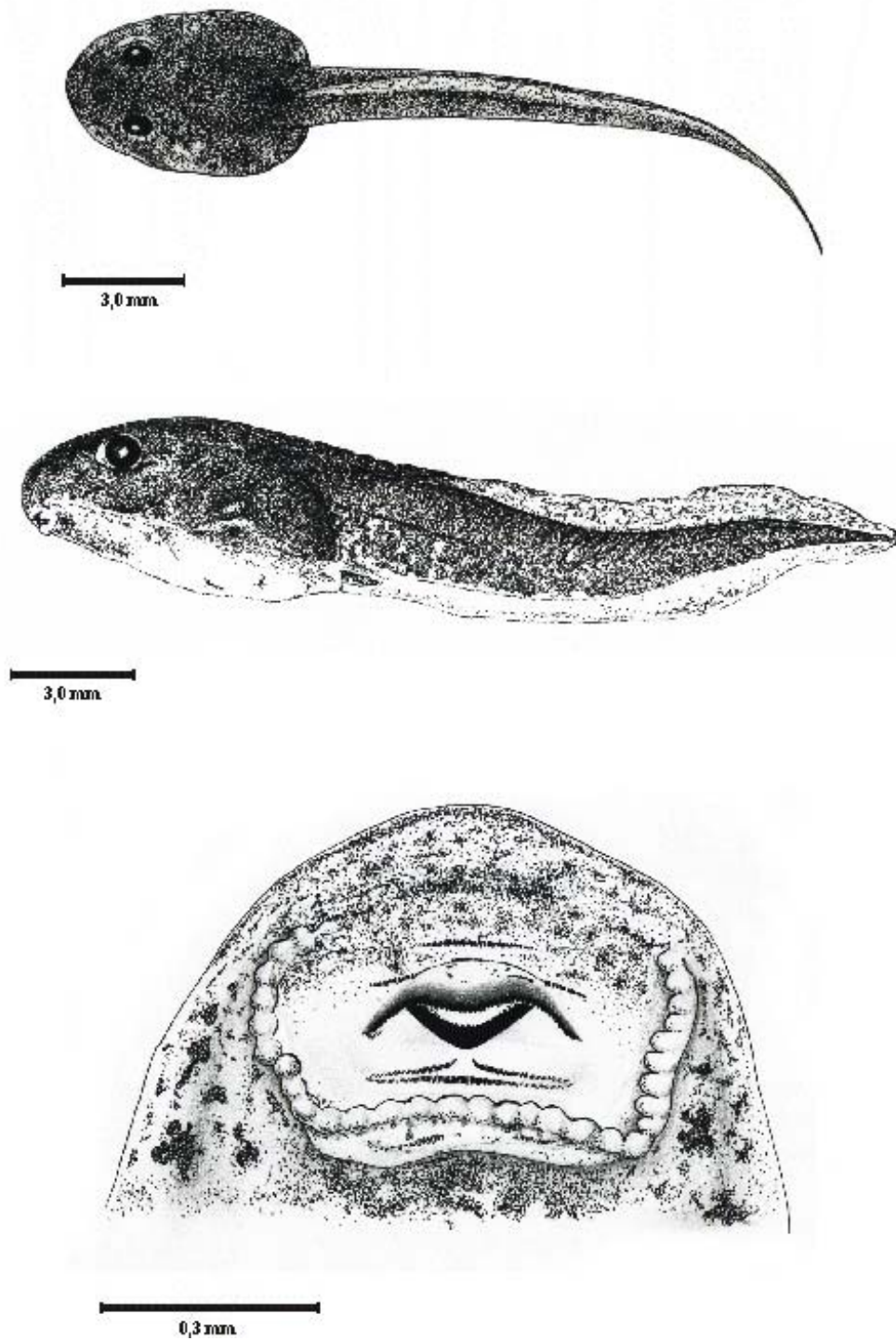


Figura 10. Girino de *Leptodactylus martinezi* de Brasília, Distrito Federal. Acima: vista lateral; meio: vista dorsal e abaixo: aspecto do aparato bucal. Estágio 35.

5. Outras espécies:

a) *Leptodactylus lutzi* (Anexo 2):

Leptodactylus lutzi é um habitante terrestre de florestas primárias submontanas e montanas de Pakaraimas, Guiana Francesa. Ela foi encontrada em florestas e nunca em locais perturbados. Esta espécie, provavelmente seja localmente abundante, com espécimes encontrados sobre/dentro da serrapilheira.

Esta espécie é quase que exclusivamente noturno. Machos vocalizam na superfície ou sob a serrapilheira, usualmente à noite em dias chuvosos; no Parque Nacional de Kaieteur, no mês de março de 2006, diversos machos foram encontrados vocalizando no final da tarde após uma leve chuva. A reprodução parece estar restrita aos meses mais quentes do ano. Nenhum macho foi encontrado vocalizando em períodos secos.

O comportamento de corte foi observado no parque em 19 de março de 2006, as 21:10 h. Neste momento, as chuvas estavam caindo pesadamente e muitos machos não estavam vocalizando muito longe da trilha principal de uma floresta primária. Nenhuma interação territorial foi observada e o canto (não gravado) emitido durante o processo de corte parecia semelhante. Uma fêmea foi encontrada no solo, provavelmente atraída por um macho que estava vocalizando. Os movimentos do macho, diante da fêmea, foram interpretados como ações para conduzir a fêmea para uma câmara previamente escavada, localizada entre raízes na base de uma árvore, longe de qualquer corpo d'água (Anexo 2, Figura 4F). A construção da câmara subterrânea não foi observada. O macho estava vocalizando na periferia da entrada da câmara subterrânea e quando a fêmea se aproximou (menos de 20 cm), sem tocá-lo, ele entrou primeiro, sendo seguido pela fêmea. Uma vez na câmara, o macho começou a vocalizar. Infelizmente, a fêmea se perdeu, errando a entrada e desapareceu na serrapilheira. Poucos segundos mais tarde, o macho colocou a cabeça para fora da entrada da câmara,

voltando a vocalizar. A fêmea reapareceu, comportando-se como que a procura da entrada, mas perdeu essa entrada diversas vezes. O macho emergiu da câmara, e voltou a vocalizar na entrada até a fêmea reaparecer, depois voltando para a câmara, novamente iniciando a vocalizar. Após alguns minutos, a fêmea encontrou a entrada e seguiu o macho até a câmara principal; neste mesmo tempo nós decidimos partir e retornar no outro dia. Na manhã seguinte foram tiradas diversas fotografias do exterior da câmara, antes de ser aberta. A câmara subterrânea consistia de uma cavidade esférica, sem um túnel de entrada. A câmara estava vazia. Sete fêmeas coletadas no KNP em Janeiro, março, julho e dezembro tinham entre 3 - 10 grandes óvulos brancos entre 0,9 – 4,4 mm de diâmetro. Nenhum óvulo grande foi observado nos espécimes de Ayanganna ou Merume, coletados em outubro e agosto respectivamente; das oito fêmeas adultas coletadas de Wokomung, em outubro e novembro, somente uma continha óvulos de 1 mm de diâmetro.

b) *Leptodactylus* sp (Itatiba e Itapeva, São Paulo):

Em ambas as localidades, os machos foram encontrados em atividade reprodutiva (vocalizando) em ambientes inundáveis (Figura 11), ou seja, próximos a corpos d'água, durante o dia e principalmente à noite. Em dias chuvosos (n = 2), machos foram ouvidos durante o dia, inclusive nos horários mais quentes do dia (por volta das 12:00 h). Machos de *Leptodactylus fuscus* (Leptodactylidae), *Physalaemus cuvieri* (Leiuperidae) e *Odontophrynus americanus* (Cycloramphidae) foram encontrados simpatricamente com esta espécie em Itatiba (SP).

Na cidade de Itapeva (São Paulo), uma outra localidade na qual ocorre esta espécie, uma câmara subterrânea foi encontrada próxima, também, em locais inundáveis. Apresentou

o formato esférico, com as seguintes proporções: altura de 3,86 cm e largura de 3,89 mm (Figura 6D).

c) *Leptodactylus* sp1 (Morretes, Paraná).

Diversos machos (n = 6) foram observados vocalizando as margens da rodovia na borda de floresta, em áreas abertas de capim (Figura 12A). Neste local, os machos vocalizavam durante o dia e inclusive no começo e meio da noite. Neste local foram encontradas duas desovas de ca. de 4cm cada. Uma delas (Figura 12B) apresentava somente ovos (n = 8), com diâmetro médio entre 3 – 3,3 mm ($3,08 \pm 0,113$); a segunda estava vazia e apresentava o formato de meia esfera, com diâmetros de 3,48 cm de largura e 2,36 cm de altura (Figura 6E).

d) *Leptodactylus* aff *marmoratus* Ribeirão Pires (Ribeirão Pires e Paranapiacaba, São Paulo).

Em ambas as localidades, machos foram ouvidos vocalizando durante praticamente todo o dia. Machos foram observados nas encostas de morros de florestas, em bordas de florestas e áreas abertas (Figura 12C). Em uma localidade de Ribeirão Pires, diversos machos (n = 5) foram observados em atividade reprodutiva em jardins, próxima a uma mata. Nesta localidade foi encontrada uma desova de 3,3cm de diâmetro em um barranco (Figura 12D), somente com capim, na borda de floresta. A desova apresentava oito (8) ovos, com diâmetro entre 3 – 3,2 mm ($3,03 \pm 0,074$). Neste local, machos (n = 3) vocalizavam próximos.



Figura 11. Ambiente utilizado por *Leptodactylus* sp Itatiba, no município de Itatiba, São Paulo. Em A: vista geral do Parque da Juventude, um parque municipal de Itatiba, que estava em fase de reestruturação. B e C: local em que os machos desta espécie foram encontrados vocalizando (sob o capim, em área que encharca, durante o período de chuvas); D: ambiente onde possivelmente os girinos se desenvolvem. Neste local retiramos o capim e deixamos o local à mostra. Nesta época, as chuvas tinham começado, e embora o local estivesse úmido, não havia água acumulada.

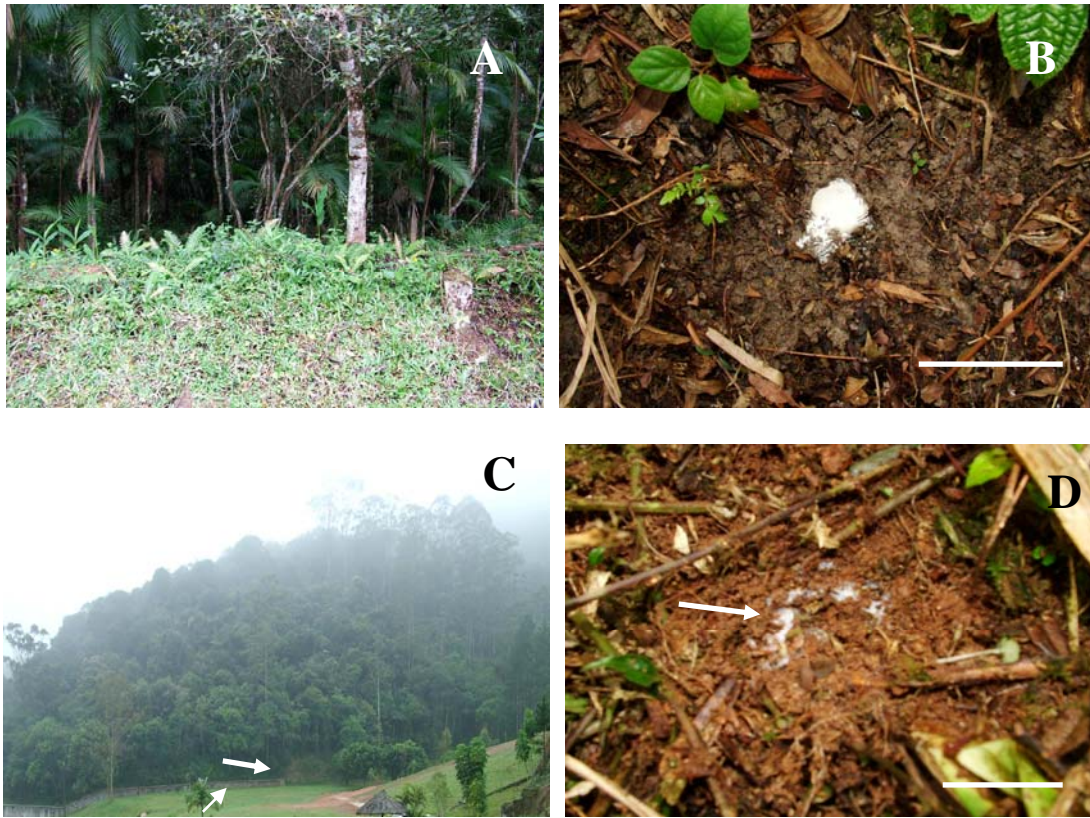


Figura 12. Ambientes utilizados por *Leptodactylus*. sp1 Morretes, Morretes, PR em (A); e um câmara subterrânea encontrada entre a mata e uma área aberta, às margens da rodovia Morretes – Paranaguá, preenchida por gesso em B (escala 3 cm); C: ambiente utilizado (seta) por *L. aff marmoratus* Paranapiacaba, município de Ribeirão Pires, SP (neste local, os machos foram encontrados na borda de mata e também em áreas com gramíneas); D: ninho de espuma (seta) em uma câmara subterrânea de *L. aff marmoratus* Paranapiacaba, fotografada na mesma localidade que a figura anterior (escala: 3 cm). Esta câmara estava em um barranco, sob a vegetação de gramíneas, no solo “fofo”, coberta também por terra e raízes.

V. Discussão

1. Atividade reprodutiva

Em regiões sazonais, a maioria das espécies de anfíbios anuros se reproduz no período quente e úmido do ano (Aichinger, 1987; Rossa-Feres & Jim, 1994). As chuvas servem como estímulo para o início da atividade reprodutiva e, em diversas espécies, como formadoras de corpos d'água utilizados para a reprodução (Duellman & Trueb, 1986).

As espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* apresentam forte sincronismo entre a temporada reprodutiva e a estação chuvosa (Pombal, 1997; Kokubum & Giaretta, 2005; Conte & Machado, 2005), um padrão observado também para espécies de *L.* do grupo *fuscus* (e.g. Giaretta & Kokubum, 2004).

A chuva, além de estimular o início da atividade reprodutiva em anuros, pode auxiliar de outras maneiras, como umedecer o solo em espécies que constroem câmaras subterrâneas - *L.* grupo *marmoratus* (obs. pess.) e grupo *fuscus* (Solano, 1987). Além disso, para as espécies que possuem girinos exotróficos, o acúmulo de água no ambiente seria importante para o término do desenvolvimento destas espécies.

Prado et al (2005a) discutem a atividade reprodutiva de *Leptodactylus diptyx* (citado como *Adenomera cf diptyx*), para a mesma localidade deste trabalho, como uma espécie que se reproduz somente na estação chuvosa, em ambientes inundáveis, padrão este, observado em outras espécies simpátricas (*Elachistocleis cf. bicolor*), inclusive de espécies de *L.* do grupo *fuscus* (*L. fuscus* e *L. elenae*). Durante este trabalho, observou-se a presença de machos de *L. fuscus* e *L. elenae* vocalizando próximos de machos de *L. diptyx*, inclusive com a presença de câmaras subterrâneas. Este padrão reprodutivo também foi observado por De La Riva (1995) para populações de *L. diptyx* da Bolívia, que também ocorrem simpatricamente com *L. fuscus* e *L. elenae*.

Com relação a espécies *L. martinezi*, machos também foram observados em atividade durante a estação chuvosa juntamente com outras espécies de anuros com girinos aquáticos (e.g. *Odontophrynus salvatori* e *Pseudopaludicola saltica*), inclusive com espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (*L. furnarius* e *L. aff jolyi*).

A maioria das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* vive, ou habita ambientes florestais (Heyer et al., 1990; Rodrigues, 1992; Mercolli et al., 1995; Angulo et al., 2003; obs. pess.), enquanto que outras espécies (e.g. *L. diptyx*), incluindo as estudadas neste trabalho, são estritamente de habitantes de área aberta, como *L. sp* (Uberlândia, MG, Kokubum & Giaretta, 2005); *L. martinezi* (Brasília, DF), *L. sp* (Itatiba, SP), *L. aff hylaedactylus* (Rio Branco, AC) (Tabela 2).

Com relação aos horários de atividade dos machos, a maioria das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Souza, 2008; este estudo) de áreas abertas parece ter um horário mais amplo do que as espécies de áreas florestais (Zimmerman & Bogart, 1984; Lima et al., 2006; Almeida-Gomes et al., 2007; *L. sp1*; *L. sp2* de Rio Branco, este estudo); onde algumas apresentam horários bastante restritos a poucas horas do dia (*L. andreae*, Manaus, Amazonas), vocalizando somente no final da tarde (16:00 - 18:00 h; obs. pess.).

Em diversas espécies, a atividade de vocalização das espécies pode ser ampliada, em função das chuvas, uma vez que pra espécies como *L. aff. hylaedactylus* (Kokubum & Souza, 2008), *L. sp* (Kokubum & Giaretta, 2005), *L. diptyx* (obs. pess.), *L. martinezi* (obs. pess.), *L. hylaedactylus*, Manaus (obs. pess.), os machos podem manter esta atividade durante diversas horas do dia, inclusive nos horário mais quentes.

Durante o estudo, em diversas localidades, pode-se observar que várias espécies apresentavam atividades associadas a ambientes alterados, inclusive próximos a habitações

humanas. Em muitos lugares, a presença do capim *Brachiaria* e gramíneas parece ter favorecido a expansão das populações de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (obs. pess.).

A maioria das espécies com girinos aquáticos é de área aberta (*L. diptyx*, *L. martinezi*, *L. sp* (Itatiba), com exceção de *L. thomei* que vive em plantações de cacau associadas a florestas aluviais (Almeida & Angulo, 2002; Almeida & Angulo, 2006). Em contrapartida, nem toda espécie de área aberta apresenta girinos exotróficos (Kokubum & Giaretta, 2005).

2. Arquitetura e utilização das câmaras subterrâneas:

As câmaras subterrâneas nas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* apresentam somente uma câmara principal, sem um túnel de entrada (Heyer et al., 1990; Kokubum & Giaretta, 2005; este trabalho), como é observado em algumas espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*, como *L. furnarius* (Giaretta & Kokubum, 2004) e *L. bufonius* (Ceï, 1949).

As espécies de *L.* do grupo *marmoratus* observadas neste trabalho apresentaram câmaras subterrâneas com somente uma câmara, ausência de túnel e sempre foram construídas em locais com o solo mais particulado, de sedimento solto, principalmente em locais próximos a vegetação de gramíneas, capim ou jardins. Em alguns casos, o teto da câmara podia estar ausente, sendo coberto somente por folhas ou terra. Comparativamente a este grupo, nas espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* ela poder variar, existindo somente uma câmara interna (Sazima, 1975; Giaretta & Kokubum, 2004) ou múltiplas câmaras (Arzabe & Almeida, 1997; Toledo et al., 2005; Arzabe & Prado, 2006; Kokubum et al., submetido). A presença de duas ou mais câmaras internas pode auxiliar na acomodação

de desovas adicionais (Toledo et al., 2005; Arzabe & Prado, 2006), e deve estar relacionado com a baixa disponibilidade de locais propícios (próximos a corpos d'água) para a escavação e a territorialidade.

Além disso, as espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* apresentam padrões semelhantes a algumas espécies de *L.* do grupo *fuscus* (Ceï, 1949; Pisano et al., 1993; Giaretta & Kokubum, 2004), com um túnel pouco definido ou ausente.

Em duas localidades, Rio Branco (Acre) e Corumbá (Mato Grosso do Sul) foram observadas diversas câmaras subterrâneas próximas e, uma vez que estas espécies de *Leptodactylus* são territoriais, seria possível de se pensar que mais de uma câmara subterrânea poderia pertencer a um mesmo macho, de modo que, disputas territoriais seriam intensas.

Em duas espécies de *L.* do grupo *marmoratus* foi observada a construção de câmaras subterrâneas muito próximas (10 – 20 cm) uma das outras, inclusive com a presença de ninhos de espuma. Em *L. diptyx* (este estudo), em uma das noites foram observados cinco (5) machos em atividade de vocalização junto a 14 câmaras subterrâneas (área de 9 m²), e em *L. aff. hylaedactylus*, 7 machos em uma área de ca. de 32 m², com 17 câmaras subterrâneas. Esta proporção poderia inferir que mais de uma câmara deva ser utilizada por um único macho, uma vez que as espécies de *L.* grupo *marmoratus* são territoriais. Este comportamento pode ter evoluído porque aumenta as chances de reprodução do macho (e maior espalhamento dos seus genes), uma vez que atrai, desta forma, mais fêmeas, ou mesmo, permite abrigar-se de predadores, com a utilização de câmaras subterrâneas como abrigo diurno (e.g *L. fuscus*, Rossa-Feres et al., 1999; Freitas et al., 2001; obs. pess.).

Philibosian et al (1974) e Reading & Jofré (2003) observaram que, das muitas câmaras subterrâneas construídas em *L. bufonius*, poucas eram utilizadas em uma noite para

a oviposição. Esses últimos autores acreditam que esta estratégia poderia ajudar a deixar a câmara subterrânea mais seca e logo menos permeável a água.

Nenhuma das câmaras subterrâneas analisadas ($n > 30$) das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* apresentou a abertura selada. Embora isto pareça ser comum em espécies de *L.* do grupo *fuscus* (Solano, 1987; Giaretta & Kokubum, 2004; Freitas et al., 2001), somente em uma espécie de *Leptodactylus* deste grupo (*L. bufonius*), o adulto veda a câmara (Philibosian et al., 1974; Crump, 1995; Reading & Jofré, 2003) e a função deste fenômeno poderia ser a da proteção contra dessecação e/ou predadores.

3. Desovas e fecundidade:

O número de ovos varia entre as espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (Tabela 1), sendo de 9–14 em *L. hylaedactylus* a 146 para *L. diptyx* (este trabalho). O diâmetro de ovos também varia (Tabela 2), sendo de 0,8 mm em *L. martinezi* (Bokermann, 1956), de 1,8 mm em *L. sp* (Bolívia) (De La Riva 1995) a 3,0 mm em *L. hylaedactylus* (Aichinger 1985), *L. andreae* (Crump 1974; Rodriguez and Duellman 1994), *L. marmoratus* (Cochran 1955), *L. sp* (Kokubum & Giaretta, 2005) e 4,1 mm em *L. aff hylaedactylus* (Kokubum & Souza, 2008) (Tabela 2).

Em *L. martinezi* foram observadas variações no número e diâmetro dos ovos para três populações: Brasília – 6 - 8 ovos de 2,4 - 2,6 mm nas desovas em campo (este trabalho); Tocantins – 14 - 33 ovos de 2,01 - 2,23 mm em fêmeas analisadas (este trabalho) e; para a Serra do Cachimbo, no Pará - 20 ovos de 0,8 mm (Bokermann, 1956). Estas diferenças podem estar relacionadas a variações geográficas ou a diferentes amostragens. O diâmetro encontrado para a população da Serra do Cachimbo não condiz com o observado em todas as espécies e, provavelmente o autor tenha medido o diâmetro de ovos imaturos.

Tabela 2. Parâmetros reprodutivos e habitat de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Habitat - F = Floresta, F/A = Floresta e área abertas e A = apenas em áreas abertas; CRC= comprimento rostro-cloacal (mm); número de ovos e diâmetro de ovos; Girino – EX= exotrófico e ED= endotrófico; DG - distribuição geográfica (AM=Amazônia; CE=Cerrado; MA= Mata Atlântica; CH= Chaco ou Pantanal) e fonte de obtenção do material. EX e EN – trabalhos, cujos autores têm certeza de que os girinos são exotróficos ou endotróficos, respectivamente; EX? e EN? – não foi observado, mas devido ao tipo de ambiente em que machos foram encontrados em atividade de vocalização – área aberta sem possibilidade de inundação ou terra firme de floresta/ e desovas, adotou-se este padrão.

Espécie	Habitat	CRC (mm)	Número de ovos	Ovos Ø	Girino	DG	Fonte
<i>L. andreae</i>	?	27	12	3,0	EN	AM	Crump, 1974
<i>L. andreae</i>	F	---	---	---	EN	AM	Toft & Duellman, 1979
<i>L. andreae</i>	F	---	3-10	---	EN	AM	Moreira & Lima, 1991
<i>L. andreae</i>	F	---	29	2-3	EN	AM	Rodrigues, 1992
<i>L. andreae</i>	F	18-24	<20	3,0	EN	AM	Rodrigues & Duellman, 1994
<i>L. andreae</i>	F/A	---	----	---	EN	AM	Cardoso & Souza, 1996
<i>L. andreae</i>	F/A	---	----	---	EN	AM	Bernarde et al., 1999
<i>L. araucarius</i>	F	18,8-19,9	----	---	EN	MA	Kwet & Angulo, 2002
<i>L. bokermanni</i>	A	---	18	---	EN	CE	Heyer, 1973
<i>L. hylaedactylus</i>	F	---	---	---	EN	AM	Toft & Duellman, 1979
<i>L. hylaedactylus</i>	---	26	9-14	3,0	EN	AM	Aichinger, 1985
<i>L. hylaedactylus</i>	A	26	32	3,4	EN	AM	Rodrigues, 1992
<i>L. hylaedactylus</i>	A	18-24	< 20	3,0	EN	AM	Rodrigues & Duellman, 1994
<i>L. hylaedactylus</i>	F/A	20-28	---	---	EN	CH	Mercolli et al., 1995

<i>L. marmoratus</i>	----	20,9	2-7	3,0	EN	MA	Cochran, 1955
<i>L. marmoratus</i>	F/A	---	----	---	EN	MA	Heyer et al., 1990
<i>L. marmoratus</i>	F/A	---	----	---	EN	MA	Pombal, 1997
<i>L. thomei</i>	F/A	19 – 23	27-29	3,0	EX	MA	Almeida & Angulo, 2002
<i>L. martinezi</i>	A	---	20	0,8	EX	CE	Bokermann, 1956
<i>L. martinezi</i>	A	21-24,8	14-33	2,0-2,2	EX	CE	Kokubum, estado do Tocantins
<i>L. martinezi</i>	A	---	6-8	2,4-2,6	EX	CE	Kokubum, em prep. Brasília, DF
<i>L. sp</i>	F/A	24,4	17-18	2,6	EX!	CH	Kokubum, em prep. Material de Itatiba, SP
<i>L. diptyx</i>	F/A	26,37	45 - 103	1,8	EX!	CH	De La Riva, 1995
<i>L. sp</i>	A	22-24,3	7-13	3,0	EN	CE	Kokubum & Giaretta, 2005
<i>L. sp</i>	A	22-24	3-10	3,1-4,1	EN	AM	Kokubum & Souza, 2008
<i>L. bokermanni</i>	F	22-24	---	---	EN?	MA	Kokubum, em prep. localidade-tipo: Paranaguá, PR
<i>L. araucaria</i>	A	19-20	---	---	EN?	MA	Kwet & Angulo, 2002
<i>L. andreae</i>	F/A	22-23	---	---	EN?	AM	Kokubum, em prep. Coletado em Peixe-boi, PA
<i>L. sp</i>	A	22	---	---	EN?	MA	Kokubum, em prep. Material de Itapema, SC
<i>L. sp</i>	A	23	---	---	EN?	MA	Kokubum & Napoli, em prep. Material de Salvador, BA
<i>L. diptyx</i>	A	21-23	26-146	2,4-3,0	EX	CH	Kokubum, em prep. Material de Corumbá, MS
<i>L. sp1</i>	F/A	21-22	9	3,0-3,2	EN	MA	Este estudo, material de Morrretes (<i>L. sp1</i> Morrretes)
<i>L. aff marmoratus</i>	F/A	22	8	3,0-3,33	EN	MA	Este estudo, material de Ribeirão Pires, SP

Entre as espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, *L. diptyx* é a que mais se assemelha às espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*, onde o número de ovos/girinos por ninho é de 45 – 103, e ovos com diâmetro de 45 - 103 para a Bolívia (De La Riva, 1995) e 23 – 146, com ovos de 2,4 – 3,0 mm de diâmetro para o Brasil (este trabalho). Prado et al (2005b) estudando esta espécie no Brasil observou em uma fêmea com 36 ovos e diâmetro dos ovos de 1,4 mm. Além disso, o aparato bucal é similar ao de uma espécie exotrófica (Tabela 3).

Embora as espécies de *L.* do grupo *marmoratus* sejam menores (machos < 30 mm) que as do grupo *fuscus* (> 30 mm), o número e tamanho de óvulos/ovos pode ser semelhante: 1. em *L. furnarius* (CRC dos machos médio de 38 mm; n = 19), fecundidade pode ser de 27 – 119 em fêmeas grávidas (n = 36) e 33 – 99 em ninhos coletados no campo (n = 16), com ovos de 3 m de diâmetro (Giaretta & Kokubum, 2004); em *L. fuscus*, as fêmeas (n = 11) apresentaram entre 120 a 327 óvulos maduros com diâmetro entre 2 - 2,3 mm (CRC dos machos médio de 43,4 mm, n = 42) (Kokubum et al., em prep.); em *L. troglodytes*, as fêmeas (n = 4) apresentaram óvulos entre 130 - 427, com diâmetro entre 2,02 – 2,14 mm, embora ovos em ninhos de espuma apresentavam entre 155 – 164 ovos/girinos, com diâmetro entre 2,3–2,7 mm (CRC dos machos de 48,4 e 51,65 mm) (Kokubum et al., submetido; Anexo 4). Com relação à outra espécie que se reproduz em ninhos de espuma - *L. lineatus*, uma espécie considerada próxima a estes grupos, a fecundidade observada é de 110 – 328 óvulos e diâmetro dos ovos entre 1,5 – 1,92 mm (Bernarde & Kokubum, submetido; Anexo 5), valores próximos ao de *L. diptyx* da Bolívia e do Pantanal brasileiro (ver Tabela 3).

Tabela 3. Comparação dos parâmetros reprodutivos de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* com desenvolvimento aquático e de algumas espécies de *L.* do grupo *fuscus* e de *L. lineatus*. CRC machos – comprimento rostro-cloacal dos machos (média). Com relação ao número de ovos a letra (F) significa que foram contados e medidos óvulos ovarianos.

espécie	Município (Estado)	CRC machos (mm)	Número de ovos	Diâmetro dos ovos (mm)	Fonte
<i>L. diptyx</i>	Bolívia	?	45 – 103	1,8	De La Riva, 1995
<i>L. diptyx</i>	Corumbá (MS)	21-23	23 – 146	2,4 – 3,0	Este estudo
<i>L. martinezi</i>	Serra do Cachimbo (PA)	23	20 (F)	0,8	Bokermann, 1956
<i>L. martinezi</i>	Palmas (TO)	?	14 – 33 (F)	2,0 – 2,2	Este estudo
<i>L. martinezi</i>	Brasília (DF)	?	6 – 8	2,4 – 2,6	Este estudo
<i>L. thomei</i>	Povoação (ES)	19-23	32	2,3	Almeida & Angulo, 2002
<i>L. bufonius</i>	Argentina	56,4	330-956	?	Reading & Jofré, 2003
<i>L. furnarius</i>	Uberlândia (MG)	38	27 – 119 (F)	3,0	Giaretta & Kokubum, 2004
<i>L. furnarius</i>	Uberlândia (MG)	38	33 – 99	3,0	Giaretta & Kokubum, 2004
<i>L. fuscus</i>	Uberlândia (MG)	43,4	120 – 327 (F)	2,0 – 2,3	Kokubum et al., em prep.
<i>L. troglodytes</i>	Buritizeiro (MG)	50,0	155 – 164	2,3 – 2,7	Kokubum et al., subm.
<i>L. troglodytes</i>	Buritizeiro (MG)	50,0	130 – 427 (F)	2,02 – 2,14	Kokubum et al., subm.
<i>L. lineatus</i>	Espigão D'Oeste (RO)	38,51	110 – 328 (F)	1,5 – 1,92	Bernarde & Kokubum, subm.

4. Morfologia do girino: comparação com outras espécies:

Até o momento são conhecidos os girinos de oito espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (Heyer & Silverstone, 1969; Heyer 1973; Hero 1990; Heyer et al. 1990; De La Riva 1995; Kokubum & Giaretta, 2005; Almeida & Angulo, 2006). Este trabalho descreve os girinos de mais duas espécies (*L. aff. hylaedactylus* e *L. martinezi*) e comenta sobre o girino de *L. diptyx* de populações do Brasil.

Baseado em parâmetros do canto (ver capítulo 2) e na morfologia do girino, a espécie encontrada no Pantanal sul-matogrossense apresenta semelhanças com a espécie descrita por De La Riva (1995), podendo também, ser a mesma encontrada na Argentina por Zaracho & Lavilla (2006).

Certas características larvais, como a ausência de dentículos na papila oral e ausência ou um espiráculo pouco desenvolvido estão associados com o modo de vida endotrófico. Girinos exotróficos têm sido relacionados para *L. bokermanni* (Heyer, 1973), *L. diptyx* (De La Riva, 1995; Zaracho & Lavilla, 2006; este estudo), *L. thomei* (como *Adenomera aff. marmorata* em Almeida & Angulo, 2002; Almeida & Angulo, 2006) e *L. martinezi* (este estudo). Desta forma, ecologicamente, podem-se observar dois grupos distintos em espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*: um com girinos endotróficos (*L. marmoratus* na Mata Atlântica e *L. aff. hylaedactylus*, na Amazônia, Kokubum & Souza, 2008) e outro com girinos exotróficos (*L. diptyx*, *L. thomei* e *L. martinezi*), grupo este com características semelhantes as espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*.

De acordo com a descrição original dos girinos e adultos de *Leptodactylus* (= *Adenomera*) *bokermanni*, Heyer (1973) comenta que esta espécie é composta por pelo menos duas populações morfologicamente distintas. Além disso, neste mesmo trabalho, o autor descreve os girinos da localidade de Campos Jordão (SP), uma região distinta da

designada para o holótipo (Paranaguá, PR). Em outro trabalho (Heyer, 1974), este mesmo comenta sobre a possibilidade de existir mais de uma espécie sobre este mesmo nome. Neste caso, a localidade designada para o holótipo (Paranaguá, Estado do Paraná), não apresentaria condições de uma área com locais possíveis de inundação, o que descaracterizaria os girinos descritos originalmente, como larvas com características de ambientes aquáticos.

Em outras localidades (municípios de Itatiba, Itapeva e Botucatu, São Paulo) foi encontrada uma espécie que se reproduz em ambientes próximos a corpos d'água temporários e permanentes, ou seja, locais inundáveis, inclusive com machos vocalizando simpatricamente com espécies com girinos aquáticos (*Physalaemus cuvieri*, *Leptodactylus labyrinthicus* e *Odontophrynus americanus*). Além disso, o canto de anúncio destes espécimes (ver Capítulo 2) se diferencia daqueles encontrados em Paranaguá, Paraná. Portanto, é plausível que os girinos descritos por Heyer (1973) não pertençam à espécie designada como *L. bokermanni* e sim, a outra espécie, designada neste trabalho como *Leptodactylus* sp para os municípios de Itatiba, Itapeva e Botucatu (SP).

A maioria dos girinos de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* não apresenta aparato bucal com fórmula dentária (*L. hylaedactylus* Heyer & Silverstone, 1969; *L. marmoratus* Heyer et al., 1990; *L. andreae* Hero, 1990; *L. aff hylaedactylus* Kokubum & Souza, 2008 e *L. sp.* Kokubum & Giaretta, 2005), enquanto que poucas espécies apresentam girinos exotróficos (*L. diptyx* De La Riva, 1995, Zaracho & Lavilla, 2006, este trabalho; *L. thomei* Almeida & Angulo, 2006; e *L. martinezi* Kokubum, em prep.), padrão este, semelhante as espécies de *L.* do grupo *fuscus* (ver comentários em Langone & de Sá, 2005; Prado & d'Heursel, 2006; Borteiro & Kolenc, 2007) (Tabela 4).

O girino de *L. diptyx* (De La Riva, 1995; este trabalho) é o que mais apresenta semelhanças com os girinos de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*, por possuírem a nadadeira da cauda mais alta e o corpo mais arredondado dorso-ventralmente e o aparato bucal (denticulos presentes) do tipo 2(2)/3(1), padrão este, observado também em diversas espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Langone & de Sá, 2005) (Tabela 4).

A morfologia e o tipo de ambiente utilizado por *L. martinezi* se assemelham ao girino de *L. tapiti* (Bokermann & Sazima, 1978), sendo que ambos ocorrem em ambientes lóticos, em filetes de água, e apresentam a altura da cauda estreita e o corpo achatado dorso-ventralmente. Com relação ao achatamento dorso-ventral, *L. martinezi* se assemelha, também com *L. camaquara*, embora nesta espécie, esta característica não seja tão evidente (Bokermann & Sazima, 1978). A altura da nadadeira estreita diferencia *L. martinezi* de outras espécies aquáticas de *L.* do grupo *marmoratus* que apresentam nadadeiras mais altas (*L. diptyx* e *L. thomei*), padrão este semelhante ao de espécies (e.g. *L. fuscus*, *L. elenae*, *L. mystacinus*) de ambientes aquáticos mais profundo, como lagos e poças temporárias (Solano, 1987; Langone & de Sá, 2005; Prado & D'Heursel, 2006)

Em contrapartida, os girinos de *L. martinezi* (este trabalho) e de *L. thomei* (Almeida & Angulo, 2006) se diferenciam de outros girinos aquáticos de *L.* do grupo *marmoratus* (neste caso, somente *L. diptyx*) e de *L.* do grupo *fuscus* por apresentarem apenas duas fileiras de denticulos na parte inferior da boca (fórmula 2(2)/2(1)) e ausência bipartição da primeira fileira de denticulos na parte inferior da boca (fórmula 2(2)/3), respectivamente (Tabela 3). Neste caso, a maioria das espécies aquáticas dos dois grupos, acima citados apresenta a fórmula dentária 2(2)/3(1) (Tabela 4).

Tabela 4. Características morfológicas larvais de 10 espécies (descritas e não descritas) de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, do grupo *fuscus* e *L. lineatus*. Comprimento total: Comprimento total do girino, desde o rostró até o final da cauda. Estágio: estágio do girino (Gosner, 1960). Fórmula do disco oral com dentículos: ausente ou presente. Esp- sim: presença ou não de espiráculo. Girinos: desenvolvimento dos girinos: endotróficos, todo o desenvolvimento no ninho de espuma e exotróficos, desenvolvimento inicial no ninho de espuma e posteriormente no ambiente aquático. Ambiente: ambiente de desenvolvimento dos girinos. Corpo X cauda (%): relação percentual entre o tamanho do corpo versus o comprimento da cauda em %.

Espécie	Comprimento total: (média) mm	Estágio	Fórmula do disco oral	Esp.	Girinos	Ambiente	Corpo X cauda (%)	Fonte
<i>L. andreae</i>	13,6	39	Ausente	Não	Endo	Terra	36,3	1
<i>L. hylaedactylus</i>	13,2	34	Ausente	Não	Endo	Terra	32-42	2
	12,6	40						
<i>L. marmoratus</i>	15	?	Ausente	Sim?	Endo	Terra	ca. 30	3
<i>L. sp</i>	13,1-14,1	35-40	Ausente	Sim	Endo	Terra	35-37	4
<i>L. aff hylaedactylus</i>	11,8-13,3	37	Ausente	Não	Endo	Terra	54-65	5
<i>L. bokermanni</i>	13,5	30	2/3	Sim	Exo	Lótico?	30,4	6
<i>L. diptyx</i>	10,5	29	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lótico	40	7
<i>L. thomei</i>	11,3-17,9 (16,1)	37	2(2)/3	Sim	Endo	Lótico	56,9	8
<i>L. martinezi</i>	17,51 – 20,84 (19,27)	27	2(2)/2(1)	Sim	Exo	Lótico	30	9
<i>L. diptyx</i>	9,8 – 11,3 (10,4)	27	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lótico	36	10
<i>L. bufonius</i>	?	37	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lótico	32	11
<i>L. fuscus</i>	12,6	28	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lótico	35	12
<i>L. tapiti</i>	41	38	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico	25	13
<i>L. furnarius</i>	41	38	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico/lótico	33	14
<i>L. jolyi</i>	45	38	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico/lótico	33	15
<i>L. cunicularius</i>	39	38	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico/lótico	33	16
<i>L. latinasus</i>	23,1	34	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico	40	17

<i>L. elenae</i>	19,6 – 24 (21,5)	35-36	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico	38,7	18
<i>L. mystacinus</i>	28,5 – 45 (38,9)	37	2(2)/3(1) ou 2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico	37	19
<i>L. troglodytes</i>	43	36	2(2)/3(1)	Sim	Exo	Lêntico	36	20
<i>L. lineatus</i>	43 -58 (52)	37	2(2)/3(2-3)	Sim	Exo	Lêntico	40	21

Fonte: 1. Hero, 1990; 2. Heyer & Silverstone, 1969; 3. Heyer et al., 1990; 4. Kokubum & Giaretta, 2005; 5. Kokubum & Souza, 2008; 6. Heyer, 1973; 7. De La Riva, 1995; 8. Almeida & Angulo, 2006; 9. este trabalho; 10. este trabalho; 11. Cei, 1980; 12. Solano, 1987; 13. Sazima & Bokermann, 1978; 14. Sazima & Bokermann, 1978; 15. Sazima & Bokermann, 1978; 16. Sazima & Bokermann, 1978; 17. Borteiro & Kolenc, 2007; 18. Prado & D'Heursel, 2006; 19. Langone & de Sá, 2005; 20. Cascon & Peixoto, 1985; 21. Lamar & Wild, 1995.

Caso consideremos o girino de *L. bokermanni* (Heyer, 1973), o padrão da fórmula dentária remete ao da maioria das espécies de *L.* do grupo *fuscus*, com exceção deste girino não apresentar nenhuma fileira de denticulos dividida e, diferente de qualquer espécie de *L.* do grupo *marmoratus* com girinos endotróficos.

A maioria das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, *L.* grupo *fuscus* e *L. lineatus*, independente de ser exo/ou endotrófica apresentam a relação comprimento do corpo versus comprimento total entre 30 - 40%, com exceção de uma espécie aquática - *L. thomei* (ca. 56%) e uma terrestre - *L. aff hylaedactylus* (Tabela 4). Tais evidências podem denotar relações de parentesco entre estes grupos, como observado baseado em dados moleculares (Frost et al., 2006)

Revisões recentes com a morfologia externa de girinos de *L.* do grupo *fuscus* sugerem que estas características poderiam ser (Prado & d'Heursel, 2006) ou não (Langone & de Sá, 2005) filogeneticamente informativas. Os primeiros autores observaram que, com exceção de diferenças inter-populacionais, características morfológicas e comportamentais poderiam coincidir com os grupos fenéticos propostos por Heyer (1969).

5. Comportamento dos adultos

O comportamento de corte espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* foi descrito pela primeira vez, com observações parciais, para *Adenomera andreae* (= *Leptodactylus diptyx*). Recentemente, trabalhos com duas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*: *Leptodactylus* sp (= *Adenomera* sp) (Kokubum & Giaretta, 2005) e *L. lutzii* (Kok et al., 2007) descreveram o comportamento de corte. A descrição de mais uma espécie deste grupo (Kokubum & Souza, 2008) infere que este comportamento seja padrão, onde os machos conduzem as fêmeas para uma câmara subterrânea previamente escavada,

padrão este, semelhante ao observado na maioria das espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Reading & Jofré, 2003; Giaretta & Kokubum, 2004; Kokubum et al., submetido). Para algumas espécies do grupo *fuscus* somente, o macho conduz inicialmente à fêmea e posteriormente constrói a câmara subterrânea (Sazima, 1975; Arzabe & Almeida, 1997).

Como relatado para *Leptodactylus* sp (Kokubum & Giaretta, 2005), onde o macho bloqueia a entrada da câmara após a entrada da fêmea na câmara subterrânea, outras espécies de *L.* do grupo *fuscus* também o fazem (Martins, 1988; Giaretta & Kokubum, 2004; Kokubum et al., submetido). O comportamento da fêmea de tocar o macho durante o processo de corte também pode ser observado em espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* e do grupo *fuscus* (Freitas et al., 2001; Kokubum et al., submetido).

Embora não se tenha observado nenhum evento de comportamento de corte do casal dentro da câmara subterrânea nas espécies de *Leptodactylus* grupo *marmoratus* infere-se que este comportamento seja semelhante a outras espécies de *L.* do grupo *fuscus*: *L. fuscus* (Oliveira-Filho et al., 2005) e *L. bufonius* (Ceï, 1949), onde o macho segura a fêmea num amplexo axilar dentro da câmara. No primeiro caso foi observada uma seqüência, que consiste na liberação dos ovos/batimento da espuma, onde o macho alterna o movimento das pernas em uma série de chutes.

Neste mesmo trabalho (Oliveira-Filho et al., 2005), os autores sugerem que a ausência de asperidades nupciais em espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, *L. lineatus* e *Hydrolaetare* (Lynch, 1971; Souza & Haddad, 2003; obs. pess.) e a presença em espécies de *Leptodactylus* do grupo *podipinus-wagneri* e *pentadactylus* estaria relacionada ao comportamento terrestre de deposição dos ovos (Duellman & Trueb, 1986) e para a estabilidade do casal dentro da câmara.

Assim como em *Leptodactylus bufonius* (Reading & Jofré, 2003), dois aspectos do comportamento reprodutivo permanecem ainda sem esclarecimentos nas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*: 1: caso o mesmo macho construa mais de uma câmara subterrânea, ele retorna para ela na noite seguinte ou após diversos dias; e, se isto ocorre após vários dias, quanto tempo o macho pode reter na memória a localização das suas câmaras e 2: se as fêmeas visitam mais de um ninho e se o fazem, quais são os fatores que podem determinar a escolha de macho/câmara subterrânea?

Estas questões poderiam ser respondidas com o acompanhamento dos machos durante longos períodos de tempo; reconhecimento genético das desovas/girinos nas câmaras subterrâneas; relacionar o ambiente em que o macho está construindo as câmaras subterrâneas; observar se o macho utiliza outras câmaras próximas como abrigo, próximas aos locais em que ele já construiu uma câmara.

6. Comportamento dos girinos

As larvas de *L. sp* (Uberlândia) e *L. aff hylaedactylus* (Rio Branco) produziram espuma liberando bolhas pela boca, de modo semelhante ao encontrado para outras espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Downie, 1984; 1989; Caldwell & Lopez, 1989; Giaretta & Kokubum, 2004), do grupo *marmoratus* (Giaretta & Kokubum, 2005) e do grupo *pentadactylus* (Kokubum & Giaretta, 2005). A produção da espuma pelos girinos evita sua compactação no fundo da câmara subterrânea, o que deve facilitar as trocas gasosas e excreção (Downie & Smith, 2003; Kokubum & Giaretta, 2005). Da mesma forma, Larson & De Sá (1998), baseados em caracteres morfológicos dos girinos, comentam sobre evidências das relações de parentesco entre espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* e *pentadactylus*.

7. Caracteres ecológicos/comportamentais em espécies de *Leptodactylus* que constroem câmaras subterrâneas e suas utilizações em reconstruções filogenéticas

Se caracteres ontogenéticos reprodutivos e ecológicos são parte de uma estratégia adaptativa das espécies e têm fortes componentes genéticos, elas podem ser usadas como critério para reconstruções filogenéticas (Diaz et al., 1983). Adaptações representam mudanças evolutivas que permitem às populações viverem melhor nas condições ambientais prevalentes. O surgimento independente de caracteres semelhantes, inclusive ecológicos, em diferentes linhagens (convergência) representa a mais forte evidência de adaptação; no entanto, convergências normalmente são assumidas sem a consideração de análises filogenéticas (Brooks & McLennan, 1991). Fenômenos de convergência são de grande interesse ecológico, dado que possibilitam uma interpretação mais objetiva das pressões seletivas (ambientais e/ou biológicas) que conduziram a fixação dessas características. Caracteres comportamentais podem auxiliar na reconstrução das relações de parentesco entre espécies do mesmo grupo, fortalecendo as relações entre espécies irmãs, uma vez que caracteres ecológicos podem ser eficientes, senão mais, que caracteres morfológicos (Brooks & McLennan, 1991).

As espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* e do grupo *fuscus* apresentam características comuns quanto à deposição dos ovos em câmaras subterrâneas, onde os girinos atingem um estágio avançado de desenvolvimento e posteriormente se deslocam para a água (Heyer, 1969; De La Riva, 1995; Giaretta & Kokubum, 2004; Almeida & Angulo, 2002; este trabalho) ou não (Heyer & Silverstone, 1969; Kokubum & Giaretta, 2005) para se desenvolverem.

A produção de espuma pelos girinos permite afirmar que esta característica de gerar espuma dentro das espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (*L. fuscus*, Downie, 1984, *L.*

mystaceus, Caldwell & Lopez, 1989; *L. furnarius*, Giaretta & Kokubum; Kokubum et al., 2004; *L. troglodytes*, Kokubum et al., submetido) e de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (*L. sp.*, Kokubum & Giaretta, 2005; *L. aff hylaedactylus*, Kokubum & Souza, 2008) reflete as relações de parentesco entre elas e estaria assim, fortalecendo através de dados comportamentais, a filogenia para as espécies de *L.* do grupo *fuscus* e *L.* grupo *marmoratus*, como proposto a partir de dados morfológicos (Heyer, 1998) e moleculares (Frost et al., 2006). O comportamento de corte semelhante também entre estes dois grupos forneceria um indício de recapitulação da topologia de determinados grupos através de componentes comportamentais.

Logo, estudos ecológicos comparativos, como o aqui proposto, além de levantar dados ecológicos básicos sobre as diferentes espécies, ajudarão a entender melhor a evolução das estratégias reprodutivas dentro dos Leptodactylidae, principalmente quando filogenias estiverem disponíveis para estes grupos.

VI. Referências Bibliográficas

- Aichinger, M. 1985. Niederschlagsbedingte Aktivitätsmuster von Anuren des tropischen Regenwaldes. Eine quantitative Studie durchgeführt im Forschungsgebiet von Panguan (Peru). Ph.D Dissertation. University of Vienna.
- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia*, 71: 583-592.
- Almeida, A. P. & A. Angulo, 2002. *Adenomera* cf. *marmorata* (NCN). Reproduction. *Herpetological Review*, 33(3): 197-198.
- Almeida, A. P. & A. Angulo. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the state of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. *Zootaxa*, 1334: 1–25.
- Almeida-Gomes, M., M. Van Sluys & C. F. D. Rocha, 2007. Ecological observations on the leaf-litter frog *Adenomera marmorata* in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 17: 81–85.
- Angulo, A., R. B. Cocroft & S. Reichle, 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura:Leptodactylidae) in Southeastern Peru. *Herpetologica*, 59(4): 490–504.
- Araújo, G. M., J. J. Nunes, A. G. Rosa & E. J. Resende, 1997. Estrutura comunitária de vinte áreas de Cerrados residuais no município de Uberlândia, MG. *Daphne*, 7: 7–14.
- Arzabe, C. & C. C. Almeida, 1997. Life history notes on *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae) in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 18: 211–215.
- Arzabe, C. & C. P. A. Prado, 2006. Distinct architectures of subterranean nests in genus *Leptodactylus* of the *fuscus* group (Anura, Leptodactylidae). *Herpetological Review*, 37(1): 23–26.

- Bernarde, P. S. & M. N. C. Kokubum, submetido. Seasonality, age structure and reproduction aspects of *Leptodactylus (Lithodytes) lineatus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae) in Rondônia state, southwestern Amazonian, Brazil. Iheringia.
- Bernarde, P. S.; M. N. C. Kokubum, R. A. Machado & L. Anjos, 1999. Uso de habitats naturais e antrópicos em uma localidade no estado de Rondônia, Brasil (Amphibia, Anura). *Acta Amazonica*, 29(4): 555–562.
- Bokermann, W. C. A., 1956. Sobre una nueva especie de *Leptodactylus* del Brasil (Amphibia). *Neotropica*, 2(8): 37–40.
- Bokermann, W. C. A. 1967. Observações biológicas sobre *Physalaemus cuvieri* Fitz. 1826 (Amphibia, Salientia). *Revista Brasileira de Biologia*, 22: 391–399.
- Borteiro, C. & F. Kolenc, 2007. Redescription of the tadpoles of three species of frogs from Uruguay (Amphibia: Anura: Leiperidae and Leptodactylidae), with notes on natural history. *Zootaxa*, 1638: 1–20.
- Brasil, 1976. Departamento Nacional de Produção Mineral. Projeto Radambrasil, Levantamento de recursos naturais: 12 (Folha S. 19 Rio Branco). Rio de Janeiro, 458 pp.
- Brooks, D. R. & D. H. McLennan, 1991. *Phylogeny, Ecology and Behavior: a research program in comparative biology*. University Chicago Press, Chicago.
- Caldwell, J. P. & P. T. Lopez, 1989. Foam-generating behavior in tadpoles of *Leptodactylus mystaceus*. *Copeia*, (1989): 498–502.
- Cascon, P. & O. L. Peixoto, 1985. Observações sobre a larva de *Leptodactylus troglodytes* A. Lutz, 1926 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 45(3): 361–364.

- Cei, J. M. 1949. Costumbres nupciales y reproduccion de un batracio caracteristico chaqueño (*Leptodactylus bufonius* Boul.). Acta Zoologica Lilloana, 8: 105–110.
- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. Monitore Zoológico Italiano (N. S.) Monograph, 2: 1– 609.
- Cochran, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. United States National Museum Bulletin, 206: 1–423 + xvi.
- Conte, C. E. & R. A. Machado, 2005. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, 22 (4): 940–948.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Miscellaneous Publication of University Kansas Museum Natural History, 61: 1–68.
- Crump, M. L. 1995. *Leptodactylus bufonius* (NCN). Reproduction. Herpetological Review, 26(2): 97–98.
- De La Riva, I., 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 30(1): 15–29.
- Diaz, N. F., J. Valencia & M. Sallaberry, 1983. Life history and phylogenetic relationships of *Insuetophrynus acarpicus* (Anura: Leptodactylidae). Copeia, 1983(1): 30–37.
- Downie, J. R. 1984. How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. Copeia, 1984, 778–780.
- Downie, J. R. 1989. Observations on foam-making by *Leptodactylus fuscus* tadpoles. Herpetological Journal, 1: 351–355.

- Downie, J. R. & J. Smith, 2003. Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: developmental differences and interespecific comparisons. *Journal of Herpetology*, 37(1): 107–115.
- Duellman, W. E. & L. Trueb, 1986. *Biology of the Amphibians*. John Hopkins Ed. New York. 670 pp.
- Freitas, E. F. L., E. F. Spirandeli-Cruz & J. Jim, 2001. Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae). *Comunicações Museu Ciência Tecnologia PUCRS, Série Zoologia*, 14(2): 121–132.
- Frost, D. R., T. Grant; J. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drenes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green & W. C. Wheeler, 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297: 1–370.
- Giaretta, A. A. & M. N. C. Kokubum, 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lay eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). *Herpetozoa*, 16: 115–126.
- Giaretta, A. A. & M. Menin, 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of a species of *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 38: 1711–1722.
- Giaretta, A. A. & K. G. Facure, 2006. Terrestrial and communal nesting in *Eupemphix nattereri* (Anura, Leiuperidae): interactions with predators and pond structure. *Journal of Natural History*, 40: 2577–2587.
- Gosner, 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on

- identification. *Herpetologica*, 16:183–190.
- Haddad, C. F. B. & C. P. A. Prado, 2005. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3): 207-217.
- Heyer, W. R., 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23(3): 421–428
- Heyer, W. R., 1973. Systematic of the *Marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science*, n. 251.
- Heyer, W. R. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions to Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 252: 1–46.
- Heyer, W. R. & L. Maxson, 1982. Leptodactylid frogs and the Brazilian Shield: an old and continuing adaptive relationship. *Biotropica*, 14(1): 10–15.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. Gonçalves da Cruz, O. L. Peixoto & C. E. Nelson, 1990. Frogs of Boraceia. *Arquivos de Zoologia, São Paulo*, 31(4): 231–410.
- Heyer, W. R., 1998. The relationships of *Leptodactylus diedrus* (Anura, Leptodactylidae). *Alytes*, 16:1–24.
- Heyer, W. R. & P. A. Silverstone. 1969. The larva of *Leptodactylus hylaedactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Fieldiana Zoology*, 51: 141–145.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. Cruz, O. L. Peixoto & C. E. Nelson., 1990. Frogs of Boraceia. *Arquivos de Zoologia, São Paulo*, 31(4): 231–410.
- Kok, P. J. R., M. N. C. Kokubum, R. D. MacCulloch & A. Lathrop, 2007. Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura, Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior. *Phyllomedusa*, 6(1): 45–60.

- Kokubum, M. N. C. & A. A. Giaretta, 2005. Reproductive ecology of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: implications for systematic. *Journal of Natural History*, 39(20): 1745–1758.
- Kokubum, M. N. C. & M. B. Sousa, 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in Northern Brazil. *South American Journal of Herpetology*.
- Kokubum, M. N. C.; N. M. Maciel; R. H. Matsushita, A. Queirós Júnior & A. Sebben (submetido). Reproductive behaviour of *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*.
- Kokubum, M. N. C.; R. P. Costa & A. A. Giaretta (em preparação). Reproductive phenology of *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) in an area of Cerrado from Minas Gerais state, Brazil.
- Kwet, A. & A. Angulo, 2002. A new species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) from the Araucaria forest of Rio Grande do Sul (Brazil), with comments on the systematic status of southern populations of the genus. *Alytes*, 20 (1-2): 28–43.
- Lamar, W. W. & E. R. Wild, 1995. Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae), with a description of the tadpole. *Herpetological Natural History*, 3(2): 135–142.
- Langone, J. A. & R. O. de Sá, 2005. Redescripción de la morfología larval externa de dos especies del grupo de *Leptodactylus fuscus*. *Phyllomedusa*, 4(1): 49–59.
- Larson, P. M. & R. O. de Sá, 1998. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (*Leptodactylus*: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. *Journal of Morphology*, 238: 287–305.

- Lima, A. P., W. E. Magnusson, M. Menin, L. K. Erdtmann, D. J. Rodrigues, C. Keller & W. Hödl, 2006. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central = Guide to the frogs to Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia. Átemma, Manaus. 168 pp.
- Lynch, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of Leptodactyloid frogs. University of Kansas Printing Service, Kansas, 53: 1–238.
- McDiarmid, R. W. & R. Altig, 1999. Tadpoles: the biology of anuran larvae. Roy W. McDiarmid and Ronald Altig (ed.). The University of Chicago Press, Chicago, 444 pp.
- Martin, P. & P. Bateson, 1986. Measuring behavior: an introduction guide. Cambridge: Cambridge University Press. 200 pp.
- Martins, M., 1988, Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia, Anura). Revista Brasileira Biologia, 48(4): 969–977.
- Mercolli, C., A. A. Yanosky & J. R. Dixon., 1995, Natural history of *Adenomera hylaedactyla* (Anura: Leptodactylidae) in the Eastern Chaco of Argentina. Bulletin Maryland Herpetological Society, 31(3): 117–129.
- Moreira, G. & A. P. Lima., 1991, Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazonia. Herpetologica 47(3): 295–300.
- Oliveira-Filho, J. C., H. C. M. Costa & U. M. L. Braga, 2005. Egg-laying and foam-beating in *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). Biota Neotropica, 5(2): 1–2.
- Oliveira-Filho A. & M. A. L. Fontes. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. Biotropica, 32:793–810.
- Philibosian, R., R. Ruibal, V. H. Shoemaker & L. L. McClanahan, 1974. Nesting behavior and early larval of the frog *Leptodactylus bufonius*. Herpetologica, 30: 381–386.

- Pisanó, A., D. Rengel & E. D. Lavilla, 1993. Le nid souterrain comme chambre nuptiale pour un Amphibien d'Argentine. *Revue française Aquariologie*, 19(4): 125–126.
- Pombal Jr, J. P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira Biologia*, 57(4): 583–594.
- Prado, C. P. A.; M. Uetanabaro & C. F. B. Haddad, 2005a. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26 (2004): 1–11
- Prado, C. P. A. & C. F. B. Haddad, 2005b. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, south-western Brazil. *Herpetologica Journal*, 15: 181 – 189.
- Prado, C. P. A. & A. D'Heursel, 2006. The tadpole of *Leptodactylus elenae* (Anura: Leptodactylidae), with description of the internal buccal anatomy. *South American Journal of Herpetology*, 1(1): 79– 86.
- Reading, C. J. & G. M. Jofré, 2003. Reproduction in the nest building viscacheras frog *Leptodactylus bufonius* in Central Argentina. *Amphibia-Reptilia*, 24: 415–427.
- Rodrigues, L. O., 1992. Structure et organisation du peuplement d'anoures de Costa Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. *Revue Ecologie Terre Vie*, 47: 151– 193.
- Rodrigues, L. O. & W. E. Duellman, 1994. Guide to the frogs of the Iquitos Region, Amazon Peru. Univ. Kansas Natural History Museum, Special Publication, 22, 80 pp.
- Rosa R., S. C. C. Lima & W. L. Assunção, 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza*, 3: 91– 108.

- Rossa-Feres, D. C. & J. Jim, 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região neotropical de Botucatu, São Paulo. *Revista brasileira de Biologia*, Rio de Janeiro, 54 (2): 323–334.
- Rossa-Feres, D. C.; M. Menin & T. J. Izzo., 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia*, 87: 93– 100.
- Sazima, I. 1975. Hábitos reprodutivos e fase larvária de *Leptodactylus mystacinus* e *L. sibilatrix*. Dissertação de Mestrado. Universidade de Campinas, Campinas São Paulo. Dados não publicados.
- Sazima, I. & W. C. A. Bokermann, 1978. Cinco novas espécies de *Leptodactylus* do centro e sudeste do brasileiro (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 38(4): 899–912.
- SEMARH – Secretaria de Meio Ambiente e Recursos Hídricos, 2006. APA da Cafuringa: A última fronteira natural do DF/Distrito Federal. Brasília: Semarh, 543 pp.
- Souza, M. B. & C. F. B. Haddad, 2003. Redescription and reevaluation of the generic status of *Leptodactylus dantasi* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) and description of its unusual advertisement call. *Journal of Herpetology*, 37(3): 490– 497.
- Solano, H. 1987. Algunos aspectos de la biología reproductiva del sapito silbador *Leptodactylus fuscus* (Schneider) (Amphibia: Leptodactylidae). *Amphibia-reptilia*, 8: 11–128.
- Toft, C. A. & W. E. Duellman, 1979. Anurans of the lower Rio Lullapichis, amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica*, 35: 71– 77.
- Toledo, L. F., L. M. Castanho & C. F. B. Haddad, 2005. Recognition and distribution of *Leptodactylus mystaceus* (Anura; Leptodactylidae) in the State of São Paulo, Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 5(1): 57–62.

- Zaracho, V. & E. O. Lavilla, 2006. Descripción de la larva y el modo reproductivo de una población argentina de *Adenomera*. In: VI Congreso Argentino de Herpetología, Comunicaciones científicas y tecnológicas 2006, Universidad Nacional del Nordeste, resumen B-017.
- Zimmerman, B. L. & J. P. Bogart. 1984. Vocalizations of primary forest frog species in the Central Amazon. *Acta amazonica*, 14: 473–519.

Capítulo 2

Diversidade acústica em espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*

(Anura, Leptodactylidae)

I. Introdução

O canto (vocalização) tem importância fundamental na caracterização das espécies (Duellman & Trueb, 1986; Angulo, 2004). Os cantos de anúncio produzidos por machos para a atração de fêmeas na maioria das espécies de anuros são específicos-específicos, onde nenhum conjunto de espécies simpátricas possui o mesmo tipo de canto (Rand, 1988).

O canto de anúncio (sensu Wells, 1977) é definido por ter a função de atrair fêmeas, para o acasalamento e/ou localização espacial do macho vocalizante (Wells, 1977; Littlejohn, 1977).

O canto territorial ou agressivo segundo Littlejohn (1977) é o canto produzido por um macho residente em resposta ao canto de anúncio de um macho invasor. Este tipo de canto é comumente encontrado em espécies territoriais (e.g. *Leptodactylus*) e tem como função evitar combates físicos que poderiam resultar em injúrias nos competidores (Martins & Haddad, 1988).

Diversos estudos têm demonstrado que fatores ambientais e sociais influenciam sobre as variáveis do canto (e.g. WELLS, 1988). No Brasil, os estudos com vocalizações começaram a ser utilizadas na década de 60 (Bokermann, 1966a; Bokermann, 1967) com caráter taxonômico e, atualmente as vocalizações são usadas para revelar espécies crípticas (Heyer et al., 1996; Haddad & Pombal, 1998).

II. Objetivos

Descrever as vocalizações de anúncio e territoriais de todas as possíveis populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* evidenciando as prováveis espécies a partir de diversos parâmetros de canto, como frequência dominante e fundamental, número de harmônicos, entre outras.

III. Material e Métodos

Todos os cantos analisados foram adquiridos em condições naturais, incluindo aqueles obtidos a partir de arquivos acústicos de outros pesquisadores (vide Tabela 1). Devido a grande diversidade de cantos, em função do número de espécies nominais, foram utilizados nomes particulares de registro para cada espécie, com base na localidade de origem; em alguns casos foi utilizado o termo “aff.”. As gravações do autor (coleção particular MNCK) foram feitas em gravador Sony® mini-disc, acoplado a um microfone unidirecional marca Audio-Technica®. Dados físicos, como temperatura, foram registrados no final de cada gravação. Os cantos foram digitalizados para o computador e analisados através do programa “Soundruler” (Gridi-Papp, 2007). A partir daí, espectrogramas foram preparados, a fim de se comparar os cantos de cada localidade. A taxa de amostragem foi de 22050 Hz, com 16 bits de resolução. Para a análise, foi utilizada a transformação de Fourier (FFT) a 2048 pontos. A frequência de resolução foi de 21,5 Hz, e limites altos e baixos de banda foram 1500 e 9000Hz, respectivamente. Em função de um trabalho em conjunto (Kokubum, Angulo & Kok, em prep.), somente o canto de *L. andreae* Peixe-Boi foi analisado utilizando-se o programa “Cool Edit versão Pro 2” (Syntrillium Software Corporation, 2002) e as figuras do canto geradas, usando uma combinação do DADiSP (DSP Corporation, 1999) e Praat (Boersma & Weenink, 2007) e posteriormente editadas com o programa “Corel Draw” versão CS2.

A descrição dos cantos foi feita com base nos seguintes parâmetros: frequência fundamental (considerada o 1º harmônico), frequência dominante, comprimento do canto, taxa de canto (“call rate”), tempo de ascensão do canto (“call rise time”), número de pulsos por canto, outras frequências (harmônicos), mudanças na frequência dominante (modulação

de frequência) e cantos por minuto. Na análise comparativa, a terminologia seguida foi a proposta por Cocroft & Ryan (1995), com exceção da modulação de frequência dominante (frequência dominante no final de canto menos a frequência dominante no começo de cada canto), modificada de Márquez *et al.*, 1995 e Angulo *et al.* (2003).

A frequência dominante é aquela em que o organismo emite com maior intensidade o som. A frequência fundamental é o primeiro harmônico, e assim, nem sempre pode ser considerada a dominante.

O termo “call rise time” (tempo da ascensão do canto - TAC) expressa, em milissegundos, a amplitude máxima do canto. O “call rate” (taxa de canto), outra medida de tempo (em milissegundos), corresponde ao período entre o início do canto e o início do canto imediatamente anterior.

As notas foram definidas como sub-unidades do canto. Os pulsos (*sensu* Duellman & Trueb, 1986) foram definidos como subunidades das notas ou canto e que, quando não ocorriam, a nota/canto correspondia a um pulso (Angulo *et al.*, 2003; Kwet, 2007). “Outras frequências” foram definidas como registros que não correspondem à frequência fundamental/ou dominante e que possuem energia. Os valores de frequência foram tomados no pico de amplitude de cada sinal.

A maioria dos cantos não representa uma espécie descrita e com nome disponível, ou seja, um nome científico. Os cantos foram designados segundo o tipo de habitat do macho vocalizador e a localidade e são amostras de populações (algumas são espécies com descrição publicada). Por exemplo, a espécie de *Leptodactylus* sp de Rio Branco (AC) de área aberta recebeu a denominação *Leptodactylus* sp1 Rio Branco, enquanto que a espécie de floresta recebeu a denominação de *Leptodactylus* sp2 Rio Branco. Até o presente momento, nenhuma das espécies sem nomes válidos recebeu um nome específico, embora

estejam em andamento alguns trabalhos de descrição de espécies (*Leptodactylus* sp. Uberlândia, Kokubum & Giaretta, em prep.; *Leptodactylus* sp. Salvador, Bahia, Kokubum & Napoli, em prep.).

A distribuição geográfica das populações, os tamanhos das amostras (n) e a temperatura do ar estão descritos na Tabela 1 e esquematizados na Figura 1. A maioria dos cantos registrados são cantos de anúncio. Para algumas espécies, outros tipos de cantos foram registrados, como os cantos territoriais, ou agressivos.

Buscando investigar a hipótese de influência da ecologia na evolução de grupos de populações com parâmetros acústicos próximos (proximidade no espaço formado pelos parâmetros acústicos), foram comparados os dendrogramas formados considerando distâncias no “espaço acústico” entre pares de populações, sob diferentes escalas geográficas do ambiente (bioma, macrohabitat, microhabitat). A posição geográfica do macho vocalizador e as características do entorno foram usadas como base de dados para a análise de agrupamentos (“cluster”).

A diferença entre grupos foi testada para cada parâmetro de canto, usando o teste não-paramétrico Kruskal-Wallis, disponível no programa estatístico SYSTAT 11.0. Especialmente para o parâmetro “tipo de canto” (com apenas dois tipos), foi usado, alternativamente, o teste Mann-Whitney (disponível no mesmo programa). Seguindo MacCune & Grace (2002), o MDS (“multidimensional scalling”) disponível nesse mesmo programa estatístico, foi usado para ordenar os dados básicos e obter relações entre os parâmetros de canto e as populações. Sobre os dados ordenados em duas dimensões do MDS, foi empregada a análise de agrupamento conhecida como método de Ward, disponível no programa PAST. Essa análise de agrupamento maximiza as diferenças entre os grupos e é indicada para dados não-paramétricos.

Devido a facilidade do uso de computadores pessoais, é fácil obter dendrogramas com outros métodos de agrupamento (e distâncias). Assim, outros métodos foram experimentados, tomando o coeficiente cofenético e a composição dos grupos como parâmetros para comparação com o método de Ward.

Na análise de agrupamento, além dos cantos das populações que foram amostrados nesse estudo, foram utilizadas descrições de cantos de espécies, tomadas de estudos disponíveis na literatura científica (1. *L. andreae* Zimmerman & Bogart, 1984; 2. *L. andreae* Boistel et al., 2006; 3. *L. cf. andreae* Angulo & Icochea, 2003; 4. *L. diptyx* Márquez et al., 1995; 5. *L.* “Forest Type I” Angulo et al., 2003; 6. *L.* “Forest Type II” Angulo et al., 2003; 7. *L.* “Forest Type III” Angulo et al., 2003; 8. *L. hylaedactylus* Angulo et al., 2003; 9. *L. hylaedactylus* Marquez et al., 1995; 10. *L. hylaedactylus* Schneider et al., 1988; 11. *L. hylaedactylus* Schluter, 1980; 12. *L. heyeri* Boistel et al., 2006; 13. *L. coca* Angulo & Reichle, 2008; 14. *L. nanus* Kwet, 2007 e 15. *L. thomei* Almeida & Angulo, 2006).

Foram utilizados como parâmetros acústicos: a duração do canto (ms), taxa de cantos por minuto, canto pulsionado ou não; número de pulsos por canto (quando ausente utilizou-se o número 1), a frequência dominante, a modulação da frequência dominante e a temperatura média. Quanto aos caracteres considerados ambientais, ou ecológicos, utilizou-se a localização dos sítios de vocalização em ecorregiões. Explorando diferenças de escala, os sítios de vocalização foram classificados quanto ao tipo de macrohabitat e microhabitat. Para ecorregiões (ou biomas), usou-se quatro categorias: A- Amazônia, C- Cerrado (incluindo o Pantanal), T- Caatinga e M- Mata Atlântica. Para uso de macrohabitat, usou-se três categorias, caracterizadas segundo a variação da densidade da cobertura vegetal dos sítios de vocalização das populações: a- aberto (vegetação aberta, ou em clareiras dentro de mata, na borda de mata, assim como em áreas antrópicas), f- florestal e t- transição

aberto/florestal (ampla variação de habitat dos sítios de vocalização, “habitat-generalista”). Definiu-se o microhabitat dos sítios de vocalização nas seguintes categorias: a- aberto (maior parte do ambiente aberto no nível do solo, com gramíneas baixas ou sem vegetação; também superfície da água, etc.), p- parcialmente aberto (densidade moderada da vegetação cerca o macho vocalizante) e f- fechado (machos que cantam na cobertura densa das árvores ou capim alto).

Tabela 1. Fonte de sinais acústicos de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* utilizados neste trabalho listados pelas localidades. T média – temperatura média em graus Celsius; N/E – número de cantos e o número de indivíduos gravados. Arquivo sonoro – dados de coleta (quem registrou). MNCK (este trabalho).

Espécie	T média	Cidade, Estado	N/E	Arquivo sonoro
<i>L. lutzii</i>	24	Montanhas Parakaima, Guiana Francesa	15/3	Phylipe Kok (PK)
<i>L. andreae</i>	28,5	Peixe-Boi, PA	90/9	MNCK
<i>L. aff hylaedactylus</i>	23	Manaus, AM	50/5	MNCK
<i>L. aff hylaedactylus</i>	23	Reserva Ducke, Manaus, AM	60/6	MNCK
<i>L. aff andreae</i>	25	Reserva Ducke, Manaus, AM	60/6	MNCK
<i>L. aff hylaedactylus</i>	28	Rio Branco, AC	80/16	MNCK
<i>L. sp1 Rio Branco</i>	25	Rio Branco, AC	30/3	MNCK
<i>L. sp2 Rio Branco</i>	26	Rio Branco, AC	10/1	MNCK
<i>L. sp Cacoal</i>	21	Cacoal, RO	20/2	MNCK
<i>L. sp Pacoti</i>	---	Pacoti, CE	10/1	Igor Joventino (IJ)
<i>L. sp Carnaubearas</i>	---	Carnaubeiras, CE	10/1	Igor Joventino (IJ)
<i>L. sp Salvador</i>	---	Salvador, BA	10/1	Marcelo Napoli (MN)
<i>L. sp Passo do Camaragibe</i>	---	Passo do Camaragibe, AL	10/1	MNCK
<i>L. sp Uberlândia</i>	25	Uberlândia, MG	30/5	MNCK, Ariovaldo A. Giaretta (AAG)
<i>L. sp</i>	19,4	Itapeva, SP	20/2	Ariovaldo A. Giaretta (AAG)
<i>L. sp</i>	23	Itatiba, SP	20/2	MNCK
<i>L. sp</i>	---	Botucatu, SP	20/2	Jorge Jim (JJ)
<i>L. aff marmoratus</i>	19	Paranapiacaba, SP	30/3	MNCK
<i>L. sp</i>	19,5	Paranapiacaba, SP	30/3	Ariovaldo A. Giaretta (AAG)
<i>L. aff marmoratus</i>	23	Caraguatatuba, SP	50/5	MNCK
<i>L. bokermanni</i>	23	Paranaguá, PR	80/8	MNCK
<i>L. sp Morretes</i>	21	Morretes, PR	30/3	MNCK
<i>L. sp2 Morretes</i>	---	Morretes, PR	10/1	Rodrigo Lingnau (RL)
<i>L. sp3 Morretes</i>	---	Morretes, PR	10/1	Rodrigo Lingnau (RL)
<i>L. sp Florianópolis</i>	26	Florianópolis, SC	20/2	MNCK
<i>L. sp Itapema</i>	26	Itapema, SC	30/3	MNCK
<i>L. sp Blumenau</i>	27	Blumenau, SC	60/6	MNCK
<i>L. martinezi</i>	28	Brasília, DF	70/7	MNCK
<i>L. diptyx</i>	28	Corumbá, MS	80/8	MNCK
<i>L. sp Cuiabá</i>	---	Cuiabá, MT	10/1	MNCK

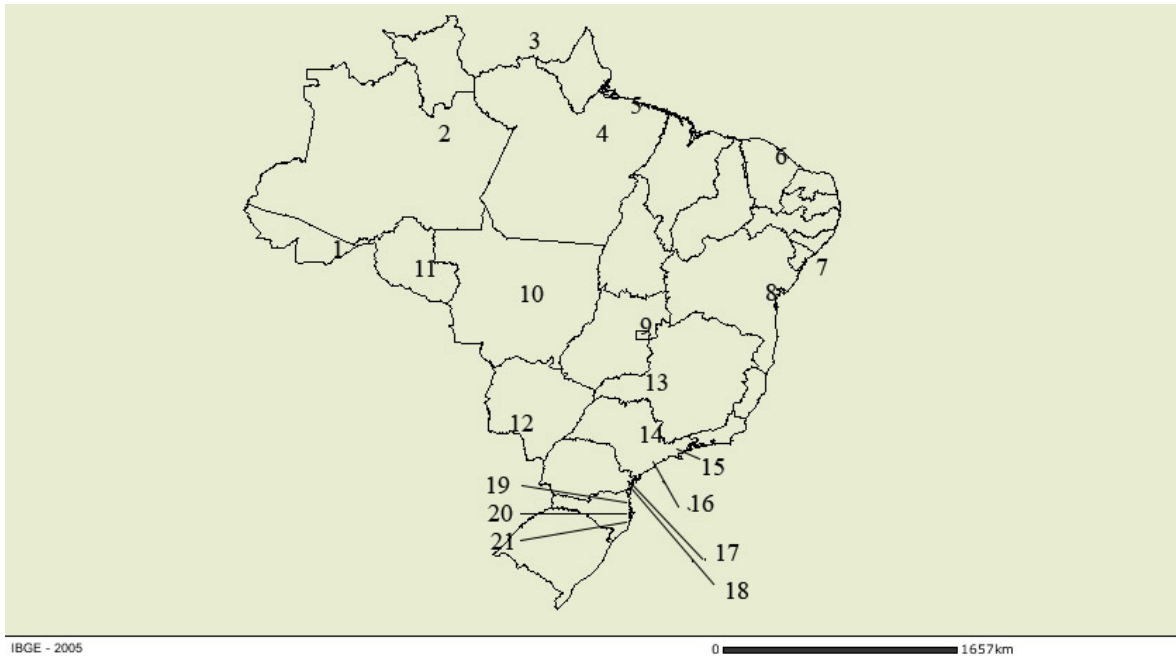


Figura 1. Mapa do Brasil com as localidades amostradas para o capítulo 2 (vocalizações) durante o período de estudo (2004-2007). 1. Rio Branco, Acre; 2. Manaus, AM; 3. Montanhas Parakaima, Guiana Francesa; 4. Belém, Pará; 5. Peixe-Boi, PA; 6. Pacoti e Viçosa, CE; 7. Passo do Camaragibe, AL; 8. Salvador, BA; 9. Brasília, DF; 10. Cuiabá, MT; 11. Cacoal, RO; 12. Coubá, MS; 13. Uberlândia, MG; 14. Botucatu, Itapeva e Itatiba, SP; 15. Caraguatatuba, SP; 16. Paranapiacaba, SP; 17. Morretes, PR; 18. Paranaguá, PR; 19. Blumenau, SC; 20. Itapema, SC; 21. Florianópolis, SC. Modificado do IBGE (2005).

IV. Resultados

1. Diversidade de Cantos

Durante o trabalho realizado nas estações reprodutivas de 2004/2005, 2005/2006, 2006/2007 e 2007/2008, compreendida entre os meses entre setembro-março, foram registrados 27 cantos de anúncio, principalmente para 17 localidades, abrangendo 14 Estados brasileiros e a Guiana Francesa (Figura 1; Tabela 2). Todos os cantos analisados neste trabalho obtidos pelo autor e/ou disponibilizados por pesquisadores (cantos de 16 – 45) estão descritos na Tabela 2. Além disso, foram registrados também sete cantos territoriais, nas mesmas localidades amostradas dos cantos de anúncio. Um total de 1045 cantos (anúncio e outros) de 107 machos foi analisado durante o andamento da tese.

A matriz de parâmetros de cantos e uso do espaço por populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* está disponível na Tabela 2. Essa matriz foi utilizada como base de dados para as análises de agrupamento e para as análises discriminantes.

Tabela 2 - Sumário de parâmetros acústicos dos cantos de anúncio das espécies de *Leptodactylus* registradas neste trabalho em comparação com outras espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Abreviações usadas são: FF = frequência fundamental, FD = frequência dominante; Comp. Canto = comprimento do canto; Mod de Frequência = Modulação de frequência; TAC – tempo de ascensão do canto. Comparado também com a Tabela 6 (Angulo *et al.*, 2003: 501). Cantos de 1 – 15: dados coligidos da literatura e cantos de 16 - 45: dados coletados durante estes estudos. As espécies registradas e analisadas neste trabalho correspondem aos cantos de 16 - 45.

Espécie	FF 1o Harmônico (Hz)	FD 2o Harmônico (Hz)	Comp canto (ms)	Mod de Freq	Número de pulsos	Outras frequências	TAC (ms)	Cantos por minuto
<i>L. andreae</i> ¹	2190-2230	4100-4430	60-100	-----	?	?	-----	49-144
<i>L. andreae</i> ²	2316-2692	4557-5493	44,5-85,7	-----	1	Sim, 7 harmônicos 4475,6 – 4873,4/ 6663,7 – 7304,6	-----	67,8 30-78
<i>L. cf. andreae</i> ³	2247,7-2466,5	2247,7-2466,5	21,2-37,7	-----	1	4873,4/ 6663,7 – 7304,6	-----	52.6- 128.4
<i>L. diptyx</i> ⁴	2180,8-2281,7	4200-4502,9	56,6-88,3	-----	?	0	-----	52.6- 128.4
<i>L. “Forest Type I”</i> ⁵	2128,4-2585,9	4415,9-5052,4	155,5-259,25	426,6-1636,5	20-39	6126,6 – 7614,4	17,66-59,68	6-36
<i>L. “Forest Type II”</i> ⁶	2028,9-2466,5	4057,9-4953	191,98- 505,75	-429,6-859,38	10-17	5171,8 – 7399,6	44,89- 227,91	15-31.2

<i>L.</i> “Forest Type III” ⁷	2208-2679,5	4654,6-5338,8	37,05-89,98	515,6-1375	1	-	5,61-18,09	48-60
<i>L. hylaedactylus</i> ⁸	1949,4-2208	3958,4-4475,6	34,77-62,27	687,5-1632,8	4 – 6	5728.8 – 6743.2	0,84-22	162-252
<i>L. hylaedactylus</i> ⁹	2079,8-2463,5	4200-4785,6	43-69,2	-----	1	0	-----	-----
<i>L. hylaedactylus</i> ¹⁰	ca. 1800-2000	3200-4000	59,87 e 73,11	-----	7 – 10	5000 – 6000	-----	117.8- 149.6
<i>L. hylaedactylus</i> ¹¹	1800-2300	3400-4500	80	-----	11	0	-----	150
<i>L. heyeri</i> ¹²	1815-1878	3568-3844	136,87-184.5	3422-3821	1	Sim, 6 harmônicos	-----	33.6
<i>L. coca</i> ¹³	1695 - 1914	3449 - 3748	110 - 145	0-775	10 - 15	Sim, 5 ou 6 harmônicos	11,6 – 96	66 - 84
<i>L. nanus</i> ¹⁴	2400 - 2600	4800 - 5100	101 - 118	(- 80) – 0	1	6900 - 7200	-----	22 - 126
<i>L. thomei</i> ¹⁵	2153 - 2811	4556 - 5562	120 - 210	603 – 2153	10 - 21	Sim, 5 ou 6 harmônicos	42,95 – 73.04	10 - 24
<i>L. lutzi</i> ¹⁶	1636-1808	3273-3617	42-65	-----	1	-----	-----	17-23
<i>L. andreae</i> Peixe-Boi ¹⁷	2820–3046a	4608–5157	16-30	434–788	1/ 2-7	6363–6965/ 8161–10380	2-14	158–239
<i>L. aff hylaedactylus</i> Manaus ¹⁸	1744,18-2179,10	3488,37– 4435,83	49- 73	57 – 696	7 - 9	-----	7,7 – 46,6	133-192
<i>L. aff hylaedactylus</i> Reserva Ducke, Manaus ¹⁹	1873,38-2217,91	3746,77- 4177,44	49-76	113 – 452	6 - 9	-----	9- 44	122 –192

<i>L. aff andreae</i>	2260,98 -	4521,97-					5,85 - 90	-----
Reserva Ducke, Manaus ²⁰	2691,65	5383,30	55-73	283 -1188	1	-----		-
<i>L. aff hylaedactylus</i>	2067,18 –	4134,37 –					4-21	196-270
Rio Branco ²¹	2379,41	4694,23	17-26	197-295	1	-----		
<i>L. sp1</i> Rio Branco ²²	1916,45 –	3832,91 –					6 - 183,45	87
	2131,78	4263,57	175 - 213	57- 452	28 - 33	-----		
<i>L. sp2</i> Rio Branco ²³		4780,37-					12,47-	47
		4866,50	58 - 68	678 – 848	7 - 8	-----	15,29	
<i>L. sp</i> Cacoal ²⁴	2304,05 –	4608,10-					19- 41	105-161
	2433,25	4866,50	52- 63	339 – 678	6 - 10	6912–7399,7		
<i>L. sp</i> Pacoti ²⁵	2024,12 –	4048,24 –					88- 94	ca. 33
	2110,25	4220,50	170-182	830 – 1071	15-16	-----		
<i>L. sp</i> Carnaubeiras ²⁶	2454,78 –	4909,57 –					4 - 10	195
	2540,91	5081,83	22 -27	339 – 340	1			
<i>L. sp</i> Salvador ²⁷	-----	3919,04-					10 - 14,5	41
		3948,03	127 - 148	103 – 311	1	-----		
<i>L. sp</i> Passo do Camaragibe ²⁸	2004 - 2102	4400 - 4546	31- 39	170 – 748	1	-----	-----	ca. 95
<i>L. sp</i> Uberlândia ²⁹	2050	4100	105–145	---	≤ 10	-----	-----	55–85
<i>L. sp</i> Itapeva ³⁰	1881 - 2163	3703,71-					31- 81	45-54
		4220,50	87-163	0 – 226	9 - 17	5839 – 6404 7705 - 8270		
<i>L. sp</i> Itatiba ³¹	1916,45 –	3832,91 –					10 - 81	47-57
			137-148	0 – 453	12 - 15	5844 - 6346		

	2088,72	4177,44						
<i>L. sp</i> Botucatu ³²	1765,72 – 2154,91	3531,44 – 4309,83	138 - 174	132 – 484	11 - 16	-----	-----	ca. 50
<i>L. aff marmoratus</i> Paranapiacaba ³³	-----	4780,37 - 4952,63	28 - 33	100 - 339	1	-----	3 - 7	56-65
<i>L. sp</i> Paranapiacaba ³⁴	2110,25 – 2282,51	4220,50 – 4565,03	183 - 233	188 – 629	1	-----	5 - 145	20-27
<i>L. aff marmoratus</i> Caraguatatuba ³⁵	-----	4005,17 - 4349,70	40 - 66	242 – 588	1	-----	2 - 65	48-74
<i>L. bokermanni</i> Paranaguá ³⁶	1787,25 – 1830,32	3402,24 – 3574,51	98,8- 152	0	1	5330-5361,7/ 7194,01	2 – 80,7	54-62
<i>L. sp</i> Morretes ³⁷	1571,92	2971,58 – 3229,98	189- 218	0	1	4457 – 4844/ 5943 – 6287/ 7859,60	6 - 187	37-44
<i>L. sp2</i> Morretes ³⁸	1916,45 – 2002,58	3832,91 – 4005,17	33 - 45	252 – 449	1	-----	6 - 214	---
<i>L. sp3</i> Morretes ³⁹	2691,65 – 2734,71	5383,30 – 5469,43	33 - 36	53 – 176	8 -12	8074,95– 8204,13	9 - 38	----
<i>L. sp</i> Florianópolis ⁴⁰	2035 - 2211	4091,30 - 4278	11 - 113	44- 176	1	6125 - 6433	11- 18	----
<i>L. sp</i> Itapema ⁴¹	2002,58 - 2426	4005,17 – 4694,23	100-141	0 – 201	1	6045 – 7150	8 - 73	18-24
<i>L. sp</i> Blumenau ⁴²	2519,38 –	5038,76 –	50 - 87	126 – 189	1	7556 - 8247	4 - 230	27-37

	2691,65	5383,30						
<i>L. martinezi</i> Brasília ⁴³	1765,72 – 2390,18	3531,44 – 4780,36	71,9 – 137,9	63 – 276	1	5297,16– 7170,54/ 7062,88 – 9560,72	60 - 93	101-134
<i>L. diptyx</i> Corumbá ⁴⁴	2088,72 - 2452	4177,44 - 4965	45 - 56	104 – 565	6-7	-----	4 - 78	90-111
<i>L. sp</i> Cuiabá ⁴⁵	2282,51 – 2454,78	4565,03 – 4909,57	30 - 33	377 – 603	1	-----	5 - 81	-----

1. Zimmerman & Bogart, 1984; 2. Boistel et al., 2006; 3. Angulo & Icochea, 2003; 4. Márquez et al., 1995; 5 -8. Angulo et al., 2003; 9. Márquez et al., 1995; 10. Schneider et al., 1988; 11. Schluter, 1980; 12. Boistel et al., 2006; 13. Angulo & Reichle, 2008; 14. Kwet, 2007; 15. Almeida & Angulo, 2006; 16 – 45. Cantos descritos neste trabalho.

1.1. Cantos de anúncio de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*

1.1.1. Cantos de espécies amazônicas

1. *Leptodactylus lutzi* (Figura 2) (anexo 3)

Esta espécie apresenta distribuição restrita a áreas florestais (Amazônia não-brasileira) e Floresta Amazônica (Guiana Francesa). O canto de anúncio desta espécie foi baseado, principalmente, em dois indivíduos; para um terceiro indivíduo foi utilizada somente a taxa de cantos por minuto (cantos/min), pois as demais características do canto não puderam ser analisadas em função da distância da gravação. Os machos foram encontrados somente em ambientes florestais. O canto apresenta uma seqüência de notas regulares repetidas entre 17 – 23 vezes por minuto. Estas notas duraram de 42 – 65 ms (média de 55 ms). As freqüências fundamental e dominante medem 1722 Hz (1636 – 1808 Hz) e 3445 Hz (3273 – 3617 Hz), respectivamente (Kok et al., 2007).

2. *Leptodactylus andreae* Peixe-Boi, PA (Figura 3)

Os machos desta espécie foram encontrados nas duas localidades, em atividade de vocalização durante o dia e a noite, em ambientes florestais e áreas abertas, inclusive ambientes antropizados, como jardins.

A descrição é baseada na combinação de cantos (n = 80) de nove indivíduos registrados na localidade-tipo.

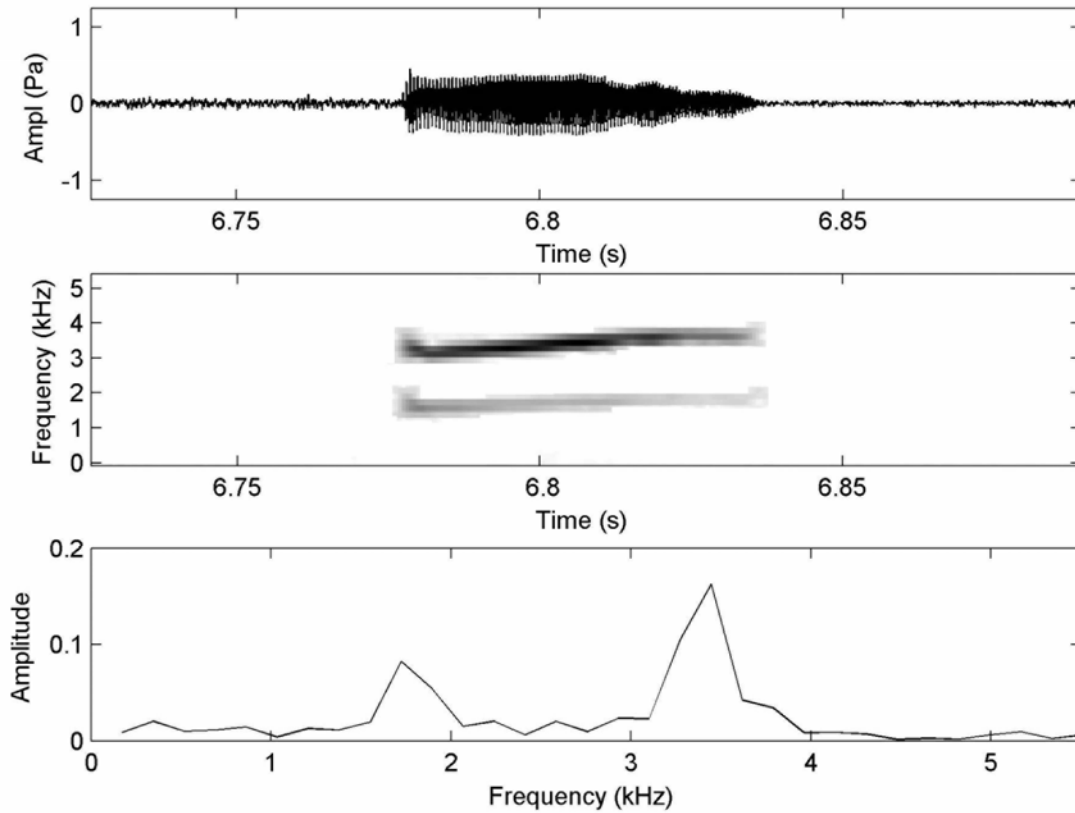


Figura 2. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de potência (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus lutzi*. Arquivo de registro: PK; indivíduo não coletado, número-tombo PK 1384.

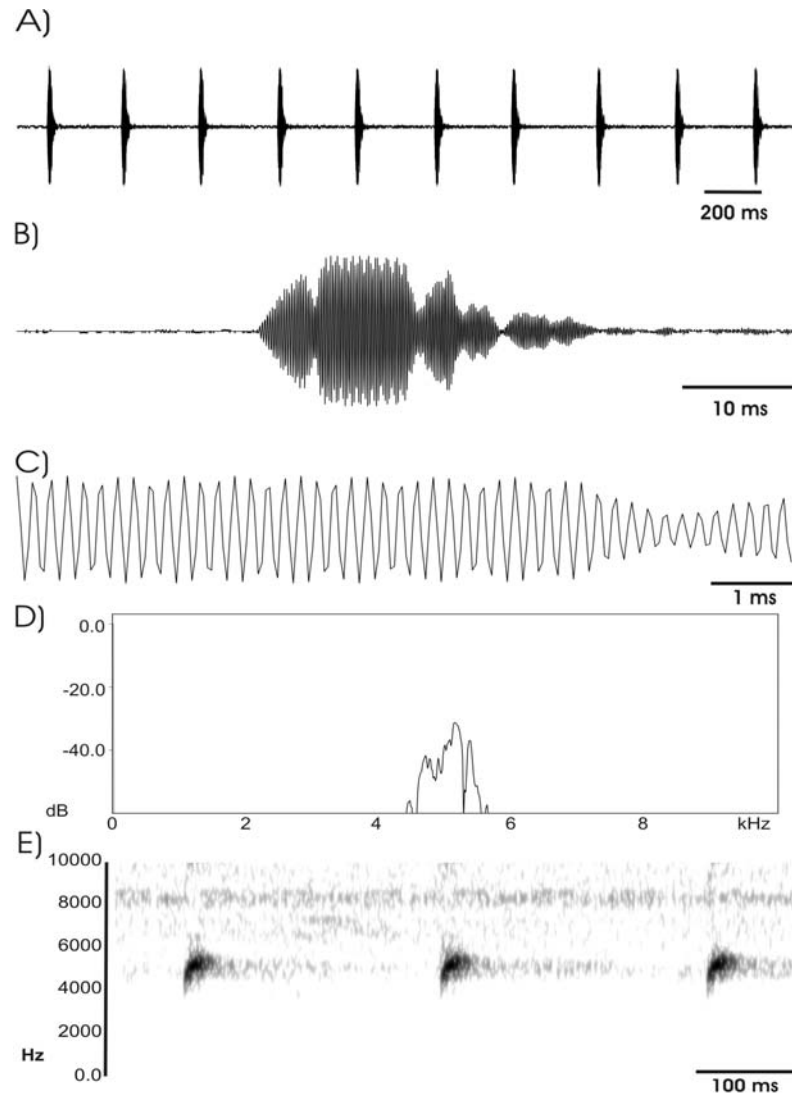


Figure 1

Figura 3. Canto de anúncio de *Leptodactylus andreae*: A) oscilograma de uma seqüência de dez cantos; B) oscilograma mostrando um destes cantos; C) detalhe da forma da onda (“waveform”) de B; D) espectro de potência do canto B e; E) espectrograma dos primeiros três cantos de A. Arquivo de registro: Adenomera andreae_canto 026_Peixe-Boi_PA.

O canto de anúncio desta espécie consiste em um sinal curto (16 – 30 ms), alta taxa de cantos (158 – 239 cantos/min). O TAC pode ser curto a intermediário na duração relativa do comprimento do canto (2 – 14 ms). A frequência dominante varia entre 4608 – 5157 Hz, e a maioria (89%) dos casos também é a frequência fundamental do canto. Houve somente uma exceção deste padrão, onde um indivíduo exibiu, com baixa intensidade, uma frequência baixa que oscilou entre 2820 – 3046 Hz.

A frequência dominante do canto exibiu uma ascensão entre 434 – 788 Hz. Quatro frequências podem ser detectadas neste canto, com duas frequências acima variando entre 6363 – 6965 Hz e 8161 – 10380 Hz.

Alguns cantos não apresentam pulsos, enquanto outros exibem pulsos claramente definidos (2 – 7 pulsos).

3. *Leptodactylus hylaedactylus* Manaus (AM) (Figura 4)

Cinco indivíduos foram gravados no Conjunto Acaricoara e na Reserva Ducke, ambos locais na cidade de Manaus. Machos vocalizaram durante o dia e a noite no solo ou sobre a vegetação (gramíneas) ca. de 10 – 15 cm, próximos a habitações humanas ou em áreas abertas (capim) em locais próximos a áreas florestais.

Os dados para os indivíduos gravados na cidade foram: frequência fundamental foi entre 1744,18 – 2217,91 Hz (média = 1962,09 ± 132,64; n = 50), segundo harmônico 3488,37 – 4435,83 Hz (média = 3926,14 ± 259,03; n = 50); comprimento do canto de 49 - 73 (média = 58,92 ± 5,75; n = 50), TAC de 7,7 – 46,6 (média = 16,29 ± 8,07; n = 48); modulação de frequência 57 - 696 (média = 206,51 ± 128,48; n = 49); taxa de cantos 270 – 596 (média = 384 ± 75; n = 49); número de pulsos por canto de 7 - 9 (média = 7,23 ± 0,50; n = 30) e cantos por minuto entre 133 – 192 (153,6 ± 23,01).

Os dados dos seis indivíduos gravados na Reserva Ducke foram: frequência fundamental entre 1873,38 – 2217,91 (média = 2001,14 ± 80,84; n = 60), frequência dominante entre 3746,77- 4177,44 (média = 3939,71± 97,75; n = 50) comprimento do canto entre 49 - 76 (média = 64,46 ± 7,22; n = 60), TAC entre 9 - 44 (média = 21± 9; n= 59); modulação de frequência entre 113 - 452 (média = 246,33 ± 103,22; n = 57); taxa de cantos entre 270 - 796 (média = 443 ± 127; n = 47); número de pulsos por canto de 6 - 9 (média = 7,45 ± 0,86; n = 57) e entre 122 – 192 (média = 144,16 ± 24,84) cantos por minuto.

4. *Leptodactylus andreae* Manaus (AM) Reserva Ducke (Figura 5)

Machos desta espécie foram encontrados vocalizando exclusivamente em áreas de floresta na Reserva Ducke. O horário de atividade de vocalização desta espécie corresponde apenas ao período do final da tarde – início da noite. Os seis indivíduos estudados apresentaram a frequência fundamental entre 2260,98 - 2691,65 (média = 2443,22 ± 108,90; n = 59), frequência dominante entre 4521,97- 5383,30 (média = 4891,31 ± 217,57; n= 59); comprimento do canto entre 55 - 73 (média = 63,88; n = 59), TAC 5,85 - 90 (média = 31,67 ± 12,09; n = 59); modulação de frequência entre 283 -1188 (média = 662,36 ± 196,52; n = 58); taxa de cantos 72- 2068 (média = 979 ± 337; n = 51) e cantos por minuto entre 58 – 86 (média = 72,2 ± 13,274; n = 5).

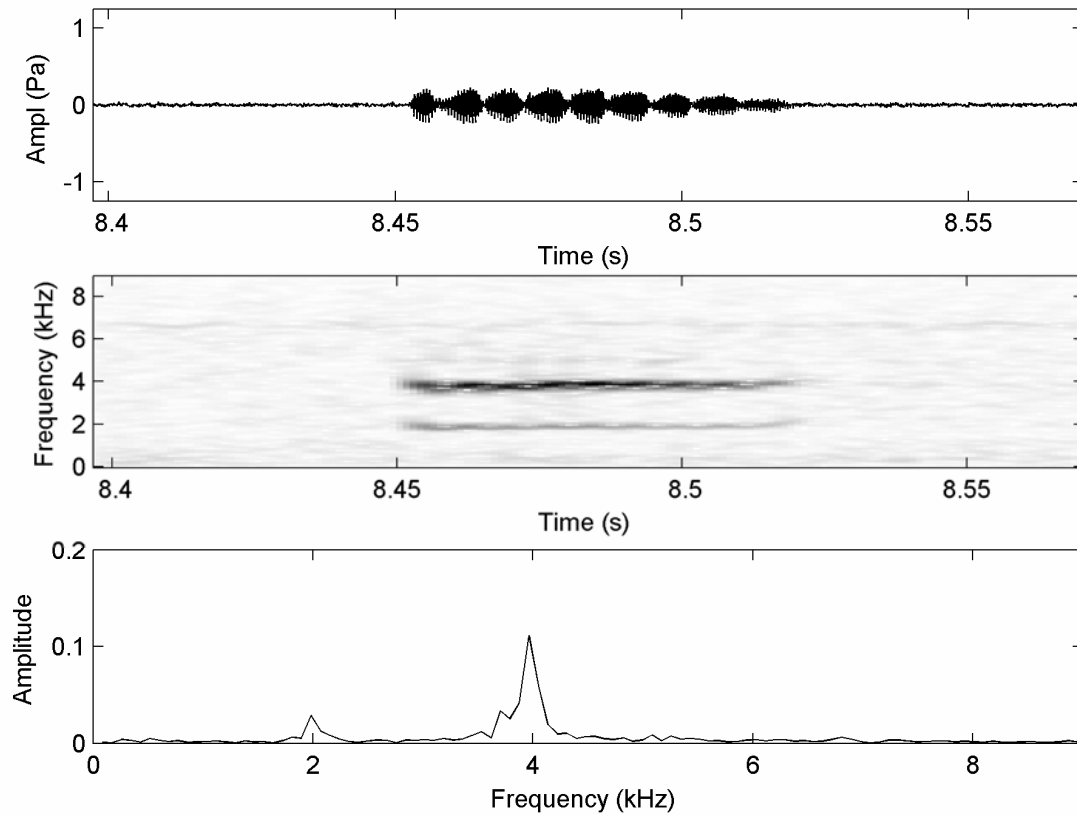


Figura 4. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de potência (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus hylaedactylus* Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. Note que o oscilograma do canto apresenta nove pulsos. Arquivo de registro: MNCK:

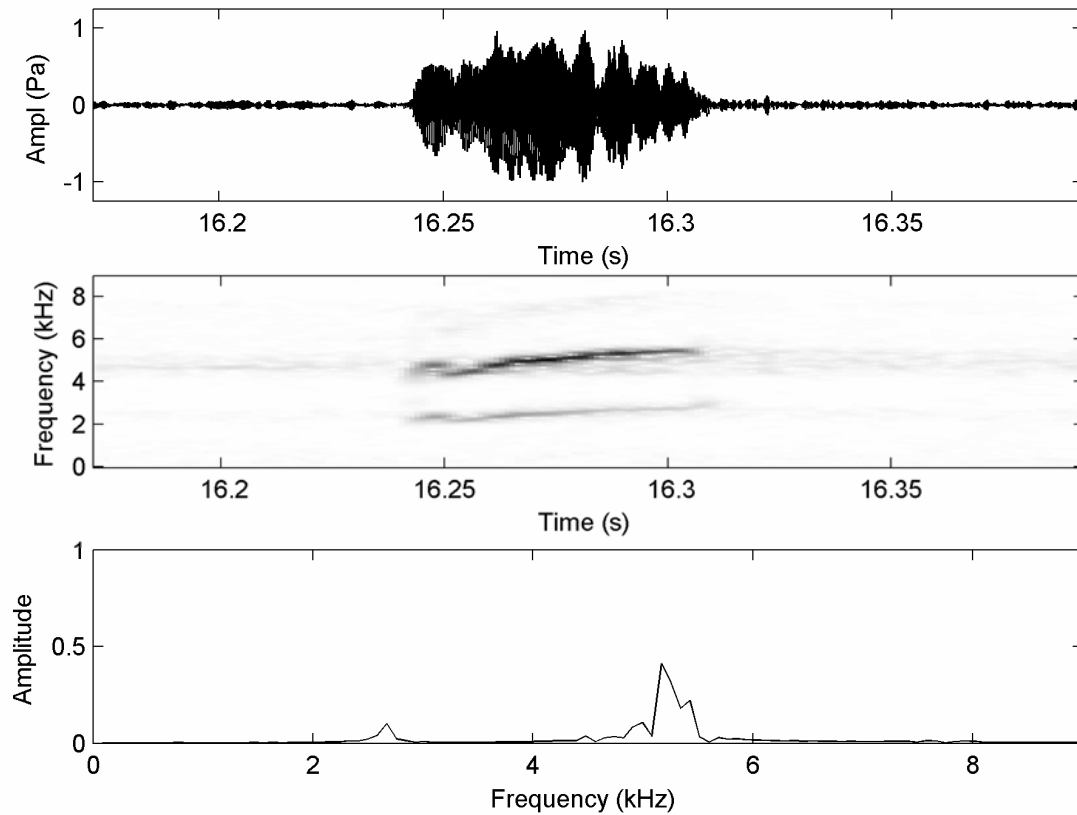


Figura 5. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus andreae* Manaus, Amazonas. Arquivo de registro: MNCK: Adomera andreae canto 005 parte 1_Reserva Ducke_Manauas_BR.

5. *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* Rio Branco (AC) (Figura 6)(Anexo 3)

Machos desta espécie foram encontrados vocalizando somente em áreas abertas, no solo, sob rochas e vegetação (gramíneas) em alturas de até 20 cm, no Campus da UFAC e no Parque Florestal Chico Mendes. UFAC. Em dois dias chuvosos os machos vocalizaram durante todo o dia (Kokubum & Souza, 2008).

O canto de anúncio desta espécie consiste na emissão de notas regulares entre 196-270 por minuto (média = $233 \pm 22,74$), com frequências fundamental e dominante entre 2067,18 – 2379,41Hz (média = $2222,62 \pm 83,11$) e 4134,37 – 4694,23 Hz (média = $4433,96 \pm 148,80$), respectivamente. A frequência dominante é o segundo harmônico. A duração do canto varia de 17 - 26 ms (23 ± 3). O canto tem uma leve ascensão de 197 - 295 Hz (média = $264,25 \pm 36,33$). O TAC é de 4 - 21 ms (média = 11 ± 5).

6. *Leptodactylus* sp1 Rio Branco (AC) (Figura 7)

Os machos desta espécie foram encontrados vocalizando, em sincronopatria com outra espécie de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (*L. sp2*), sob a liteira, exclusivamente em ambientes florestais (Parque Zoobotânico da UFAC). Os mesmos vocalizaram no crepúsculo, até por volta das 23:00 – 24:00 h. O canto (n = 3) apresentou frequência fundamental entre 1916,45 – 2131,78 Hz (média = $2045,65 \pm 60,90$; n = 28); frequência dominante entre 3832,91 – 4263,57 Hz (média = $4091,29 \pm 121,803$; n = 28) comprimento do canto entre 175 - 213 ms (média = $196,46 \pm 10,422$; n = 28); TAC 6 - 183,45 ms (média = $55,41 \pm 37,21$; n = 28); modulação de frequência entre 57 - 452 Hz (média = $195,78 \pm 100,19$; n = 28); taxa de cantos 1030 - 5837 ms (média = 2391 ± 1110 ; n = 18); número de pulsos por canto de 28 - 33 (média = $30,81 \pm 1,46$; n = 22) e o número de cantos por minuto é de 87.

7. *Leptodactylus* sp2 Rio Branco (AC) (Figura 8)

Somente um macho foi encontrado vocalizando sob a liteira juntamente com a espécie anterior. A espécie ocorre sincronopatricamente com *L. sp1* em áreas florestais. A frequência fundamental, que é também a dominante está entre 4780,37 - 4866,50 Hz (média = 4788,98 ±; n = 10); comprimento do canto entre 58 - 68 ms (média = 61,80 ± 3,19; n = 10); o TAC 12,47- 15,29 ms (média = 14,20 ± 1,04; n = 10); modulação de frequência entre 678 - 848 Hz (média = 757,50 ± 60,88; n = 10); taxa de cantos 944 - 1165 ms (média = 1084 ± 69; n = 8); número de pulsos por canto de 7 - 8 (média = 7,77 ± 0,44; n = 9) e o número de cantos por minuto de 47 (n = 1).

8. *Leptodactylus* sp Cacoal (RO) (Figura 9)

Os machos desta espécie foram encontrados em atividade de vocalização somente em áreas abertas, próximas a florestas ou em áreas habitadas, como jardins e terrenos baldios, na grama ou em capim. O horário de atividade (n = 3 dias) desta espécie corresponde ao crepúsculo e a noite, podendo, em dias chuvosos, os machos vocalizaram durante todo o dia. Os indivíduos gravados (n = 2) entre as 18:10 - 19:00 h apresentaram o primeiro harmônico entre 2304,05 - 2433,25 Hz (média = 2366,49 ± 40,67; n = 20), o segundo harmônico (dominante) entre 4608,10- 4866,50 Hz (média = 4733,02 ± 81,31; n = 20); e o terceiro entre 6912,15 - 7399,75 Hz (média = 7104,48 ± 132,28; n = 20); comprimento do canto entre 52 - 63 ms (média = 57,75 ± 3,25; n = 20); TAC 19 - 41 ms (média = 26 ± 7; n = 20); modulação de frequência entre 339 - 678 Hz (média = 482,35 ± 100,387; n = 20); taxa de cantos de 558 - 1196 ms (média = 670 ± 186; n = 20); número de

pulsos por canto entre 6 - 10 (média = $7,73 \pm 1,36$; n = 19) e cantos por minuto entre 105 – 161 (média = $124,33 \pm 31,77$; n = 3).

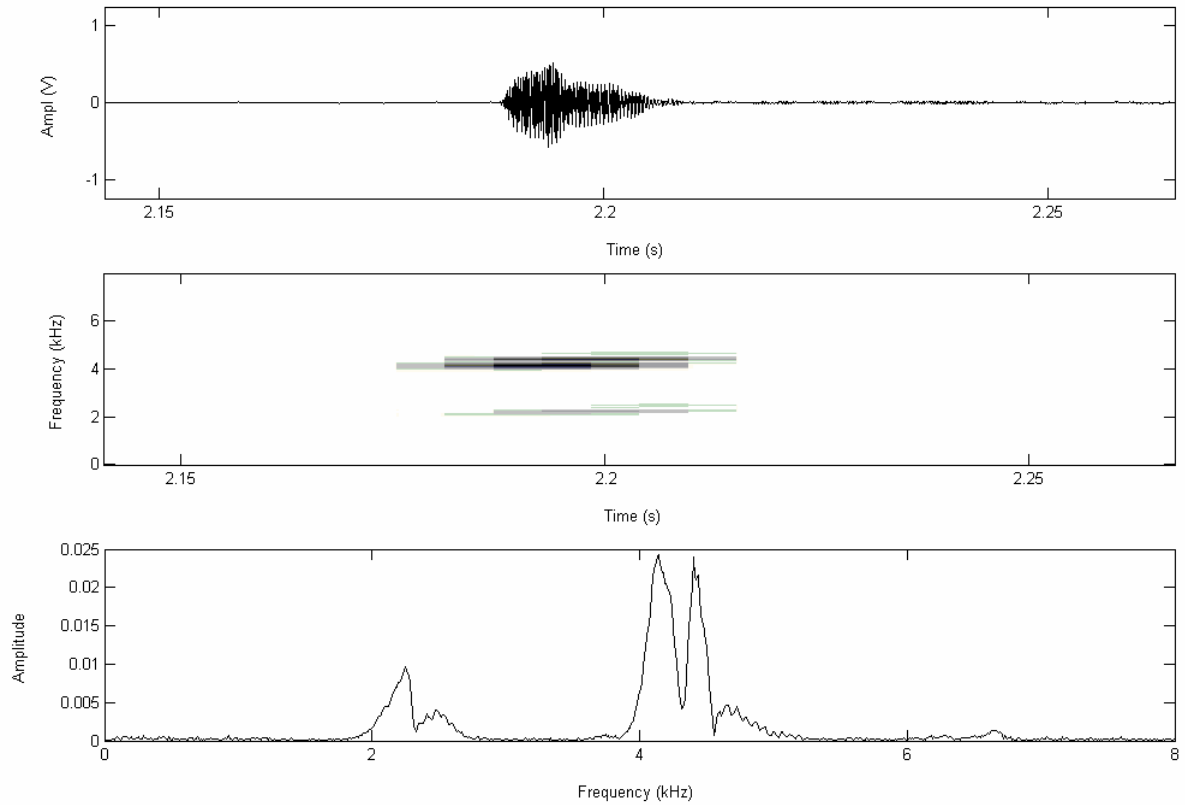


Figura 6. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus aff hylaedacylus* Rio Branco, Acre. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp_canto 085 parte 1_Rio Branco_AC.

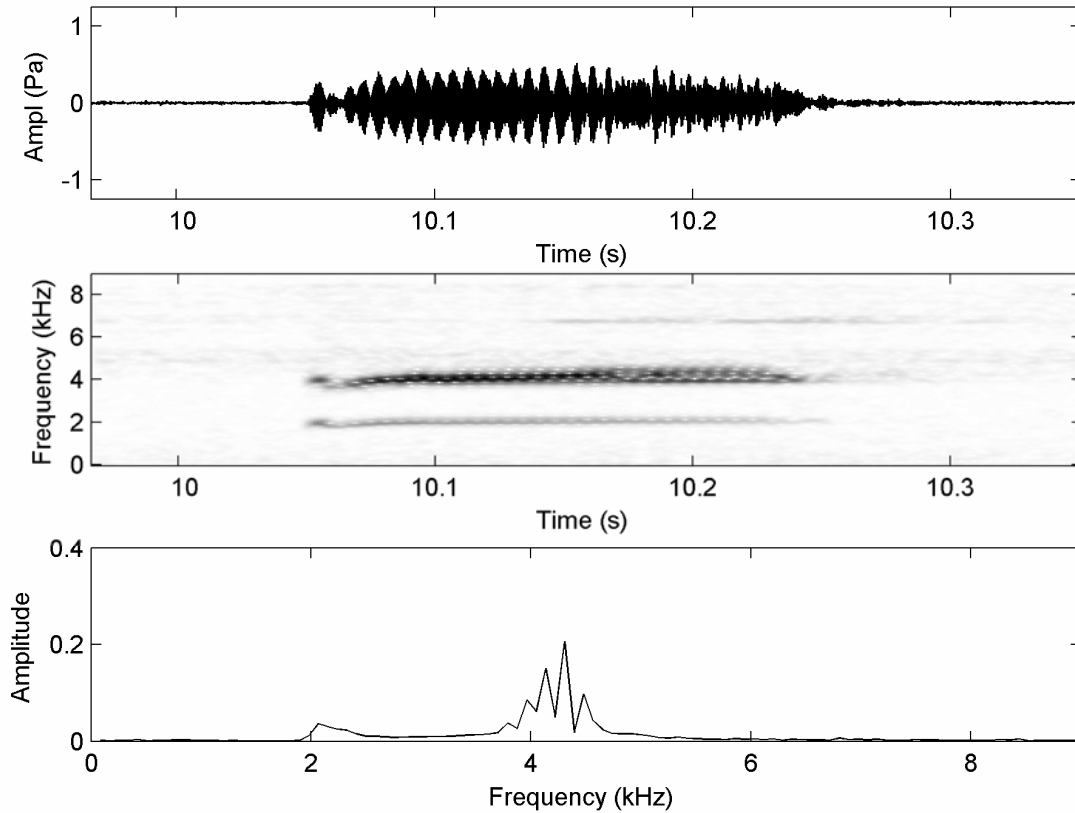


Figura 7. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (ou potência) (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp2 Rio Branco, Acre. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp2_canto 009 parte 1_Rio.

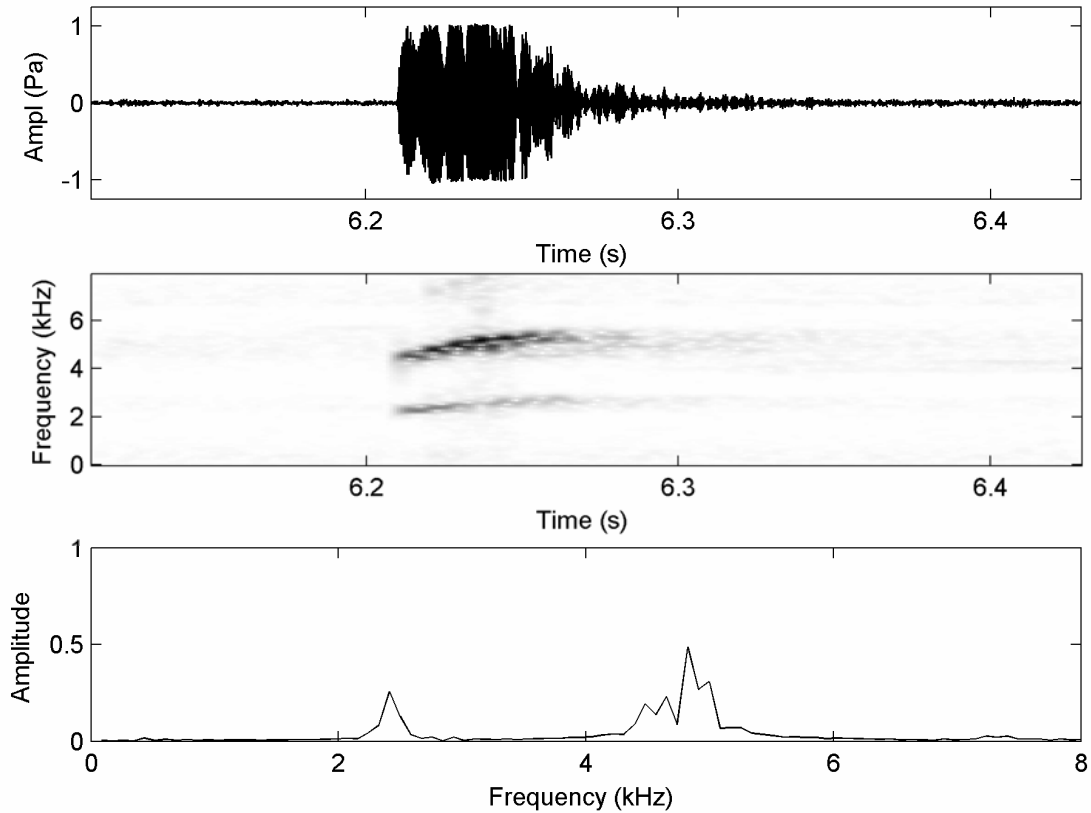


Figura 8. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp3 Rio Branco, Acre. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp3_canto 015 parte 1_Rio Branco_AC.

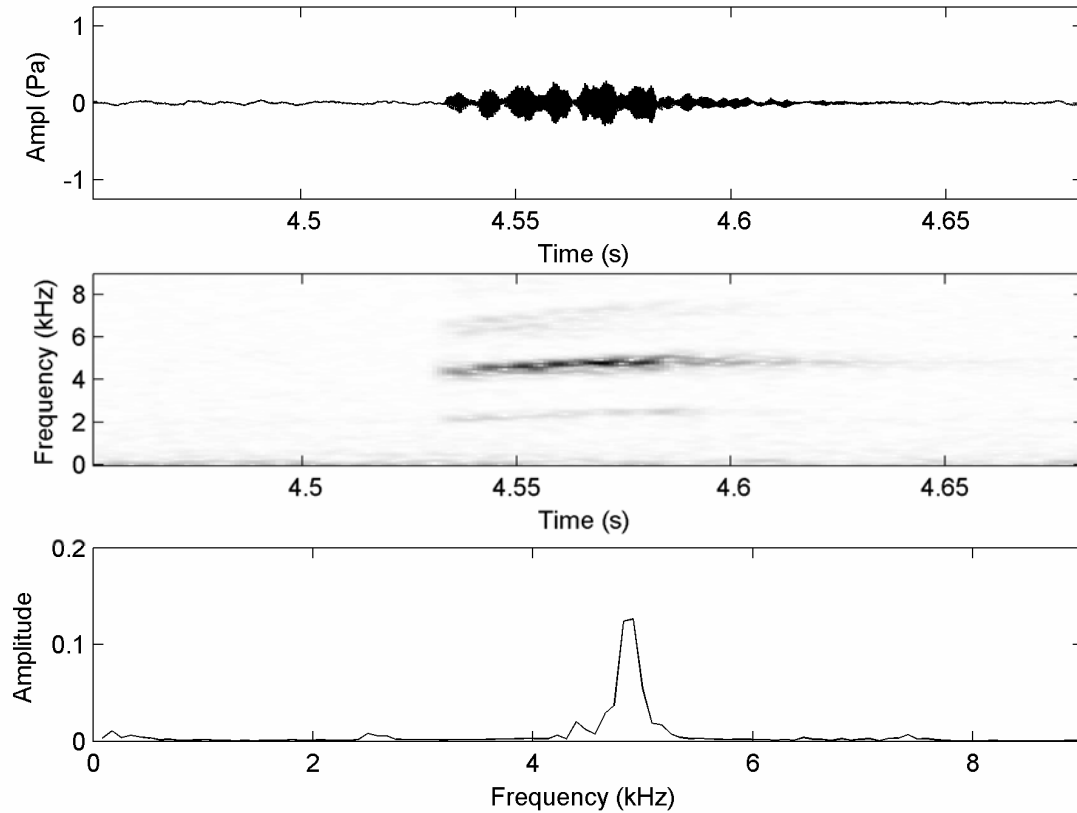


Figura 9. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Cacoal, Cacoal, Rondônia. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 020 Cacoal_RO.

1.1.2. Cantos de espécies do Nordeste do Brasil

9. *Leptodactylus* sp Pacoti, Pacatuba, Serra das Almas (CE) (Figura 10)

Um indivíduo gravado apresentou o primeiro harmônico entre 2024,12 – 2110,25 Hz (média = $2101,63 \pm 27,23$; n = 10), segundo harmônico (dominante) entre 4048,24 – 4220,50 Hz (média = $4203,27 \pm 54,47$; n = 10); comprimento do canto entre 170 - 182 ms (média = $176,44 \pm 3,94$; n = 10); TAC 88 - 94 ms (média = 91 ± 4 ; n = 10); modulação de frequência entre 830 - 1071 Hz (média = $975,333 \pm 66,161$; n = 10); taxa de cantos 1867 - 2373 ms (média = 2105 ± 214 ; n = 10) e 33 cantos por minuto (n = 1).

10. *Leptodactylus* sp Carnaubeiras, Viçosa (CE) (Figura 11)

Os registros foram cedidos por Igor Joventino e coletados em Carnaubeiras, Viçosa, Ceará, no dia 29 de janeiro de 2008. Um indivíduo gravado apresentou o primeiro harmônico entre 2454,78 – 2540,91 (média = $2489,23 \pm 44,47$; n = 10), segundo harmônico (dominante) entre 4909,57 – 5081,83 (média = $4978,47 \pm 88,95$; n = 10); comprimento do canto entre 22 - 27 (média = $24 \pm 1,61$; n = 10); TAC 4 - 10 (média = 7 ± 2 ; n = 10); modulação de frequência entre 339 - 340 (média = $339,2 \pm 0,42$; n = 10); taxa de cantos entre 271 – 319 ms (média = 293 ± 13 ; n = 10); e cantos por minutos de ca. 195 (n = 1). O canto apresenta entre 15 – 16 pulsos.

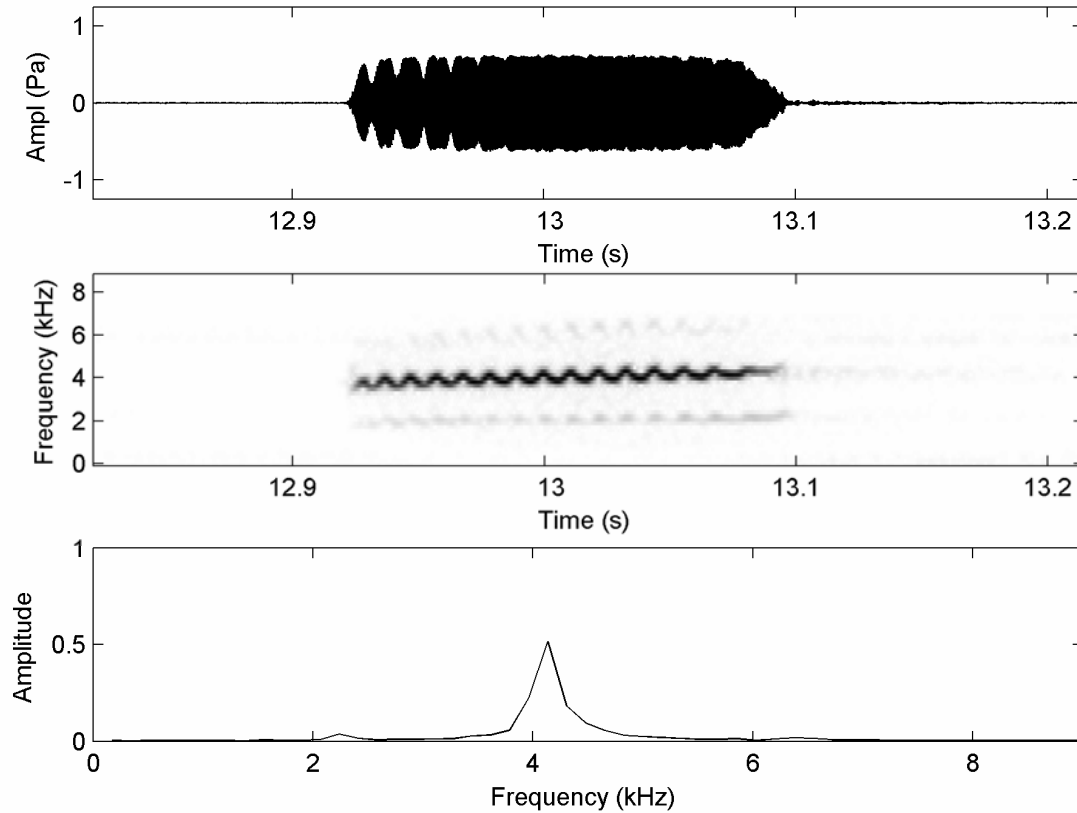


Figura 10. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Pacoti, Pacoti, Ceará. Arquivo de registro: IJ: Leptodactylus (Lithodytes) sp_Sítio do Amaurílio.

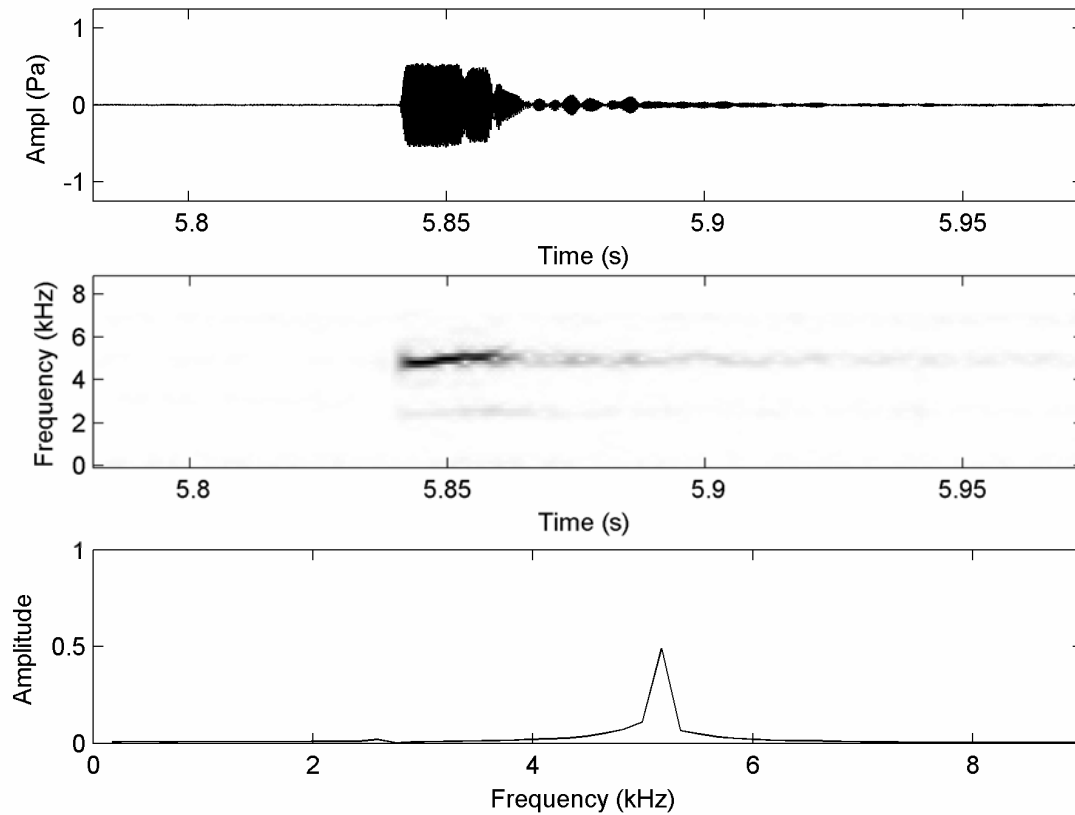


Figura 11. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Carnaubeiras, Carnaubeiras, Nova Viçosa, Ceará. Arquivo de registro: IJ: *Leptodactylus* cf *hylaedactylus*_Carnaubeiras_Viçosa.

11. *Leptodactylus* sp Salvador (BA) (Figura 12)

Material coletado por Marcelo Napoli na cidade de Salvador, Bahia, durante o período de novembro a janeiro de 2007. Esta espécie está em fase de descrição por Kokubum & Napoli.

Os machos desta espécie vocalizam em áreas abertas e locais antropizados, como terrenos baldios, distantes de corpos d'água. Um indivíduo gravado apresenta frequência fundamental e também dominante entre 3919,04- 3948,03 (média = 3931,924 ± 15,279; n = 9); comprimento do canto entre 127 - 148 (média = 133 ± 6,946; n = 9); TAC entre 10 - 145 (92 ± 5,8; n = 7); modulação de frequência entre 103 - 311 (média = 173,100 ± 80,502; n = 10); taxa de cantos 1286 – 1652 (média = 1440 ± 11; n = 8); e cantos por minuto de 41 (n = 1).

12. *Leptodactylus* sp Passo do Camaragibe, AL (Figura 13)

Material coletado por Luis Felipe Toledo, na cidade de Passo do Camaragibe, no estado de Alagoas, em 2004.

Um indivíduo gravado apresentou frequência fundamental entre 2004 - 2102 (média = 2052,66 ± 43,38; n = 6), e frequência dominante entre 4400 - 4546 (média = 4440,66 ± 56,91; n = 10); comprimento do canto entre 31 - 39 (média = 35,6 ± 2,951; n = 10), modulação de frequência entre 170 - 748 (média = 475,71 ± 210,98; n = 7); taxa de cantos 368 - 451 (média = 398 ± 32; n = 8); e ca. de 95 cantos por minuto (n = 1).

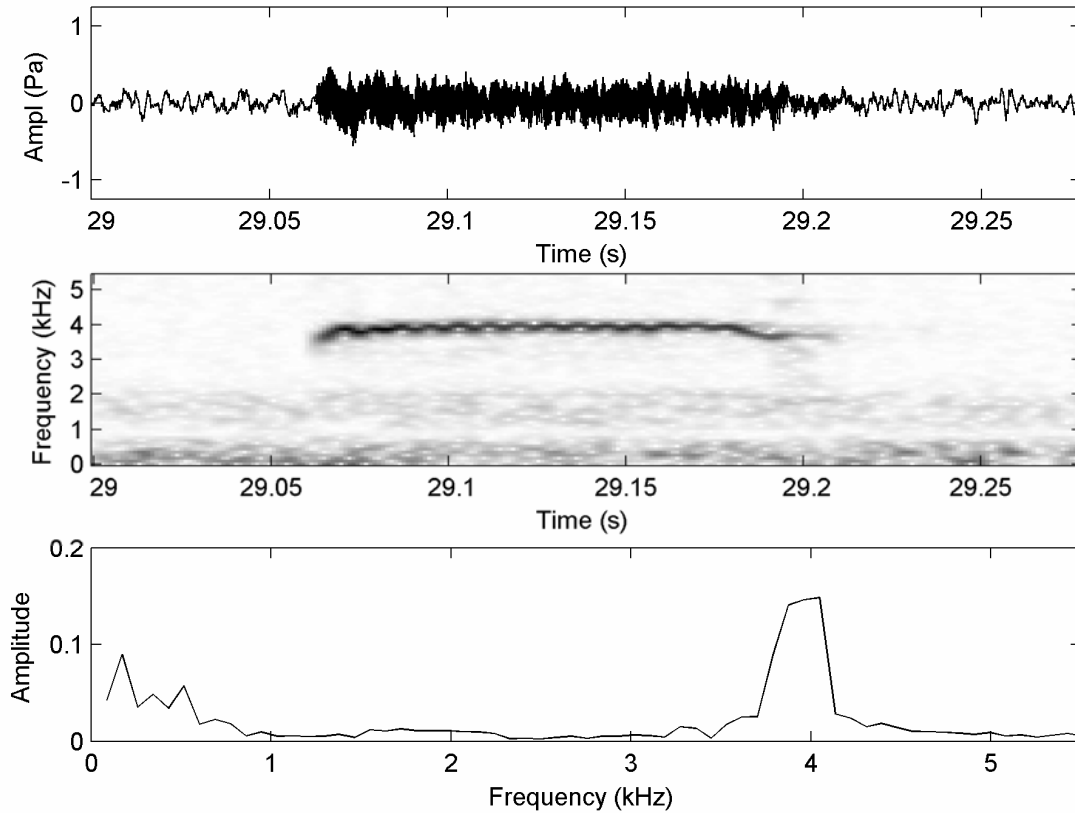


Figura 12. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Salvador, Salvador, Bahia. Arquivo de registro: MN: Adeno_3A.

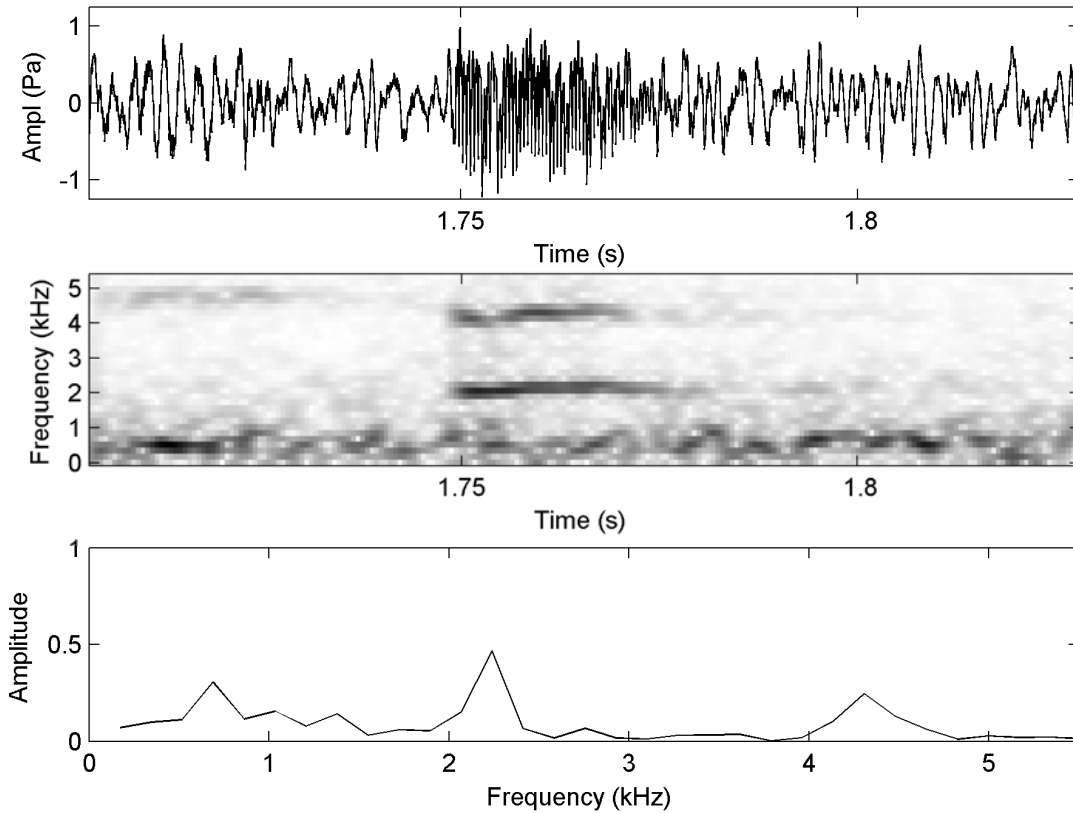


Figura 13. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Passo do Camaragibe, Passo do Camaragibe, Alagoas. Arquivo de registro: LFT: Adenomera sp Passo Camaragibe AL Felipe.

1.1.3. Cantos de espécies do Sudeste do Brasil

13. *Leptodactylus* sp Uberlândia (MG) (Figura 14) (Anexo 1)

O canto de anúncio desta espécie é uma seqüência de notas regulares repetidas de 55 – 85 vezes por minuto. O canto possui entre 105 – 145 ms de duração, com os intervalos entre cantos de 580 – 1015 ms. Pulsos (acima de 10) não foram nitidamente distinguidos dentro das notas. Dois harmônicos são evidentes, sendo o segundo, o dominante (4100 Hz). A freqüência apresenta uma leve ascensão durante o canto.

Este canto foi descrito para uma espécie de área aberta, ainda sem nome específico, do Cerrado de Minas Gerais (Kokubum & Giaretta, 2005), mas que ocorre também no estado de Goiás (municípios de Caldas Novas e Planaltina de Goiás) e Brasília (DF) (obs. pess.).

14. *Leptodactylus* sp Itapeva, Itatiba e Botucatu (SP) (Figura 15, 16 e 17)

a) População de Itapeva (Figura 15)

Os machos desta população foram encontrados em ambientes abertos do Cerrado de São Paulo, próximo a locais inundáveis. Os machos vocalizam durante o dia e a noite. Os indivíduos gravados (n= 2) apresentaram primeiro harmônico entre 1881 - 2163 (média = 2007,05 ± 83,63; n = 17), segundo harmônico (dominante) entre 3703,71 - 4220,50 (média = 3910,42 ± 181,96; n = 20); terceiro harmônico entre 5839 - 6404 (média = 6086,31 ± 196,65; n=16); e quarto harmônico entre 7705 - 8270 (média = 7992,26 ± 188,02; n = 15); comprimento do canto entre 87 - 163 (média = 150 ± 16; n = 20); TAC de 31 - 81 (média = 62 ± 12; n = 18); modulação de freqüência entre 0 - 226 (média = 78,44 ± 72,74; n = 18); taxa de cantos 684 – 1555 ms (média = 1114 ± 269; n = 14); número de pulsos por canto de 9 - 17 (média = 13,38 ± 2,45; n = 18) e cantos entre 45 - 54 (média = 49 ± 4,58).

b) População de Itatiba (SP) (Figura 16)

Os machos desta localidade reproduzem em locais próximos corpos d'água permanentes sujeitos a inundação. Machos iniciaram a atividade de vocalização no meio da tarde/crepúsculo e durante a noite; também foram ouvidos durante todo o dia em períodos de chuvas (n=1). O canto desta espécie (n = 2) possui o primeiro harmônico entre 1916,450 – 2088,72 (1991,81 ± 39,21; n = 20), segundo harmônico (dominante) entre 3832,91 – 4177,44 (3983,63 ± 78,42; n = 20); terceiro harmônico entre 5844 - 6346 (média = 6039,60 ± 119,65; n = 20); comprimento do canto entre 137 - 148 ms (média = 142,70 ± 3,14; n = 20); TAC de 10 - 81 ms (média = 37 ± 23; n = 17); modulação de frequência entre 0 - 453 Hz (média = 183,55 ± 128,94; n = 20); taxa de cantos entre 1032 – 1763 ms (média = 1255 ± 216; n = 16); número de pulsos por canto de 12 - 15 (média = 13,06 ± 0,85; n = 16) e cantos por minuto entre 47 – 57 (média = 51,25 ± 4,34).

c) População de Botucatu (SP) (Figura 17)

O canto desta espécie foi fornecido pelo Dr. Jorge Jim e foi gravado na década de 70. Segundo ele, os machos vocalizam em áreas abertas, próximos a locais inundáveis.

Indivíduos gravados (n = 2), primeiro harmônico entre 1765,72 – 2154,91 (média = 2032,06 ± 113,71; n = 16), segundo e dominante harmônico entre 3531,44 – 4309,83 (média = 4064,21 ± 227,41; n = 16); comprimento do canto entre 138 - 174 ms (média = 158,37 ± 9,51; n = 16); modulação de frequência entre 132 - 484 Hz (média = 316,75 ± 102,16; n = 16); taxa de cantos entre 1237 - 5868 ms (média = 2135 ± 1510; n = 16); número de pulsos por canto de 11 - 16 (média = 14,5 ± 1,59; n = 9) e cantos por minuto de 50 (n= 1).

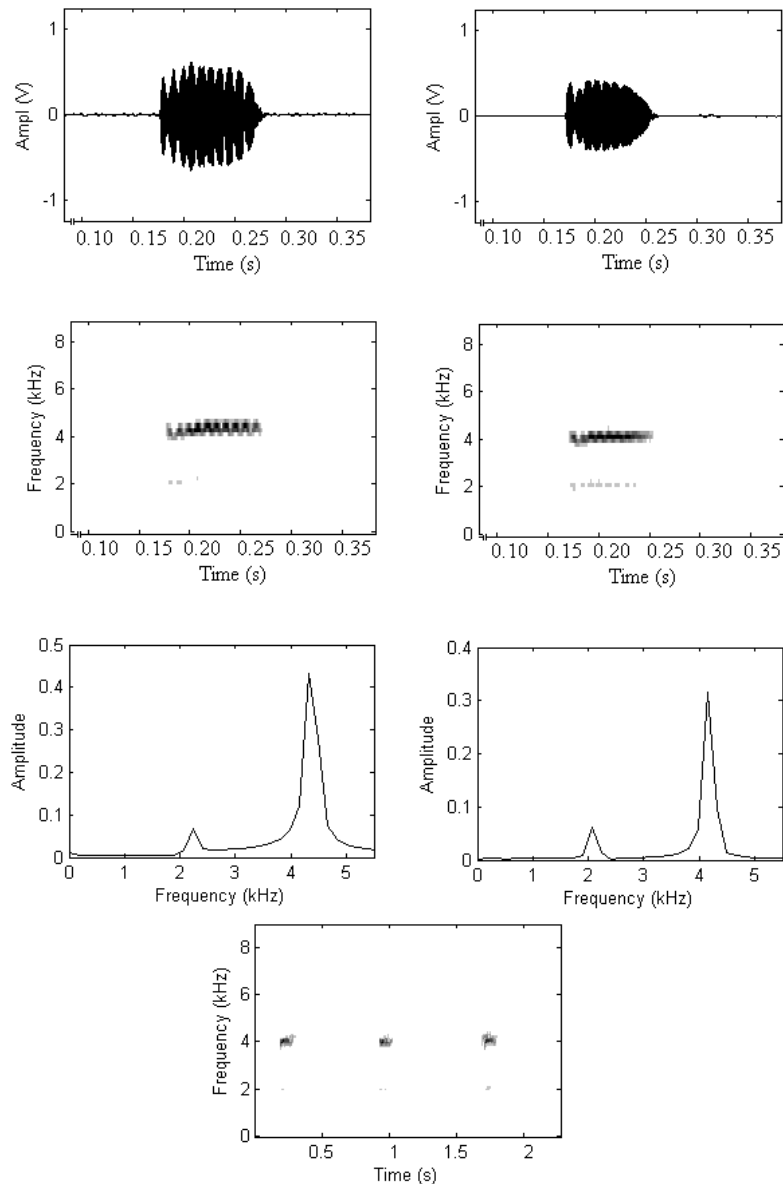


Figura 14. Oscilograma (primeira coluna), audioespectrograma (segunda e quarta colunas) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais. As primeiras três colunas são representações de canto simples, enquanto que a quarta coluna representa uma seqüência de três cantos. Arquivo: primeira coluna: Adenomspmg2AAGd; segunda coluna: AdenomspmgAAGd; quarta coluna: AdenomspmgAAG2

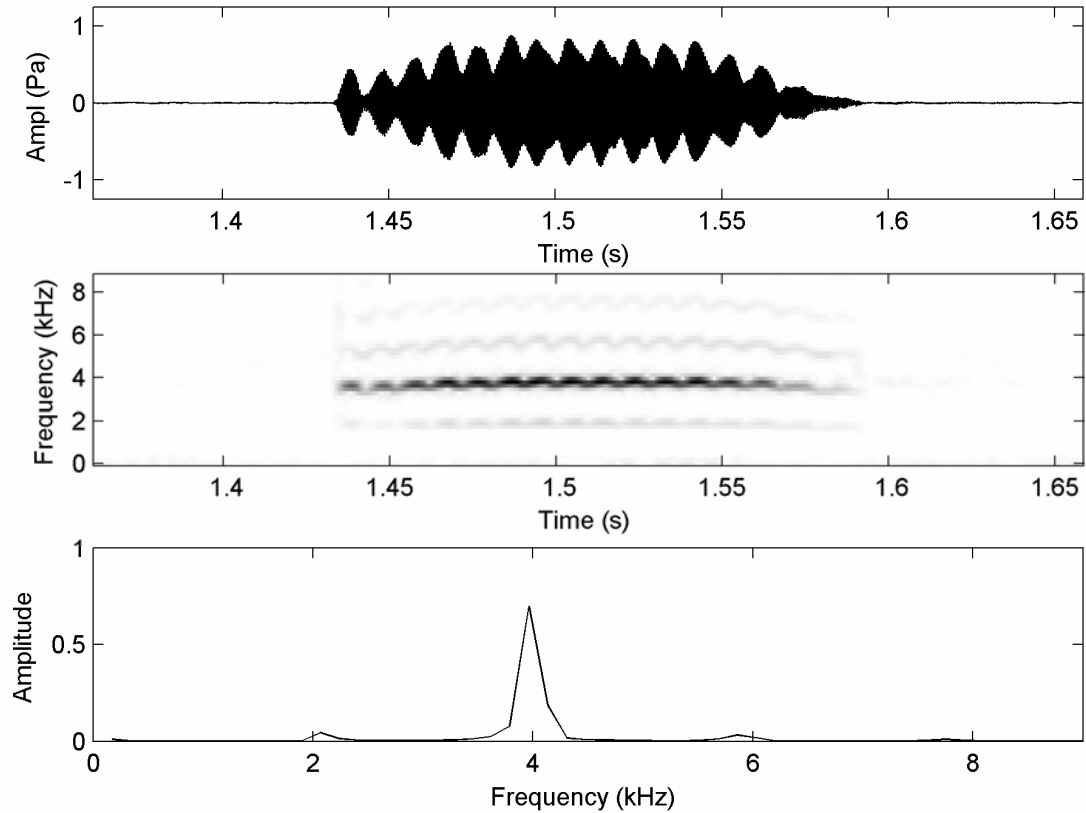


Figura 15. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Itapeva, Itapeva, São Paulo. Arquivo de registro: AAG: AdenomerabokermSP1AAGm.

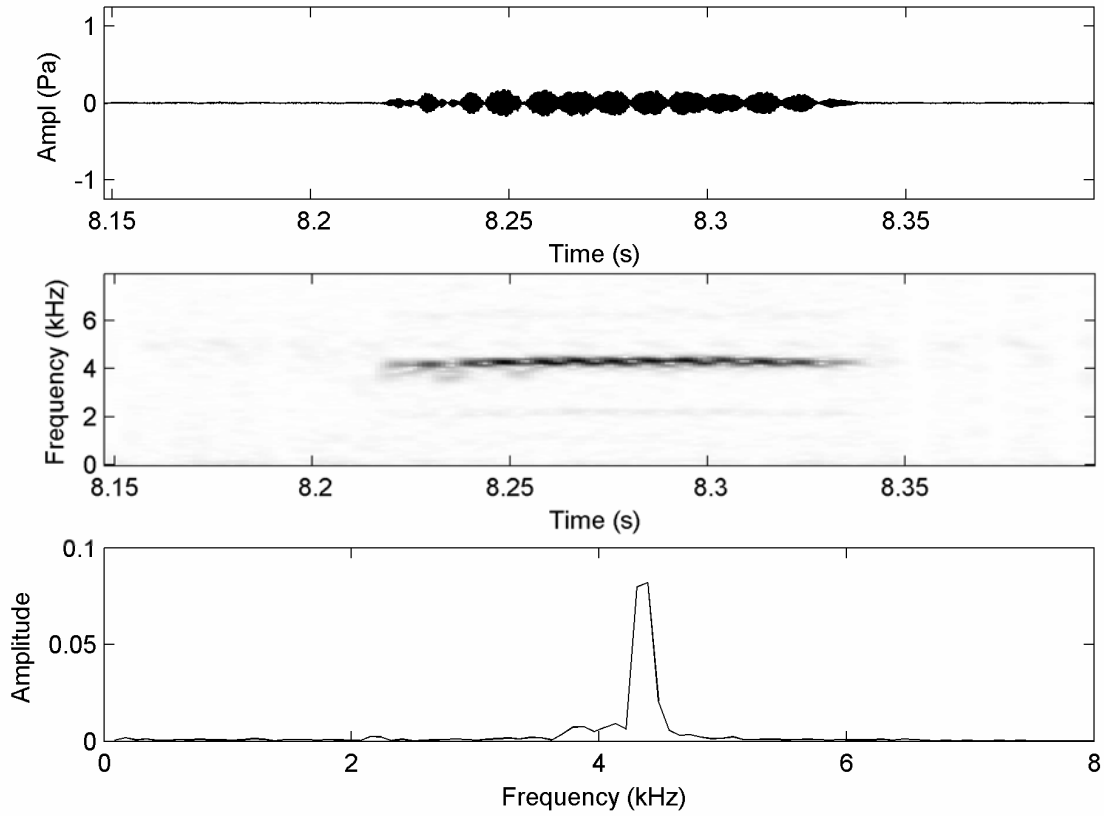


Figura 16. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto territorial *Leptodactylus* sp Itatiba, Itatiba, São Paulo. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp canto 025 Itatiba_SP.

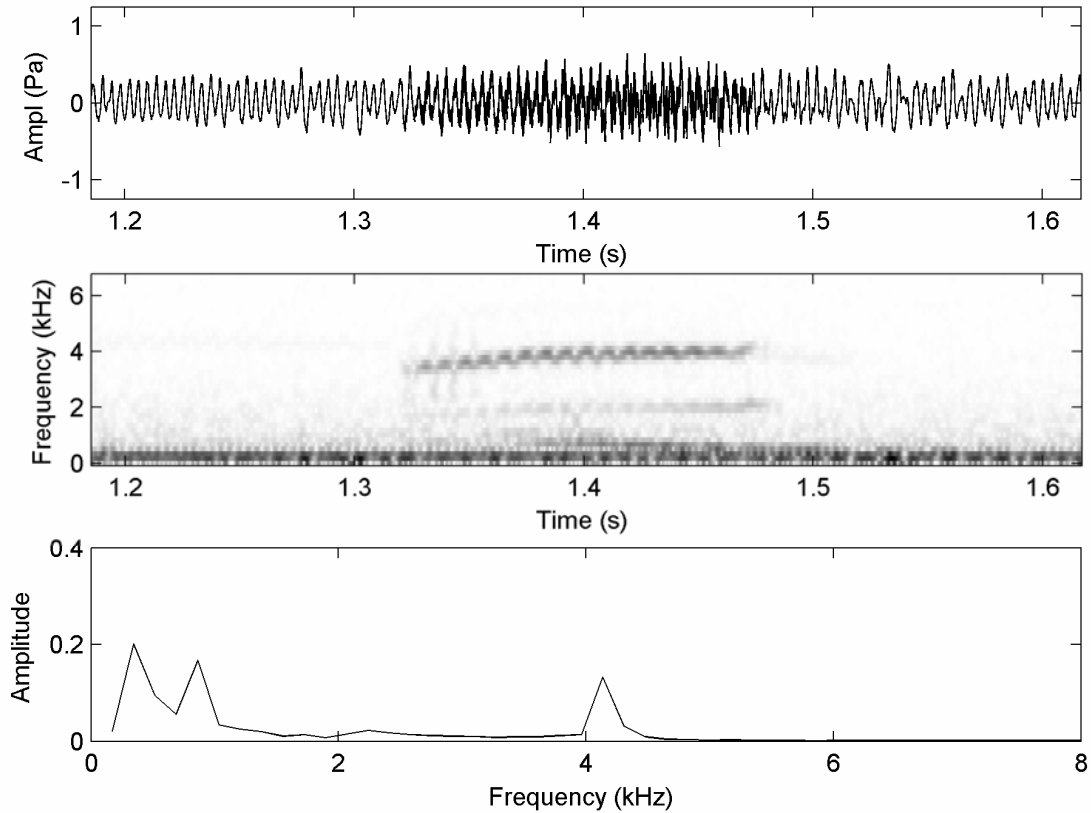


Figure 17. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Botucatu, Botucatu, São Paulo. Arquivo de registro: Jorge Jim. O canto apresenta a frequência fundamental próxima a 2000 Hz.

15. *Leptodactylus aff marmoratus* Paranapiacaba (SP) (Figura 18)

Os machos desta espécie foram ouvidos próximos a matas e em ambientes abertos, inclusive em locais com habitações humanas. O horário de atividade se inicia no final da tarde e continua até a noite. Indivíduos gravados no município de Paranapiacaba, SP entre os dias 10 e 11 de outubro de 2006, entre as 17h56min e 18h46min, com temperaturas entre 18-19° C. Os cantos de uma população de uma localidade próxima (Ribeirão Pires (SP) distante ca. de 60 km) também correspondem a esta espécie (obs. pess.). Em Ribeirão Pires, os machos foram ouvidos em áreas abertas (capim) e na borda e interior das florestas (Figura 10C do Capítulo 1).

O canto desta espécie (n = 3) apresentou o primeiro harmônico (dominante) entre 4780,37 - 4952,63 Hz (média = 4866,50 ± 71,52; n = 30); comprimento do canto entre 28 - 33 ms (média = 31 ± 1,55; n = 30); TAC de 3 - 7 ms (média = 4 ± 1; n = 30); modulação de frequência entre 100 - 339 Hz (média = 242,63 ± 65,96; n = 30); taxa de cantos entre 914 - 1884 ms (média = 1136 ± 243; n = 30); e cantos por minuto entre 56 - 65 (média = 60,5 ± 6,36).

16. *Leptodactylus* sp Paranapiacaba (SP) (Figura 19)

Machos foram encontrados, exclusivamente em áreas florestais, em atividade de vocalização no solo, durante o crepúsculo e a noite, em Alto da Serra, Paranapiacaba, município de Santo André, entre os dias 16-18 de janeiro de 2004, com a temperatura variando entre 19 e 19,5° C.

Indivíduos gravados (n = 3), primeiro harmônico entre 2110,25 - 2282,51 Hz (média = 2233,29 ± 84,05; n = 7), segundo e dominante harmônico entre 4220,50 - 4565,03 Hz (média = 4474,36 ± 120,01; n = 19); comprimento do canto entre 183 - 233 ms

(média = 203 ± 12 ; n = 30); TAC de 5 - 145 ms (média = 58 ± 42 ; n = 28); modulação de frequência entre 188 - 629 Hz (média = $455,71 \pm 126,26$; n = 28); taxa de cantos entre 1317 - 2796 ms (média = 2151 ± 416 ; n = 16); e cantos por minuto entre 20 - 27 (média = $23,66 \pm 3,51$).

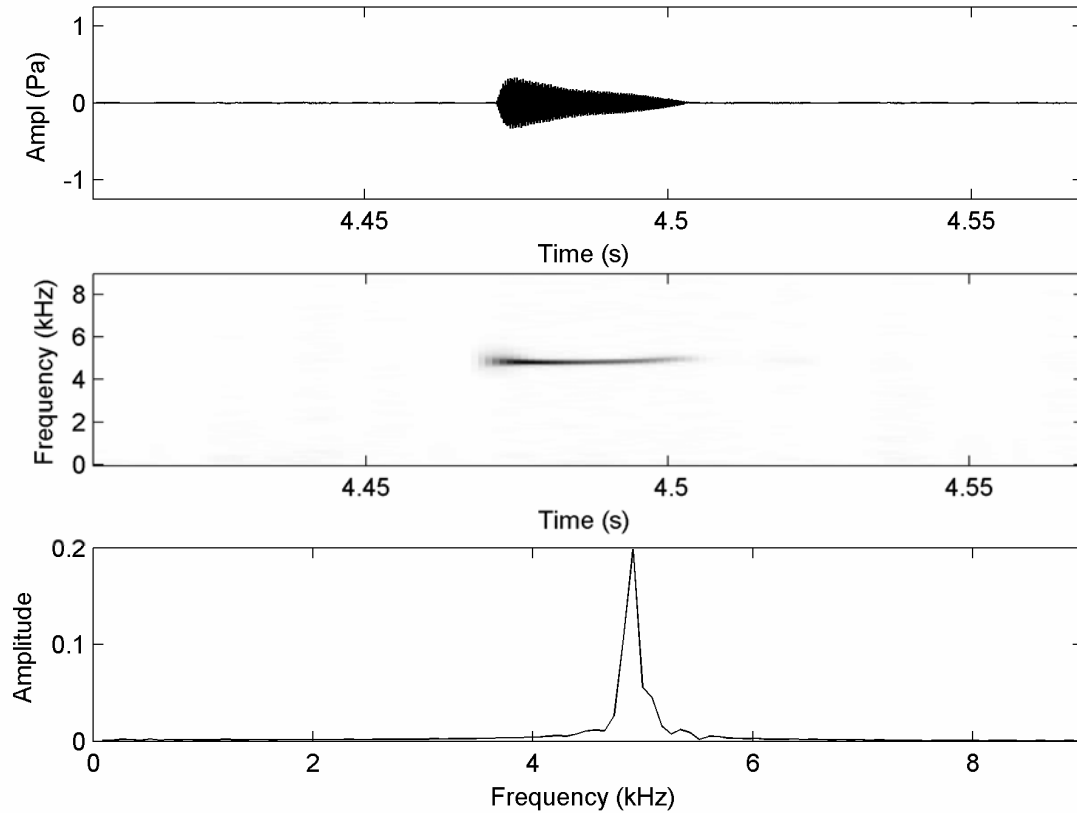


Figura 18. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto territorial *Leptodactylus* aff *marmoratus* Paranapiacaba, Paranapiacaba, São Paulo. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp canto 018 parte 1 Paranapiacaba_SP.

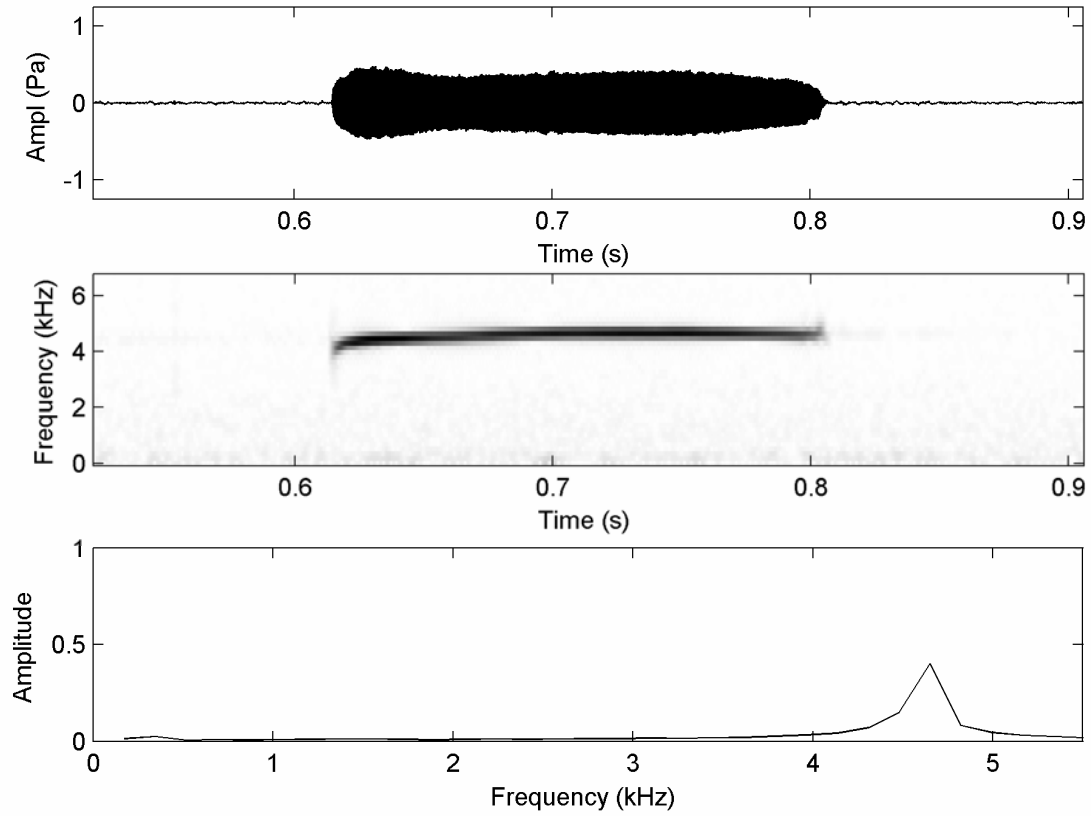


Figura 19. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Paranapiacaba, Paranapiacaba, São Paulo. Arquivo de registro: AAG: Adenomeraparanap2AAGd.

17. *Leptodactylus aff marmoratus* (Caraguatatuba, SP) (Figura 20)

Os machos desta espécie foram encontrados vocalizando em áreas abertas (capim), borda e em florestas, em Caraguatatuba. Diversos indivíduos foram observados vocalizando próximos a casas e terrenos baldios neste município, nas regiões ao nível do mar e em morros.

Indivíduos gravados (n = 5) apresentaram a frequência fundamental, que também é a dominante entre 4005,17 - 4349,70 Hz ($4125,39 \pm 136,17$; n = 48), comprimento do canto entre 40 - 66 ms ($53,41 \pm 6,84$; n = 51); TAC de 2 - 65 ms (8 ± 11 ; n = 45); modulação de frequência entre 242 - 588 Hz (média = $396,62 \pm 92,79$; n = 45); taxa de cantos entre 340 – 1874 ms (média = 1045 ± 326 ; n = 36); e cantos por minuto entre 48 – 74 (média = $60 \pm 10,70$; n = 4).

1.1.4. Cantos de espécies do Sul do Brasil

18. *Leptodactylus bokermanni* (Paranaguá, PR) (Figura 21)

Os machos desta espécie foram gravados, no final do dia e durante o começo da noite (entre 18:49 - 20:31h). em áreas abertas próximas a florestas secundárias, as margens da rodovia que liga as cidades de Paranaguá a Curitiba. A temperatura dos registros dos cantos está entre 21 – 24° C.

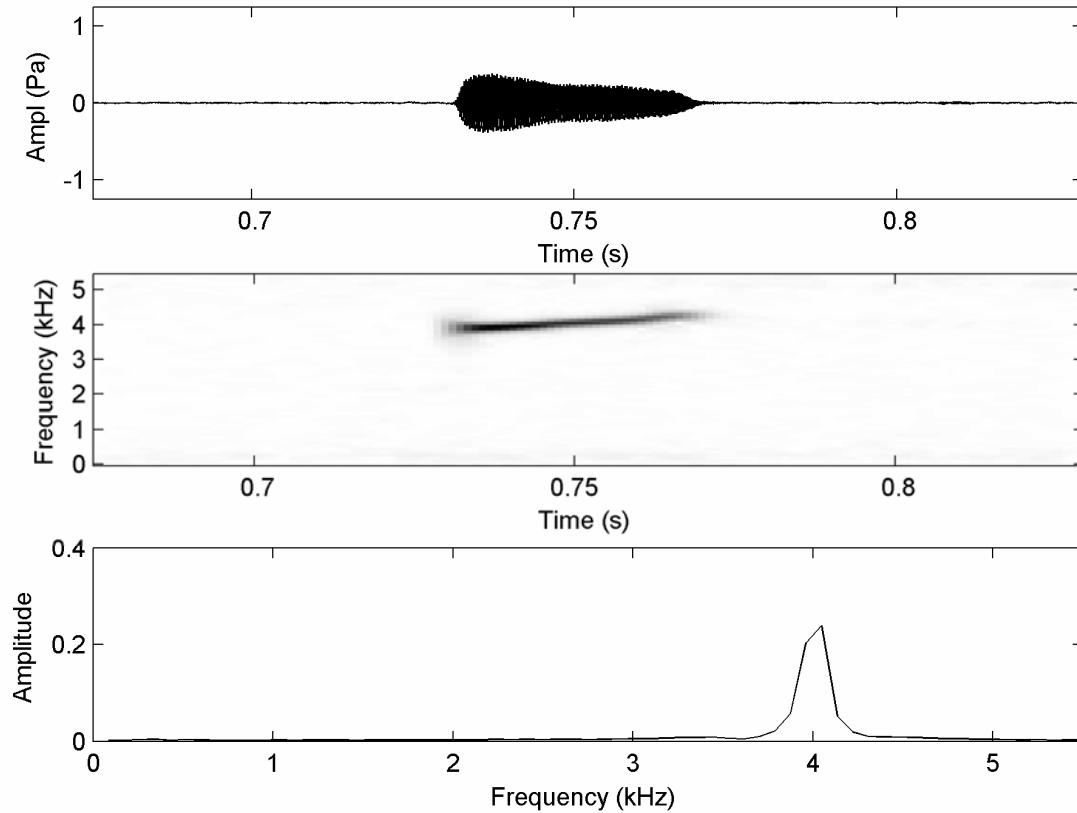


Figura 20. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus aff marmoratus* Caraguatatuba, Caraguatatuba, São Paulo. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp canto 33 parte 1_Caraguatatuba_SP.

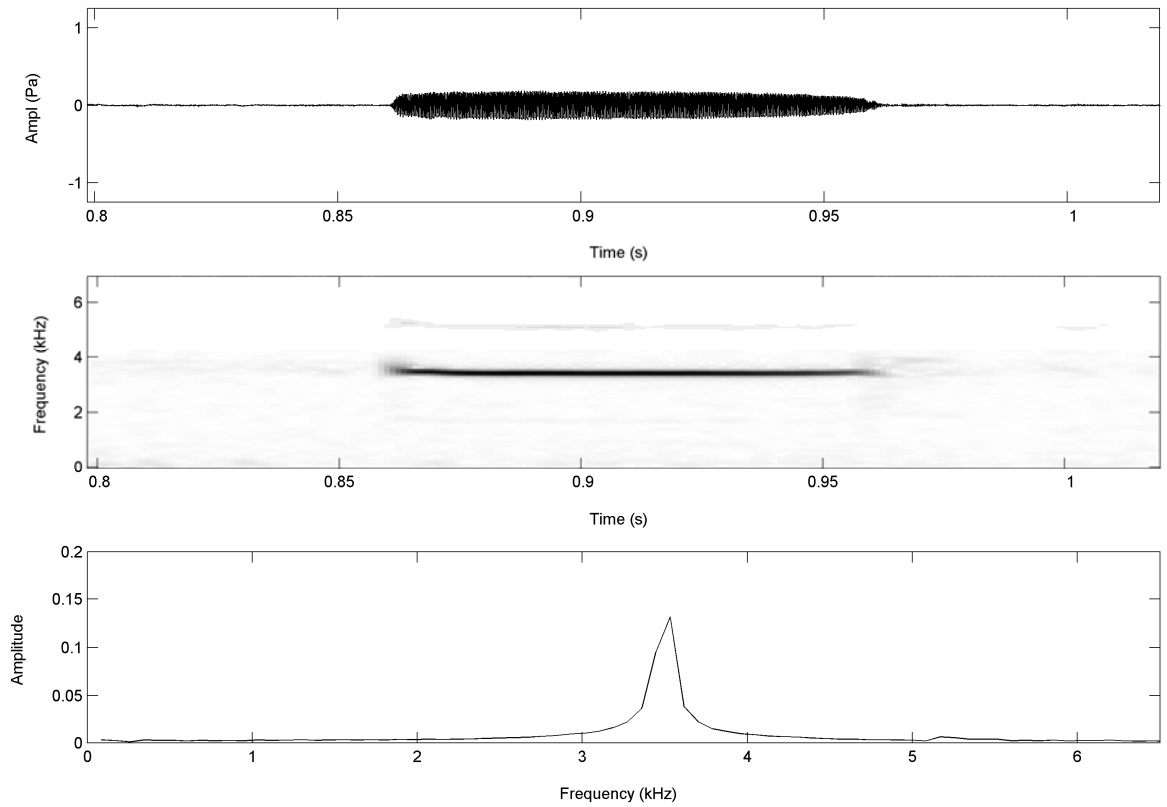


Figura 21. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus bokermanni* Paranaguá, Paraná. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 076 parte 1 Paranaguá_PR.

Em *Leptodactylus bokermanni*, a frequência dominante está sempre em torno de 3500 Hz. Em alguns casos só existe um harmônico (n = 4), dois (n = 1), três (n = 1) e quatro (n = 2). Os indivíduos gravados (n = 8) apresentaram o primeiro harmônico entre 1787,25 – 1830,32 Hz (média = 1789,40 ± 9,63; n = 20), segundo e dominante harmônico entre 3402,24 – 3574,51 Hz (média = 3515,63 ± 48,85; n = 79); terceiro harmônico entre 5330 – 5361,76 Hz (média = 5353,61 ± 14,04; n = 39); quarto harmônico 7194,01 Hz (n = 29); comprimento do canto entre 98,8- 152 ms (média = 115,50 ± 11,24; n = 80); TAC de 2 – 80,7 ms (média = 34 ± 9,1; n = 80); não há modulação de frequência (n = 80); taxa de cantos entre 554 – 1830 ms (média = 1127 ± 197; n = 77); e cantos por minuto entre 53 – 62 (média = 56 ± 3,40).

19. *Leptodactylus* sp Morretes (PR) (Figura 22)

Machos desta espécie foram encontrados em matas ou bordas de mata (ao longo da rodovia), entre Morretes e Paranaguá, vocalizando durante praticamente todo o dia. Os machos gravados foram registrados entre o final da tarde e o meio da noite (17:40 - 20:16 h); Os indivíduos gravados (n = 3) possuem o primeiro harmônico de 1571,92 Hz (n = 10), segundo e dominante harmônico entre 2971,58 – 3229,98 Hz (média = 3126,61 ± 79,652; n = 30); terceiro harmônico entre 4457,37 – 4844,97 Hz (média = 4689,92 ± 119,48; n = 30); quarto harmônico entre 5943,16 – 6287,68 Hz (média = 6175,70 ± 128,36; n = 20); e quinto harmônico de 7859,60 Hz (n = 10); comprimento do canto entre 189- 218 ms (média = 203 ± 8,57; n = 30); TAC de 6 - 187 ms (média = 103 ± 55; n = 30); ausência de modulação de frequência; taxa de cantos entre 1171 – 2047 ms (média = 1543 ± 208; n = 30); e cantos por minuto entre 37 – 44 (média = 40 ± 3,6).

20. *Leptodactylus* sp2 Morretes (PR) (Figura 23)

Segundo relatos do coletor (Rodrigo Lingnau) esta espécie está restrita a ambientes florestais. Esta espécie é simpátrica com *L. sp3* Morretes.

Um indivíduo gravado (n = 1) apresentou o primeiro harmônico entre 1916,45 – 2002,58 Hz (média = 1955,20 ± 42,825; n = 10), segundo e dominante harmônico entre 3832,91 – 4005,17 Hz (média = 3919,04 ± 86,13; n = 10); comprimento do canto entre 33 - 45 ms (média = 40 ± 4; n = 10); TAC de 6 - 214 ms (média = 62 ± 79; n = 10); modulação de frequência entre 252 - 449 Hz (média = 334 ± 59,84; n = 10); taxa de cantos entre 385 - 683 (média = 464 ± 88; n = 10).

21. *Leptodactylus* sp3 Morretes (PR) (Figura 24).

Assim como a espécie anterior, *L. sp3* ocorre em simpatria com *L. sp2*, exclusivamente em ambientes florestais.

O único indivíduo gravado (n = 1) apresentou primeiro harmônico entre 2691,65 – 2734,71 Hz (média = 2710,78 ± 22,69; n = 9), segundo e dominante harmônico entre 5383,30 – 5469,43 Hz (média = 5421,58 ± 45,39; n = 9); terceiro harmônico entre 8074,95 – 8204,13 Hz (média = 8132,36 ± 68,084; n = 9); comprimento do canto entre 33 - 36 ms (média = 35 ± 1; n = 8); TAC de 9 - 38 ms (24 ± 10; n = 7); modulação de frequência entre 53 - 176 Hz (média = 120,71 ± 46,71; n = 7); taxa de cantos entre 996 – 1315 (média = 1111 ± 131; n = 7); número de pulsos por canto de 8 -12 (média = 10 ± 1,528; n = 7).

22. *Leptodactylus* sp Florianópolis (SC) (Figura 25)

Machos desta espécie foram encontrados vocalizando durante o dia e no início da noite em ambientes abertos (capim), próximos a habitações humanas (terrenos baldios) e em plantações de *Pinus*.

Os indivíduos gravados na área aberta ($n = 2$) apresentaram o primeiro harmônico entre 2035 - 2211 Hz (média = $2095,75 \pm 38,823$; $n = 20$), segundo e dominante harmônico entre 4091,30 - 4278 Hz (média = $4234,14 \pm 51,12$; $n = 20$); terceiro harmônico entre 6125 - 6433 Hz (média = $6355,15 \pm 70,145$; $n = 20$); comprimento do canto entre 11 - 113 ms (média = $95,65 \pm 20,79$; $n = 20$); TAC de 11- 18 ms (média = 14 ± 2 ; $n = 8$); modulação de frequência entre 44- 176 Hz (média = $97,42 \pm 42,89$; $n = 14$); taxa de cantos entre 246 - 1965 (média = 1200 ± 529 ; $n = 10$).

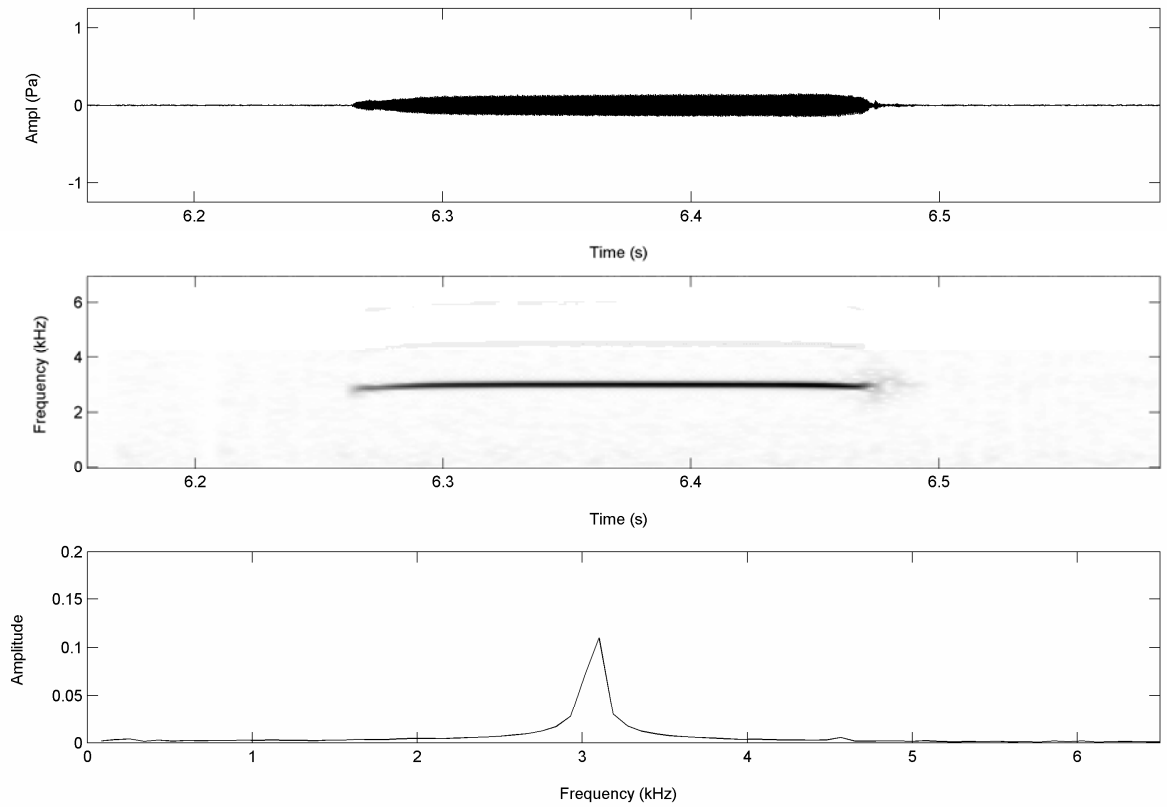


Figura 22. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Morretes, Morretes, Paraná. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp canto 65 parte 1_Morretes_PR.

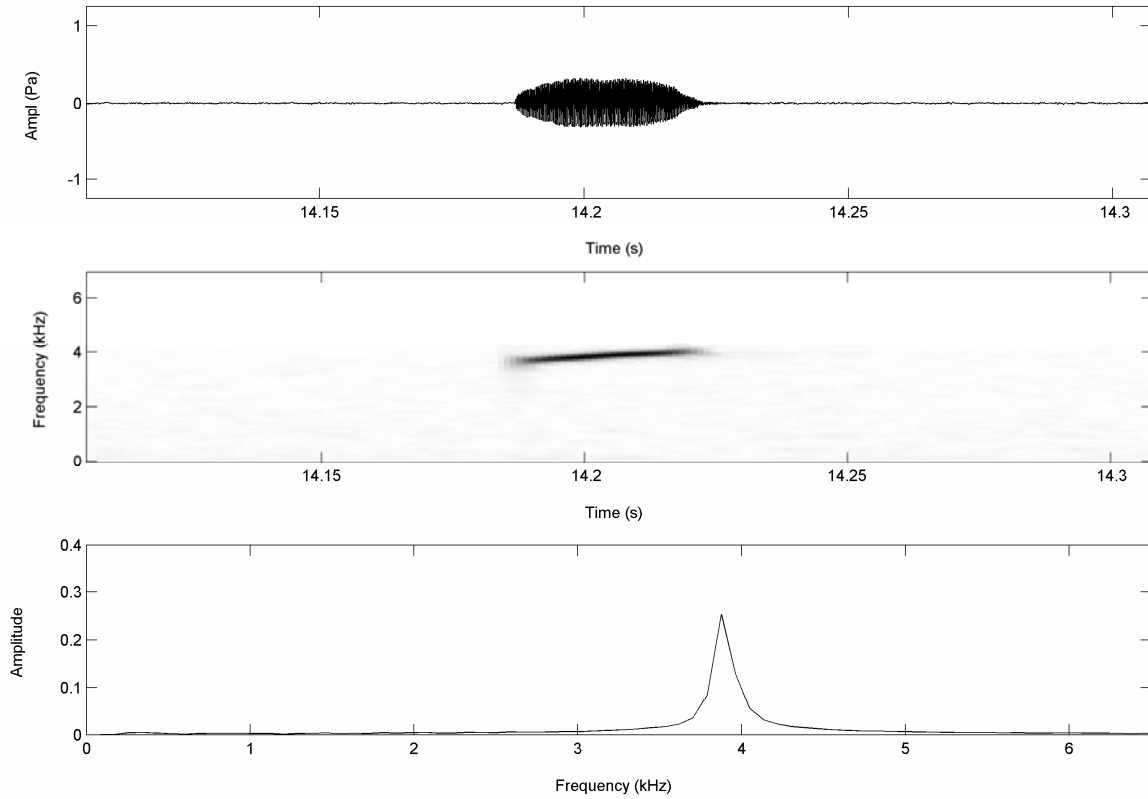


Figura 23. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp2 Morretes, Paraná. Arquivo de registro: RL: r12.

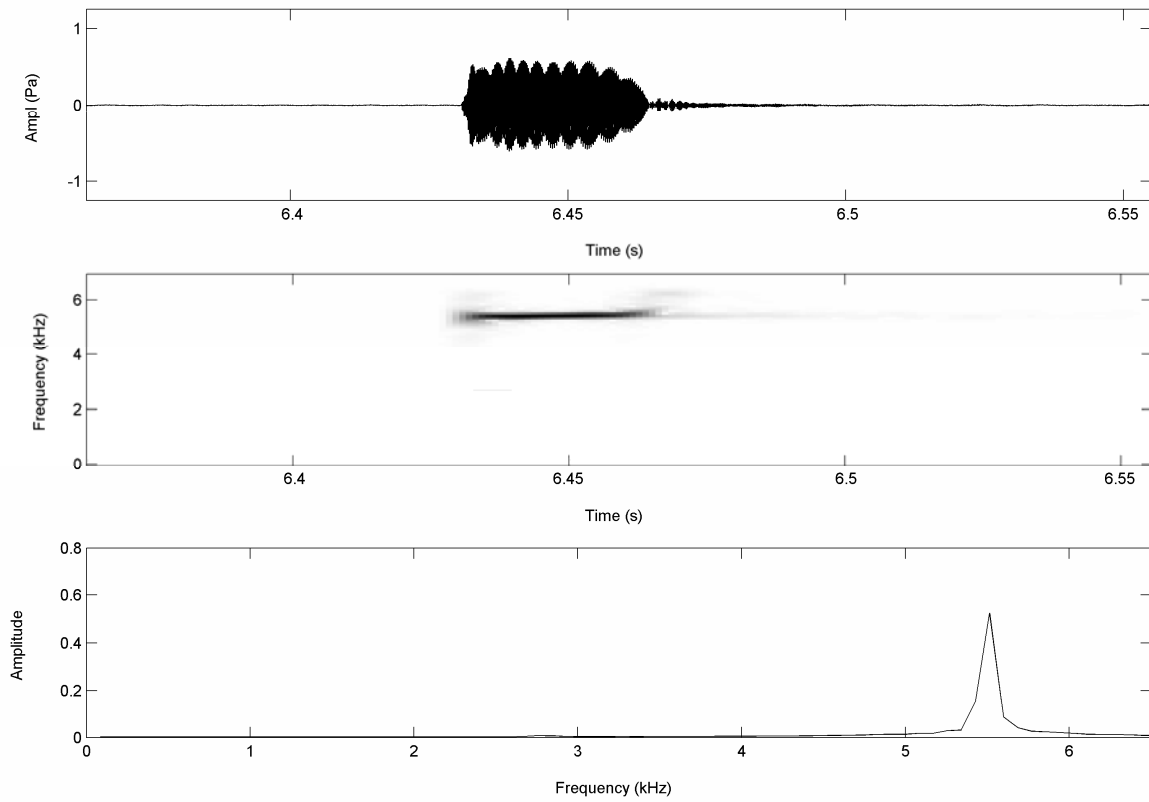


Figura 24. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp3 Morretes, Morretes, Paraná. Arquivo de registro: rl3ind1.

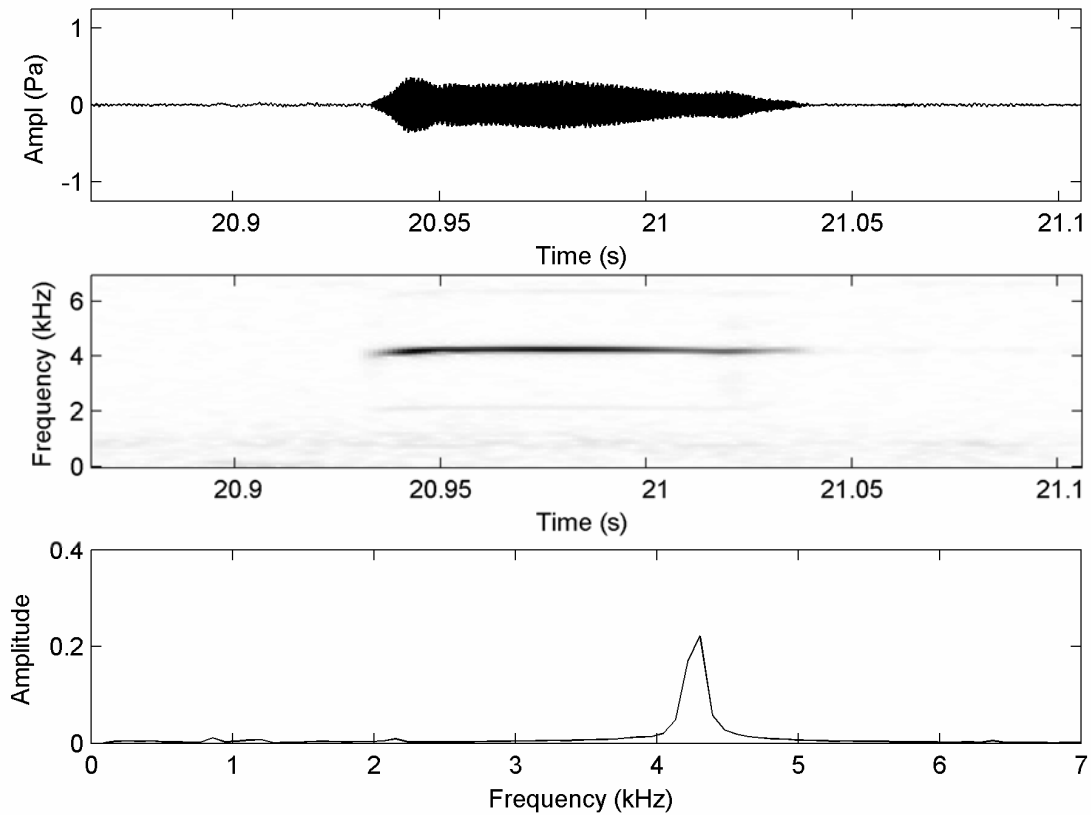


Figura 25. Oscilograma da seção (primeira coluna), audiospectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Florianópolis, Santa Catarina. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp canto 064 parte 1_Ilha de Florianopolis_SC.

23. *Leptodactylus* sp Itapema (SC) (Figura 26)

Os machos desta espécie foram encontrados em atividade de vocalização próximos matas secundárias ou em áreas abertas, inclusive jardins próximos a habitações humanas. Machos (n=10) vocalizaram durante o meio do dia até a noite. Os indivíduos gravados (n= 3) apresentaram o primeiro harmônico entre 2002,58 - 2426 Hz (média = 2158,75 ± 156,91; n = 28), segundo e dominante harmônico entre 4005,17 – 4694,23 Hz (média = 4289,08 ± 250,33; n = 27); terceiro harmônico entre 6045 – 7150 Hz (média = 6506,85 ± 403,30; n = 28); comprimento do canto entre 100 - 141 ms (média = 122,35 ± 11,30; n = 28); TAC de 8 - 73 ms (31 ± 22; n = 26); modulação de frequência entre 0 - 201 Hz (média = 94,41 ± 59,92; n = 24); taxa de cantos entre 2,12 - 4,16 ms (média = 2,99 ± 0,56; n = 18); e cantos por minuto entre 18 – 24 (média = 21 ± 4,2; n= 18).

24. *Leptodactylus* sp Blumenau (SC) (Figura 27)

Os machos desta espécie foram encontrados em uma mata secundária e alguns locais abertos (capim) dentro e no entorno do Parque São Francisco, uma área com a presença de uma mata, dentro da cidade de Blumenau.

Indivíduos gravados (n= 6) apresentaram o primeiro harmônico entre 2519,38 – 2691,65 (média = 2604,029 ± 50,357; n= 58), segundo e dominante harmônico entre 5038,76 – 5383,30 (média = 5208,061 ± 100,714; n= 58); terceiro harmônico entre 7556 - 8247 (média = 7866,649 ± 160,886; n=57); comprimento do canto entre 50 - 87 (média = 69,705 ± 6,801; n= 58); TAC de 4 - 230 (média = 23 ± 41; n=55); modulação de frequência entre 126 - 189 (média = 71,587 ± 68,177; n=46); taxa de cantos 1,316 - 2,378 (média = 1,826 ± 0,309; n= 44); e cantos por minuto entre 27 – 37 (30 ± 4,123; n=5).

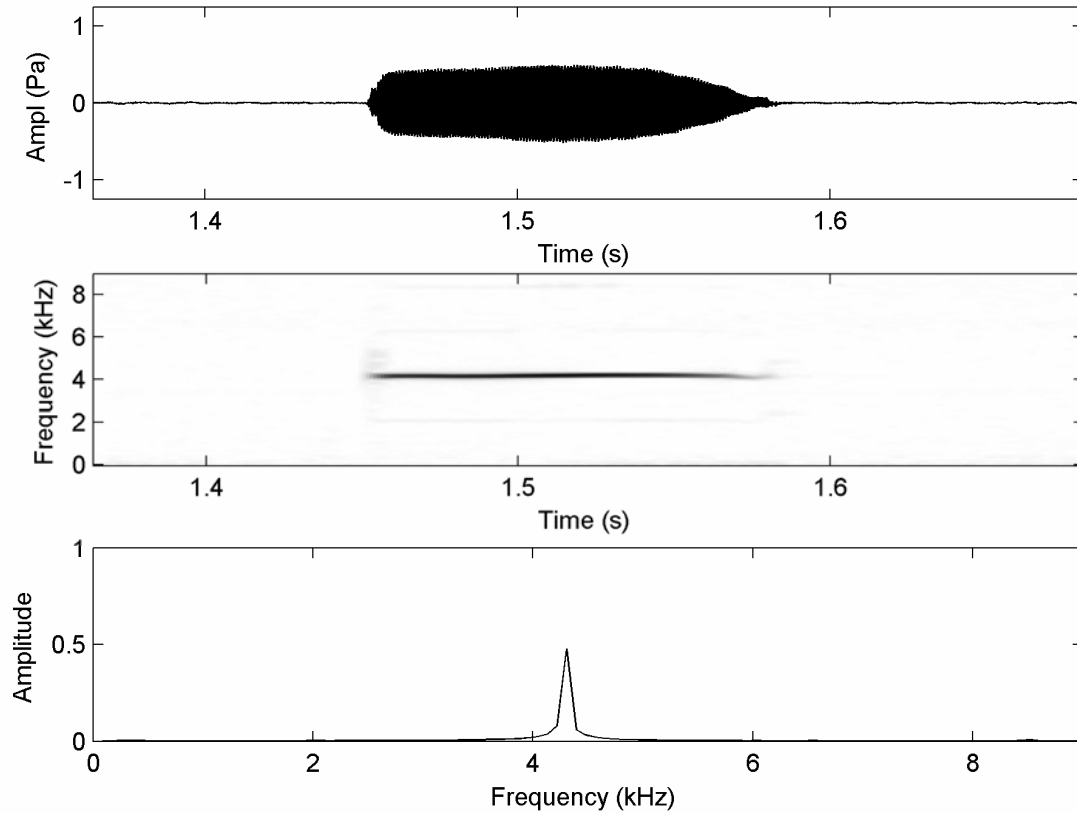


Figura 26. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Itapema, Itapema, Santa Catarina. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera sp 053 parte 2_Itapema_SC.

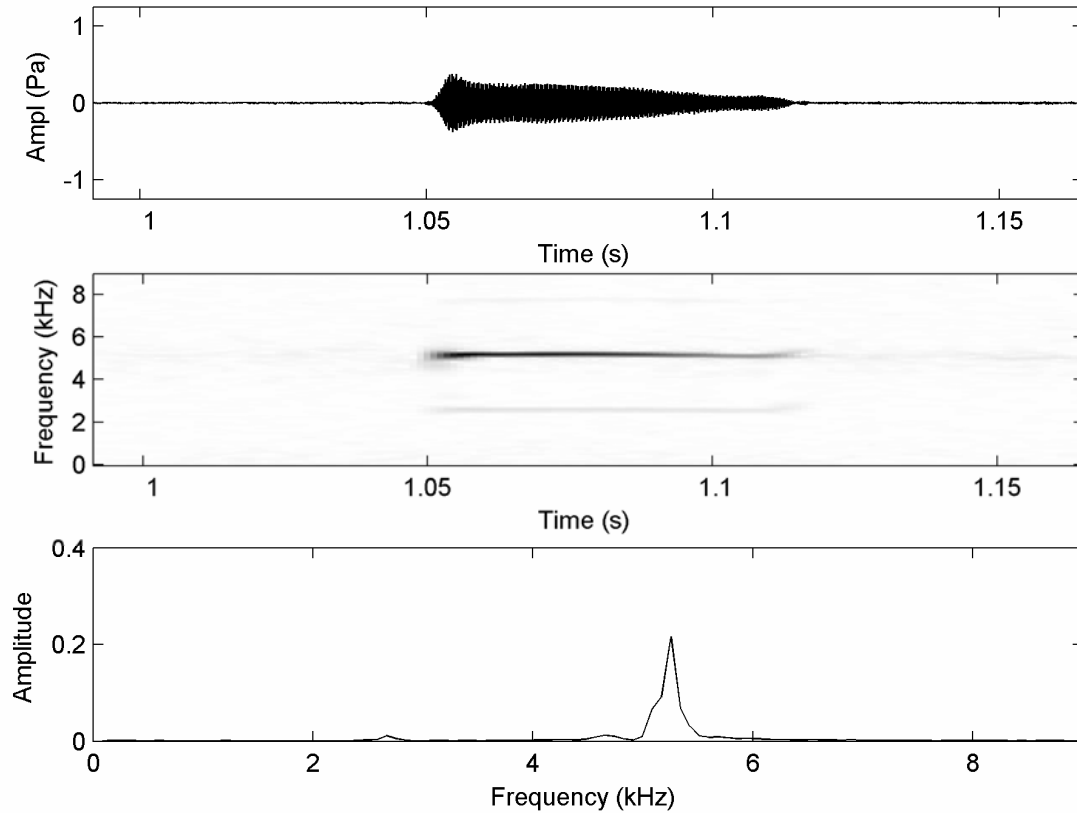


Figura 27. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Blumenau, Blumenau, Santa Catarina. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp 052 Blumenau_SC.

1.1.5. Cantos de espécies do Centro-oeste do Brasil

25. *Leptodactylus martinezi* (Brasília, DF) (Figuras 28, 29)

Os machos foram encontrados em atividade de vocalização em ambientes abertos (campos úmidos), que inundam durante a época de chuvas (outubro-março) (Kokubum, em prep.). Esta espécie inicia a atividade de vocalização por volta das 15:00h e continua a vocalizar até as 23:00 – 24:00. Durante dias de chuva ($n = 4$), os machos podem vocalizar durante todo o dia, inclusive nos horários mais quentes do dia (12:00h).

Entre os indivíduos gravados ($n = 7$), quatro deles apresentaram o primeiro harmônico dominante (Figura 28), enquanto os demais ($n = 3$) apresentaram a frequência dominante o segundo harmônico (Figura 29). O primeiro harmônico entre 1765,72 – 2390,18 Hz (média = $1849,24 \pm 128,11$; $n = 66$), segundo harmônico entre 3531,44 – 4780,36 Hz (média = $3698,48 \pm 256,237$; $n = 66$); terceiro harmônico 5297,16 – 7170,54 Hz e quarto harmônico entre 7062,88 – 9560,72 Hz; comprimento do canto entre 71,90 – 137,90 ms (média = $114,36 \pm 16,39$; $n = 60$); TAC de 60 - 93 ms (média = 74 ± 15 ; $n = 8$); modulação de frequência entre 63 - 276 Hz (média = $114,44 \pm 80,26$; $n = 59$); taxa de cantos entre 55 – 1,313 ms (média = 531 ± 228 ; $n = 46$); e cantos por minuto entre 101 – 134 (média = $118,2 \pm 15$; $n = 5$).

26. *Leptodactylus diptyx* Corumbá (MS) (Figura 30)

Machos em atividade reprodutiva foram observados em locais abertos, com (capim) ou sem vegetação (solo coberto somente por folhas caídas, como a serapilheira de uma floresta), inclusive próximos a casas (palafitas); em locais que inundam durante as chuvas (C. Prado, com. pess.; obs. pess.).

Os indivíduos gravados ($n = 8$) apresentaram o primeiro harmônico entre 2088,72 - 2452 Hz (média = $2251,06 \pm 77,17$; $n = 77$), segundo e dominante harmônico entre 4177,44 - 4965 Hz (média = $4494,05 \pm 154,46$; $n = 76$); comprimento do canto entre 45 - 56 ms (média = $50,02 \pm 2,53$; $n = 78$); TAC de 4 - 78 ms (média = 15 ± 9 ; $n = 73$); modulação de frequência entre 104 - 565 Hz (média = $320,37 \pm 123,09$; $n = 64$); taxa de cantos entre 421 - 1345 (média = 659 ± 186 ; $n = 61$); e cantos por minuto entre 90 - 111 (média = $97,14 \pm 6,86$; $n = 7$). Os cantos são pulsionados, apresentando entre 6 - 7 pulsos.

27. *Leptodactylus* sp Cuiabá (MT) (Figura 31)

Os machos ($n = 5$) desta espécie foram encontrados dentro do Campus da UFMT, em Cuiabá (2000) vocalizando em áreas abertas, no capim, longe de corpos d'água, durante o período da manhã, entardecer e no crepúsculo.

Um único indivíduo gravado ($n = 1$) apresentou o primeiro harmônico entre 2282,51 - 2454,78 Hz (média = $2360,03 \pm 75,42$; $n = 10$), segundo e dominante harmônico entre 4565,03 - 4909,57 Hz (média = $4720,07 \pm 150,83$; $n = 10$); comprimento do canto entre 30 - 33 ms (média = $30,90 \pm 0,87$; $n = 10$); TAC de 5 - 81 ms (média = 21 ± 23 ; $n = 9$); modulação de frequência entre 377 - 603 Hz ($523,70 \pm 62,57$; $n = 10$); e taxa de cantos entre 267 - 540 (média = 369 ± 89 ; $n = 8$).

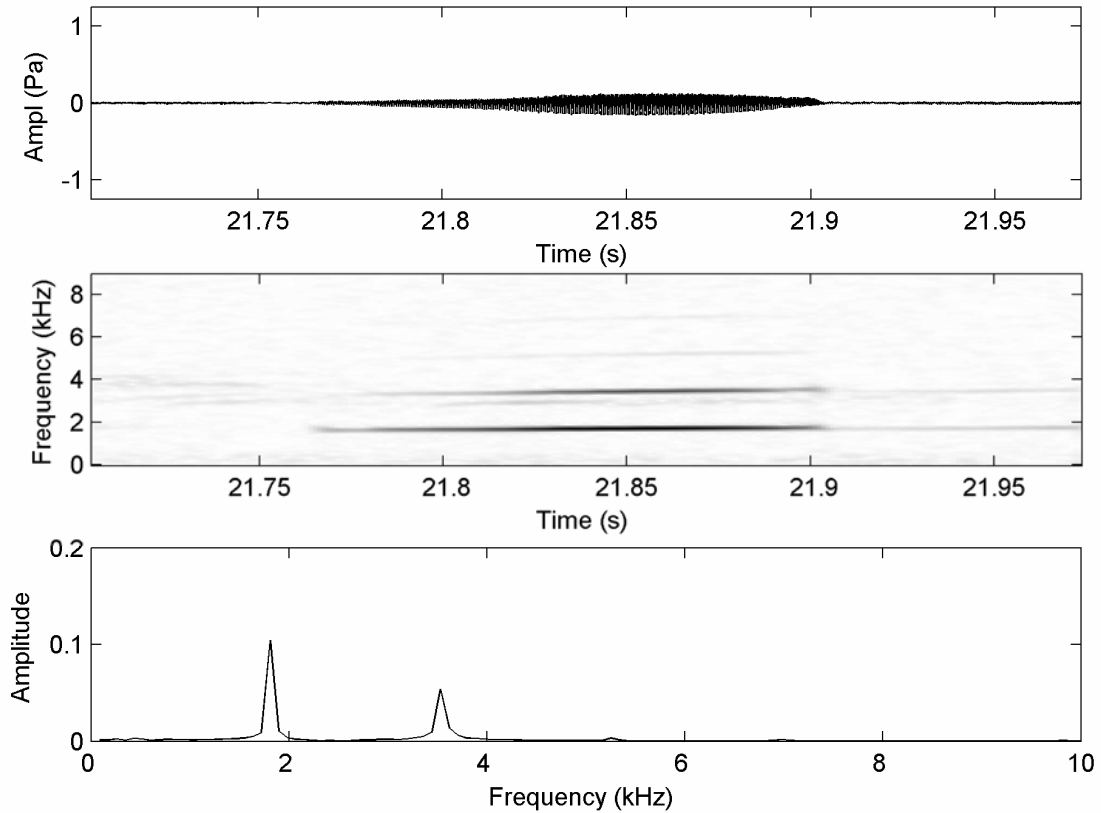


Figura 28. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: Adomera martinezi canto 031 parte 1 Brasília_DF.

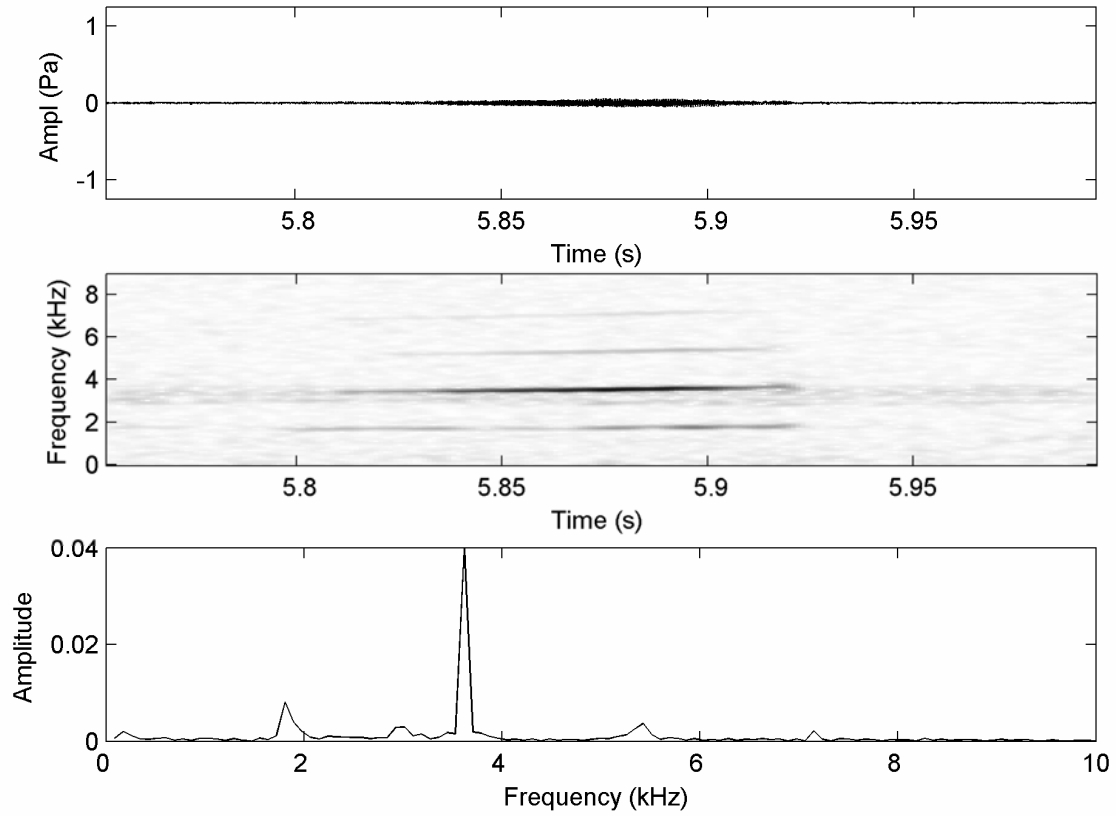


Figura 29. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: Adomera martinezi canto 034 parte 1 Brasília_DF.

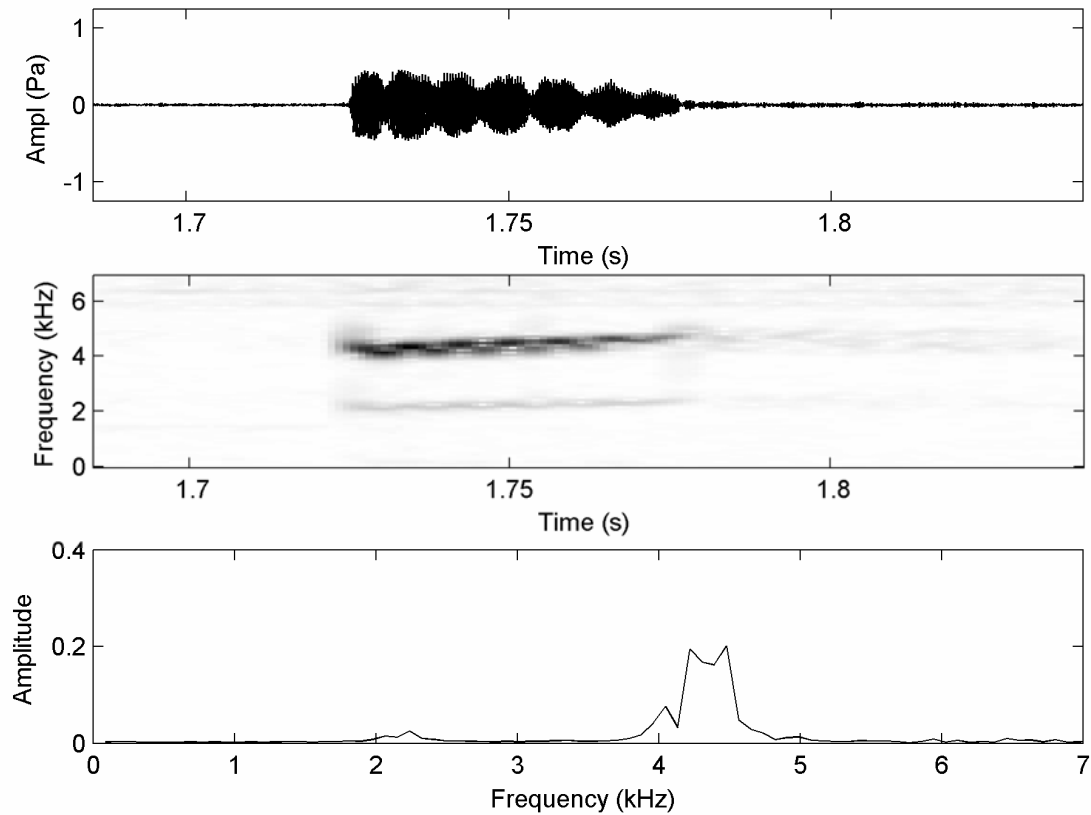


Figure 30. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus diptyx*. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera diptyx canto 062 parte 1_BEP.

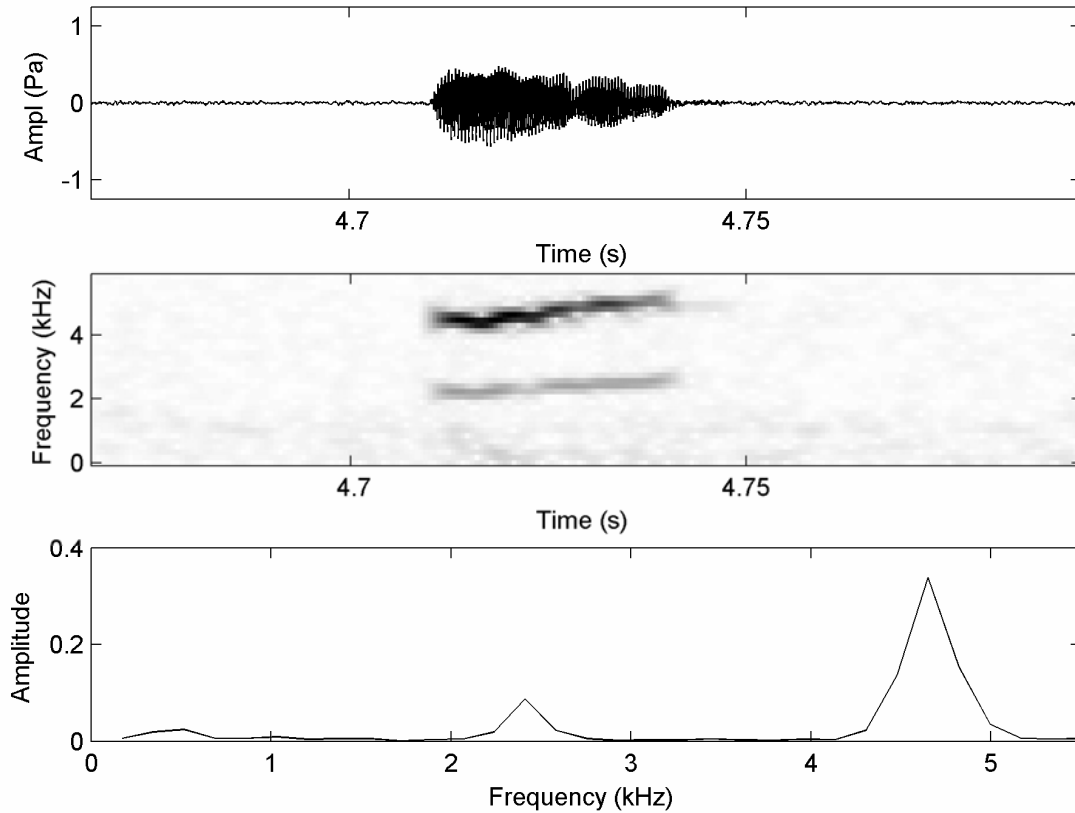


Figura 31. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto de anúncio de *Leptodactylus* sp Cuiabá, Cuiabá, Mato Grosso. Arquivo de registro: MNCK: Adomera sp UFMT Cuiabá_MT janeiro_2000.

1.2. Cantos agressivos de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*

1. *Leptodactylus* sp Uberlândia (MG)

O canto agressivo (Figura 32) foi ouvido quando dois machos estavam pertos um do outro (ca. 20 cm)(n = 2). Este canto é facilmente distinguível do canto de anúncio por apresentar duração variável (48 – 140 ms), maior número de cantos por minuto (178), e pulsos melhor definidos.

2. *Leptodactylus* sp Itatiba (SP)

O canto agressivo (n = 1; Figura 33) ocorreu quando dois machos estavam próximos (ca. 30 cm) um do outro. Na mesma seqüência de cantos, o macho vocalizante pode apresentar dois padrões de emissão de canto bem evidentes: o primeiro com duas notas (Figura 33, colunas 1-3) e o segundo, com três notas (Figura 33, colunas 4-6).

O primeiro canto apresenta a frequência fundamental entre 2002,58 – 2045,65 Hz (média = 2029,49 ± 22,29; n = 3); frequência dominante entre 4005,17 – 4091,30 Hz (média = 4059,00 ± 44,57; n = 3); e terceiro harmônico entre 6122 - 6235 Hz (média = 6192,62 ± 58,48; n = 3); o comprimento do canto entre 43 – 62 ms (média = 50,87 ± 5,76; n = 3); taxa de canto de 3338 – 4261 ms (média = 3952 ± 532; n = 3); pulsos entre 4 – 6 (média = 4,75 ± 0,74; n = 3) e a distância entre as notas de 83 – 329 (média = 238 ± 108; n = 3).

O segundo canto possui frequência dominante (primeiro harmônico) entre 4005,17 – 4177,44 Hz (média = 4091,30 ± 86,13; n = 3); segundo harmônico entre 6178 – 6404 Hz (média = 6272,33 ± 117,53; n = 3); comprimento do canto 35 – 53 ms (média = 46 ± 9,64; n=3); TAC de 0,015 – 0,029 ms (média = 0,023 ± 0,007; n = 3); número de pulsos entre 3 –

4 (média = $3,667 \pm 0,577$; $n = 3$) e a distância entre cada nota de 239 – 333 ms (média = 286 ± 66 ; $n = 2$).

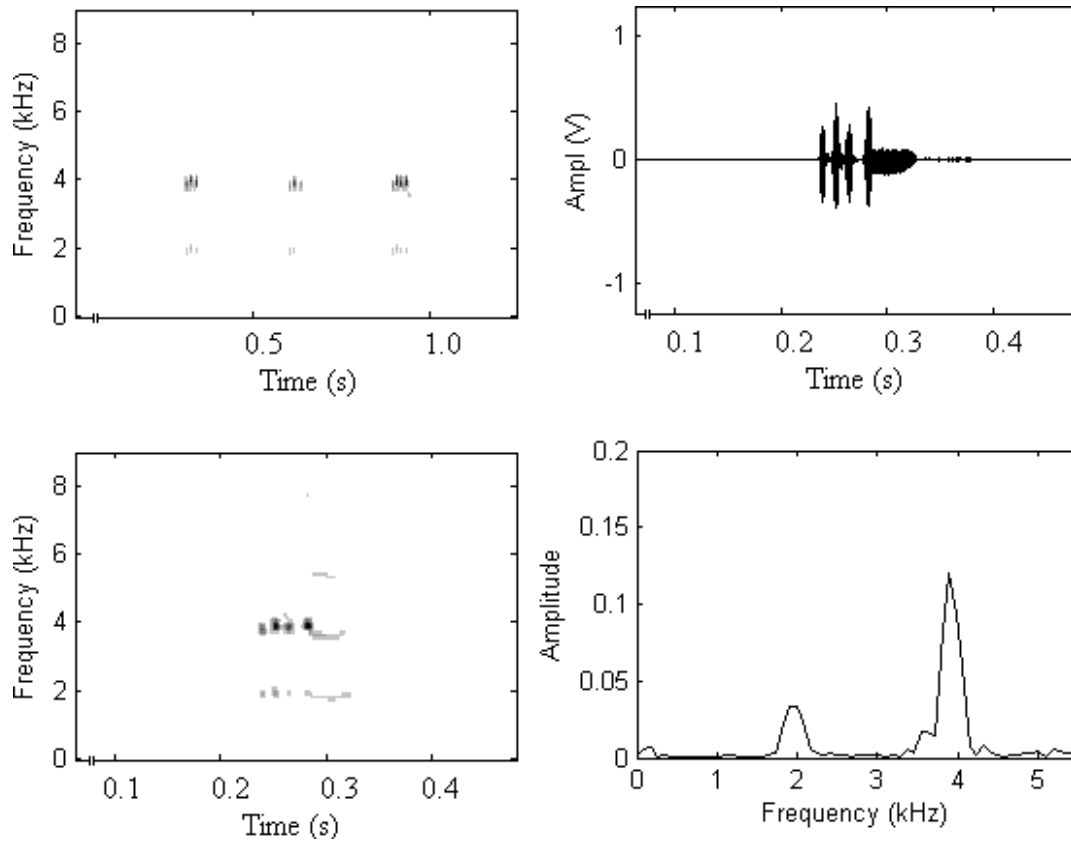


Figura 32. Canto agressivo de *Leptodactylus* sp. Uberlândia, Uberlândia, MG. Acima - esquerda: audioespectrograma de uma seqüência de três cantos. Acima - direita: oscilograma de uma nota. Abaixo - esquerda: audioespectrograma de uma nota. Abaixo - direita: espectro de força de uma nota. Arquivo do canto: AdenomspmgAAG27.

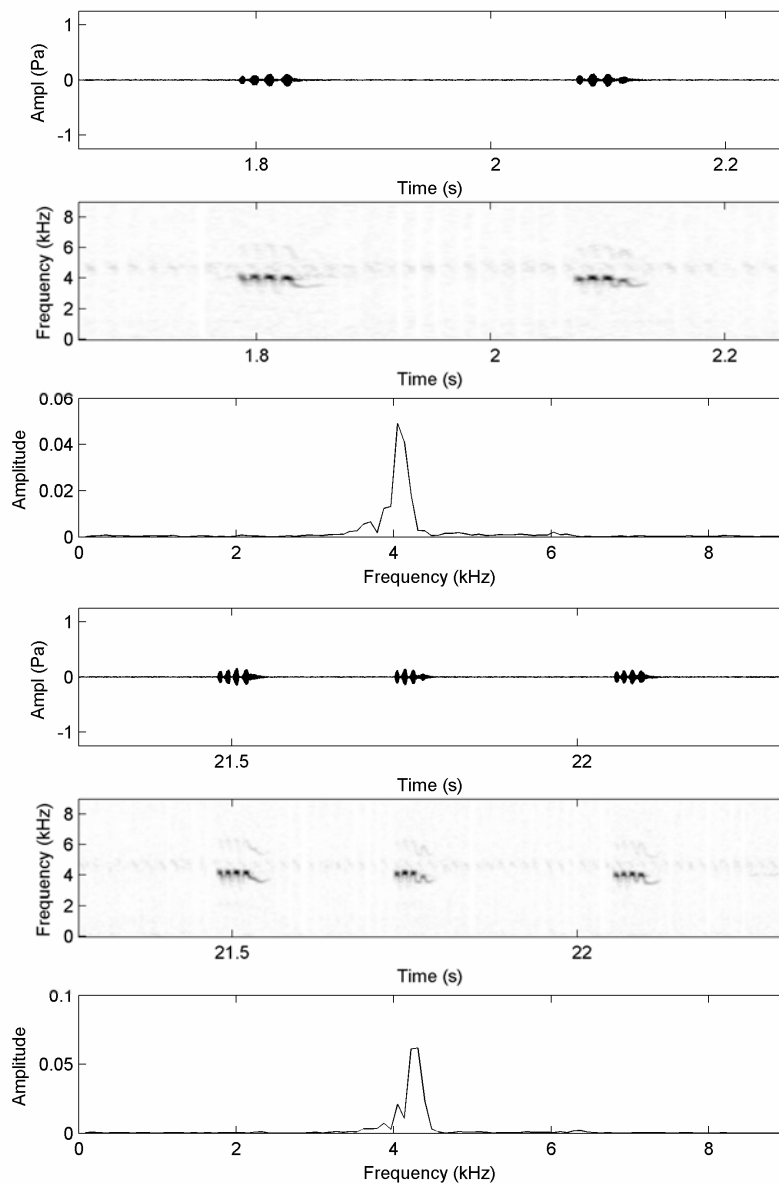


Figura 33. Oscilograma da seção (primeira e quarta colunas), audiospectrograma (segunda e quinta colunas) e espectro de força (terceira e sexta colunas) do canto agressivo de *Leptodactylus* sp Itatiba, do município de Itatiba, São Paulo. As colunas de 1-3 representam a variação do canto com duas notas de quatro pulsos cada e, colunas de 4-6, a segunda variação com três notas de quatro, três e quatro pulsos.

3. *Leptodactylus* sp Pacoti (CE) (Figura 34)

O canto agressivo desta espécie (n = 1) apresenta comprimento de 107 ms e consiste na emissão de duas notas com dois pulsos cada (sem intervalos entre os pulsos), com comprimentos de 31 e 45 ms e intervalo entre as notas de 31 ms. As frequências fundamental e dominante são de 2024,12 e 4048,24 Hz, respectivamente.

4. *Leptodactylus* sp Itapema (SC) (Figura 35)

O canto agressivo desta espécie foi emitido quando dois indivíduos estavam próximos um do outro (ca. 40 cm). O canto consiste apresenta duas variações, sendo que o primeiro canto (35, colunas 1, 2 e 3) possui quatro notas seguidas, com comprimentos entre 49 – 55 ms, de 11 – 12 pulsos cada uma e intervalo entre notas entre 469 – 527 ms. O segundo canto (35, colunas 3, 4 e 5) apresenta, também, notas regulares com comprimento entre 52 – 64 ms, de 11 – 13 pulsos cada nota e intervalo entre notas de 463 – 512 ms.

5. *Leptodactylus martinezi* (Figura 36, 37, 38)

O canto agressivo (n=1) desta espécie foi emitido em resposta a outro macho que estava próximo (ca. de 30cm) e consta de 5 tipos de cantos na mesma seqüência do mesmo indivíduo. Todos os cantos apresentaram o frequência fundamental que é a dominante de 1851,85 Hz e três harmônicos acima de 3703,70, 5555,55 e 7407,40 Hz. O canto 1 (Figura 36, colunas 1 e 2) apresenta o comprimento de 282 ms e seqüência de notas com pulsos de 1-2-1-2 (18 – 42 – 24 – 32 ms) e intervalo entre notas de 52-52-50 ms; o segundo canto (Figura 36, colunas 3 e 4). apresenta o comprimento de 175 ms e seqüência de notas com pulsos de 2-6 (33 – 113 ms), com intervalo entre notas de 27 ms; o terceiro canto (Figura 37, colunas 1 e 2) apresenta comprimento de 191 ms e seqüências de pulsos de 1-6 (15 –

125 ms), com intervalo entre notas de 49 ms); o quarto canto (Figura 37, colunas 3 e 4) apresenta comprimento entre 187 – 208 e seqüência de pulsos de 1-2-2 (25-38-39) e intervalo entre notas de 49-34 ms; o quinto canto (Figura 38) apresenta comprimento de 194 ms (27-27-56 ms) e intervalo entre notas de 41-39 ms.

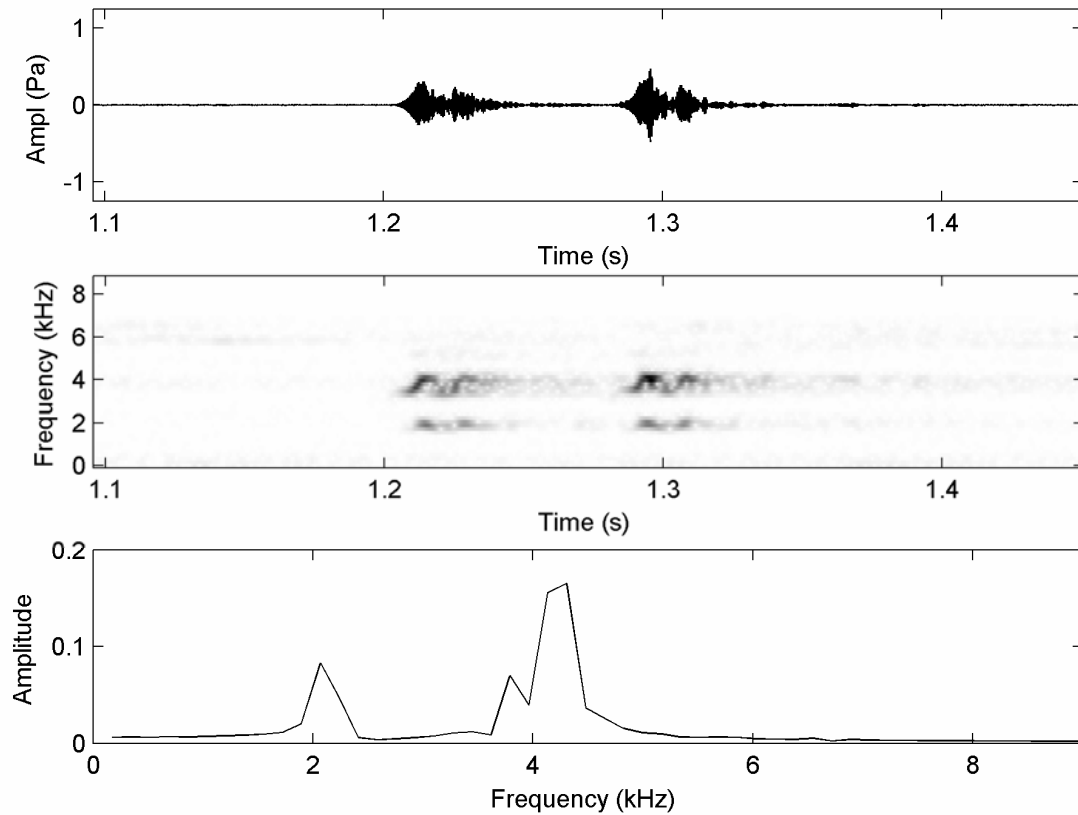


Figura 34. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto agressivo de *Leptodactylus* sp Pacoti com duas notas de dois pulsos cada, do município de Pacoti, Ceará. Arquivo sonoro: IJ: Leptodactylus (Lythodytes) sp_Sítio Amaurílio_Pacoti_10_02_2007_18_40pm_Igor Roberto.

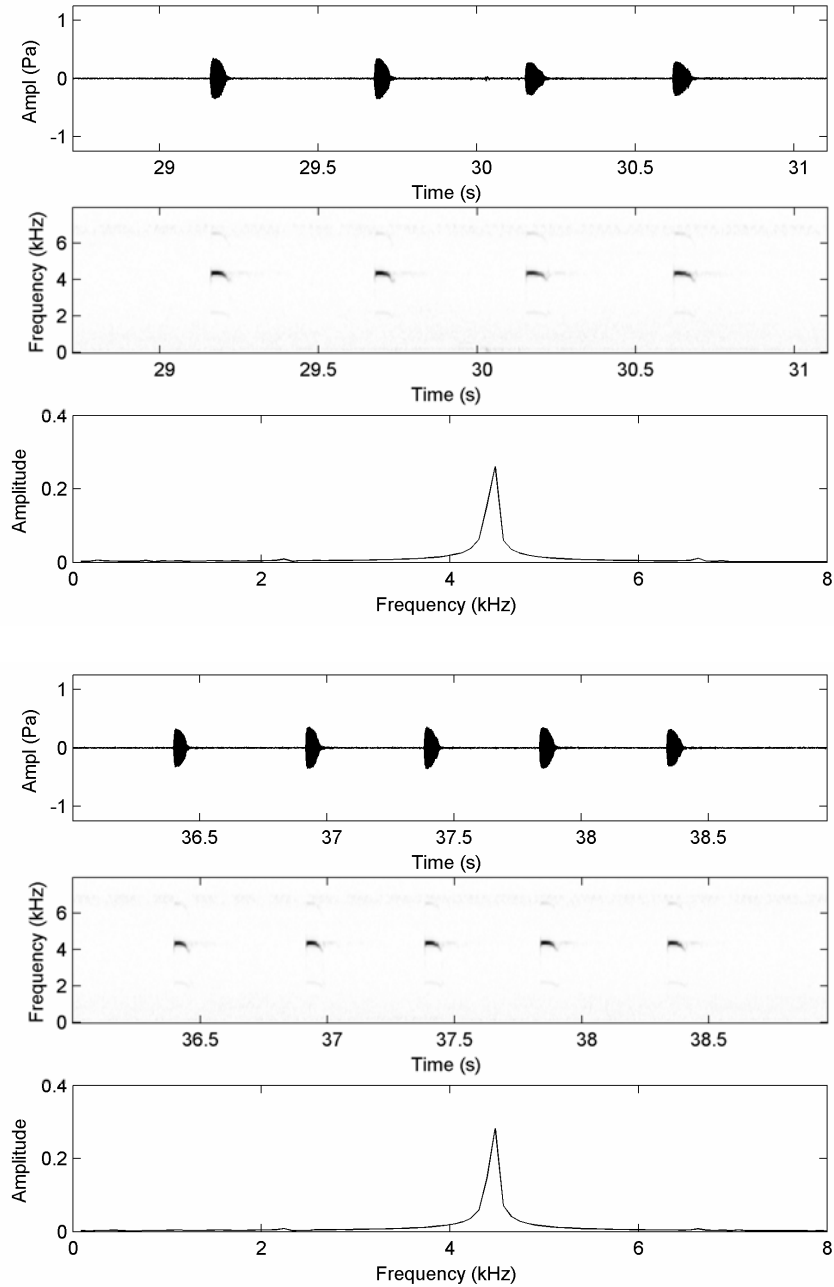


Figura 35. Oscilograma da seção (primeira e quarta colunas), audiospectrograma (segunda e quinta colunas) e espectro de força (terceira e sexta colunas) do canto agressivo de *Leptodactylus* sp Itapema, do município de Itapema, Santa Catarina. As colunas 1-3 representam a variação do canto com quatro notas e as colunas de 4-6, a segunda variação com cinco notas.

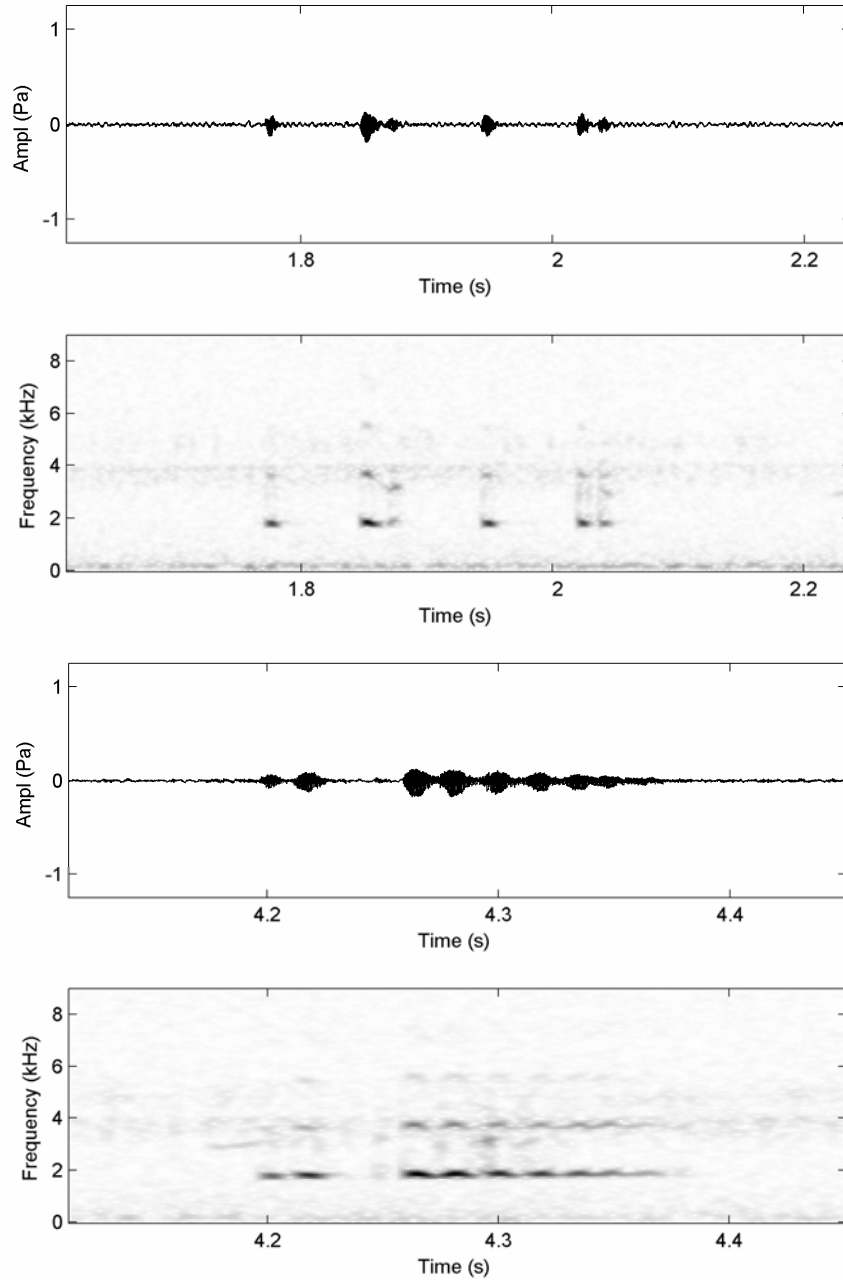


Figura 36. Oscilograma da seção (primeira coluna e terceira colunas), audiospectrograma (segunda coluna e quarta colunas) de dois cantos agressivos de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera martinezi canto 106 parte 1_territ_a e Adenomera martinezi canto 106 parte 1_territ_b.

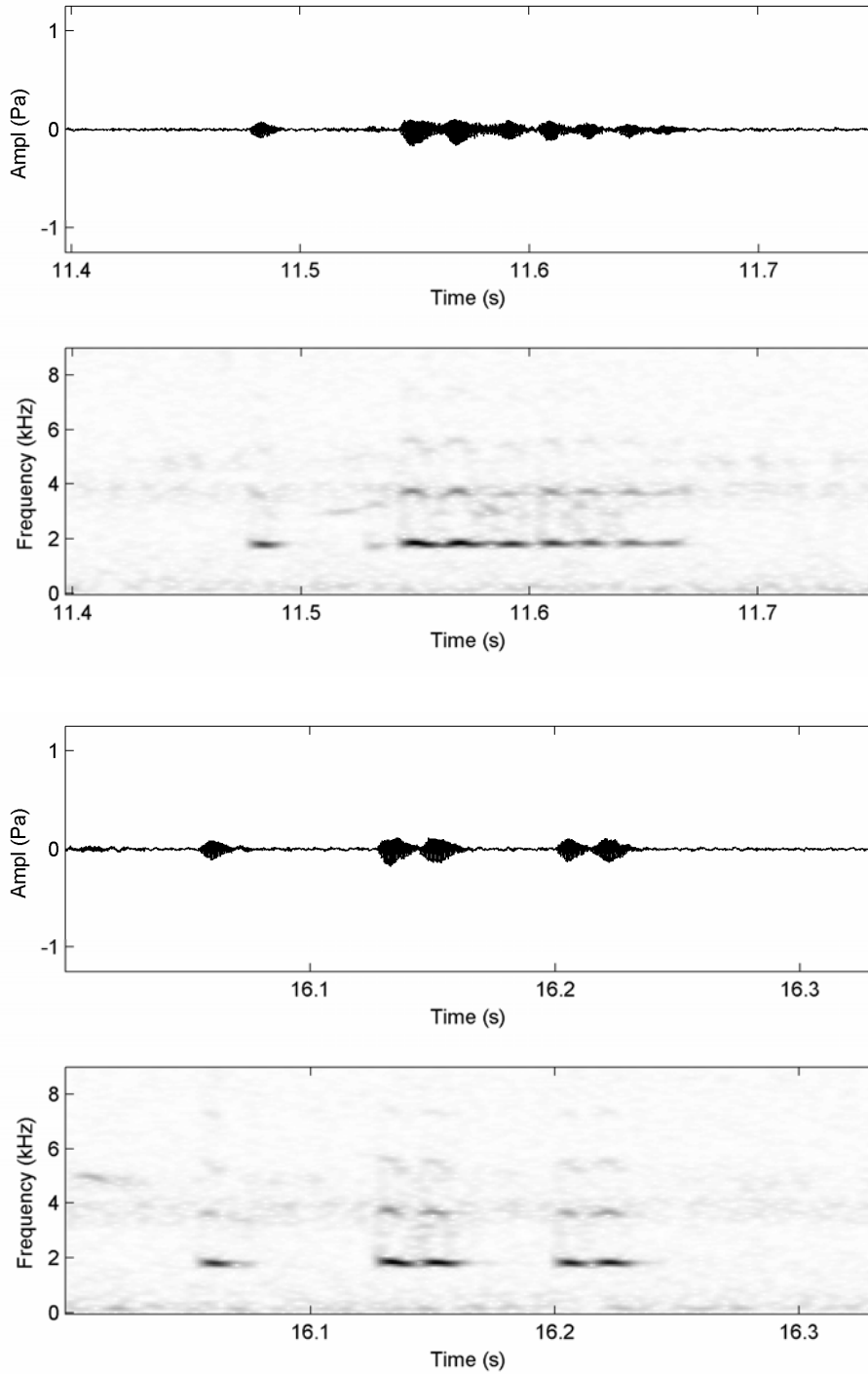


Figura 37. Oscilograma da seção (primeira coluna e terceira colunas), audioespectrograma (segunda coluna e quarta colunas) de dois cantos agressivos de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. Arquivo de registro: MNCK: Adenomera martinezi canto 106 parte 1_territ_c e Adenomera martinezi canto 106 parte 1_territ_d.

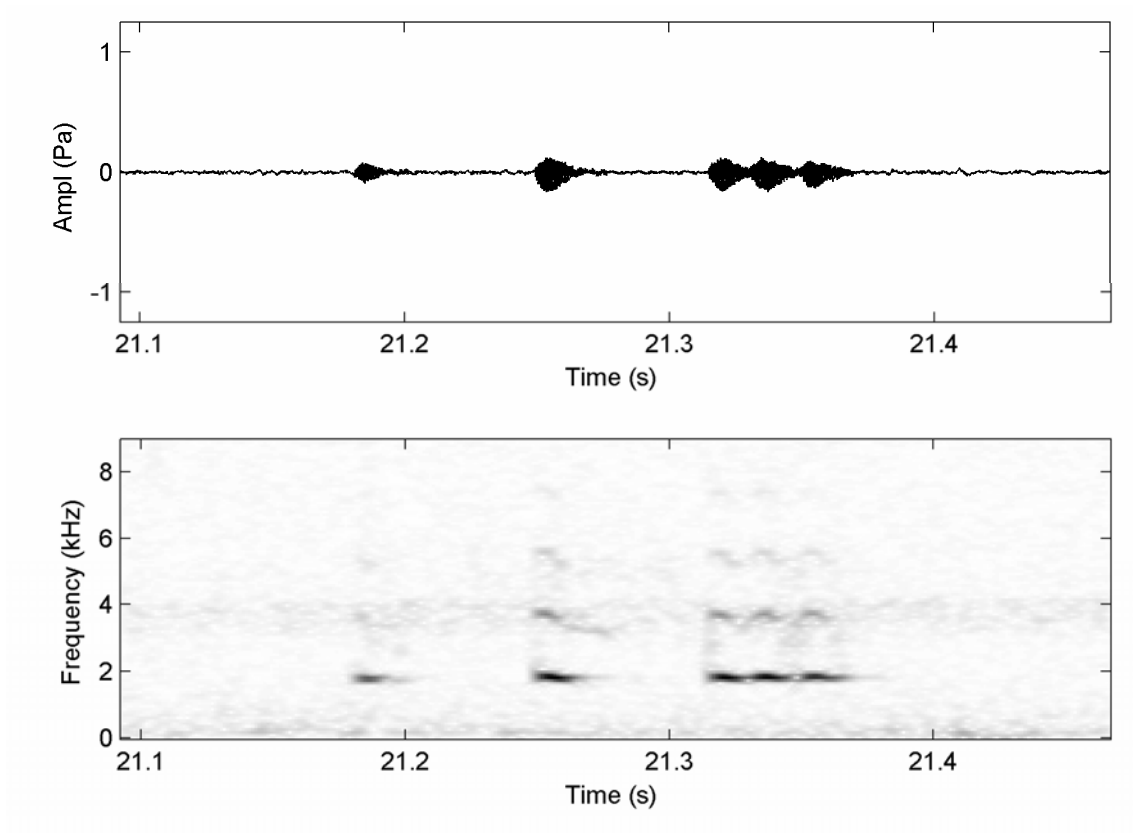


Figura 38. Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) de um canto agressivo de *Leptodactylus martinezi*, Brasília, DF. MNCK: Adenomera martinezi canto 106 parte 1_territ_e.

6. *Leptodactylus diptyx*

O canto agressivo (Figura 39) desta espécie foi ouvido quando dois machos estavam próximos um do outro (ca. 30 cm) ($n = 1$) e consiste na emissão de cantos com duas variações em um mesmo indivíduo: o primeiro canto (Figura 39, colunas 1, 2 e 3) apresenta duas notas com dois e um pulso, com comprimento de 159 e 206 ms, pulsos da primeira notas entre 7 – 11 ms e intervalo entre 5 – 6 ms, pulso da segunda nota entre 10 – 11 ms e intervalo entre as duas notas entre 159 – 206 ms.

O segundo canto (Figura 38, colunas 4, 5 e 6) apresenta, também, duas notas, mas com a primeira com três pulsos que somados equivalem a 29 ms (sem intervalo entre os pulsos) e a segunda nota com dois pulsos entre 9 – 10 ms, com intervalo entre pulsos de 10 ms e, intervalo entre notas de 239 ms. O comprimento do canto é de 288 ms.

7. *L. hylaedactylus* Reserva Ducke, Manaus, Amazonas

O canto agressivo (Figura 40) desta espécie foi emitido quando outro macho vocalizava próximo (ca. de 30 cm). O canto consiste na emissão de notas regulares de comprimento entre 20 – 43 ms (média = $30 \pm 7,72$; $n = 7$), número de pulsos por nota entre 2 – 4 (média = $2,71 \pm 0,75$; $n = 7$) e intervalo entre as notas de 105 – 134 ms (média = $112 \pm 12,39$; $n = 5$). O comprimento dos pulsos varia entre 4,8 – 6,8 ms (média = $5,72 \pm 0,67$; $n = 13$) e o intervalo entre os pulsos entre 3,8 – 6,2 ms (média = $5,4 \pm 0,78$; $n = 7$).

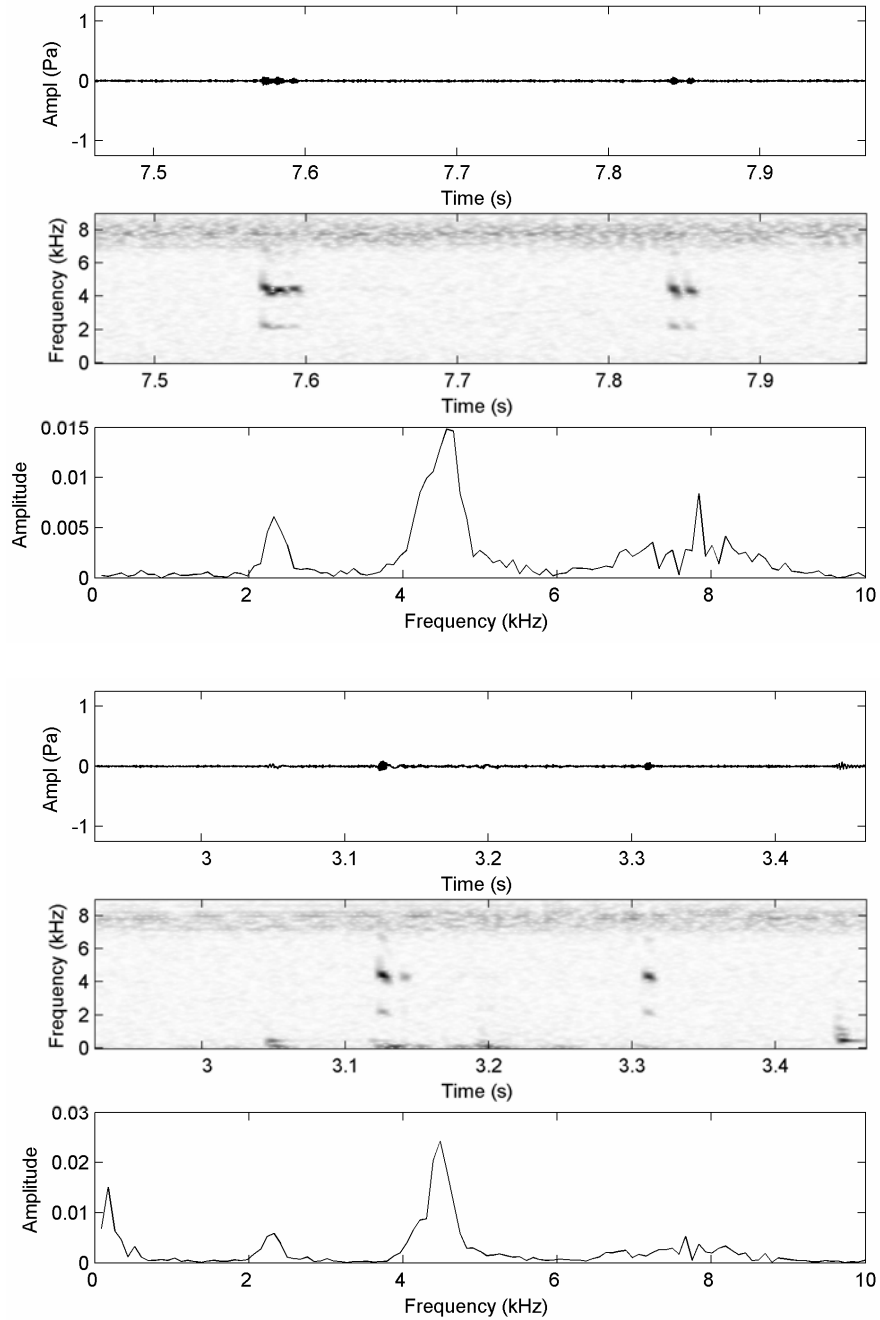


Figura 39. Oscilograma da seção (primeira e quarta colunas), audioespectrograma (segunda e quinta colunas) e espectro de força (ou potência) (terceira e sexta colunas) do canto agressivo de um espécime de *Leptodactylus diptyx*, do município de Corumbá, Mato Grosso do Sul. Arquivo sonoro: MNCK Adenomera diptyx canto 058 canto agressivo.

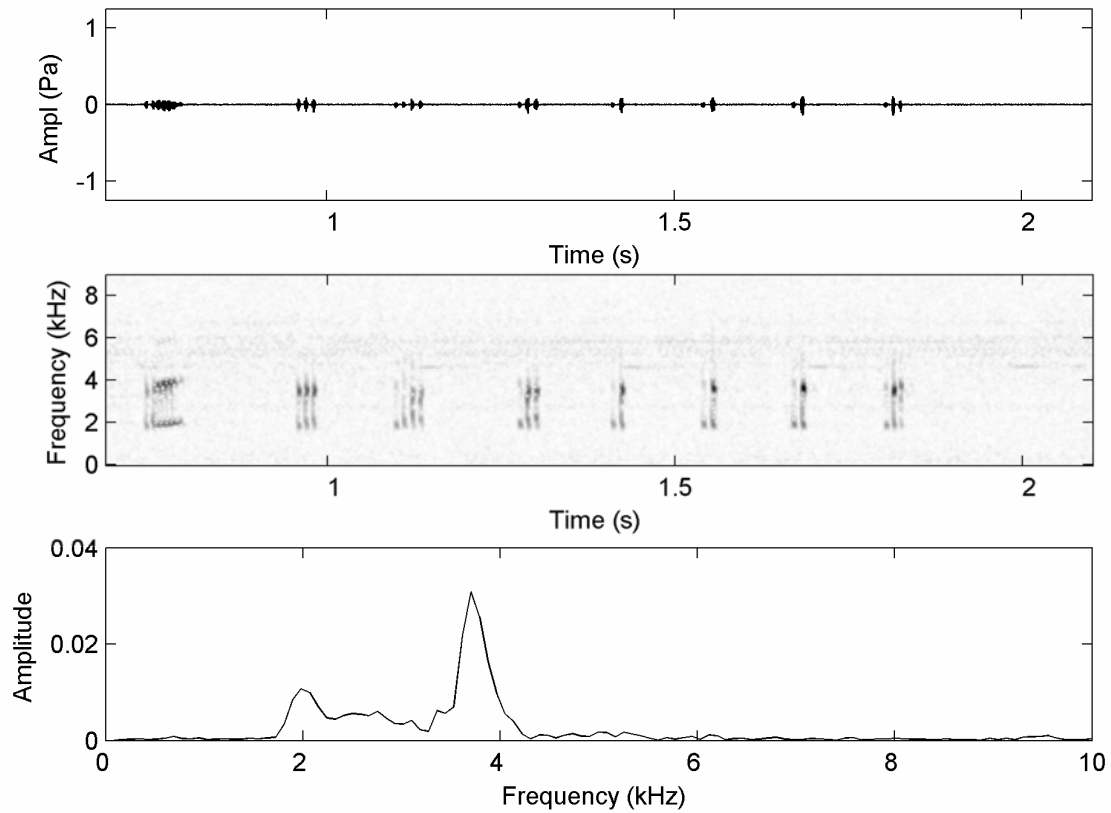


Figura 40 – Oscilograma da seção (primeira coluna), audioespectrograma (segunda coluna) e espectro de força (terceira coluna) do canto agressivo de um espécime de *Leptodactylus hylaedactylus*, da Reserva Ducke, Manaus, Amazonas. Arquivo sonoro: MNCK Adenomera hylaedactyla canto 030 Reserva Ducke_Manauas_AM_territ. O canto consiste na emissão de notas sequenciais de dois, três ou quatro pulsos.

2. Relações entre variáveis ambientais e parâmetros acústicos

Os parâmetros acústicos das populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* ajudam a dimensionar o “espaço sonoro” usado para a comunicação. O ambiente físico (temperatura, umidade) e biológico (presença de competidores e predadores) pode restringir a amplitude de sítios de vocalização que podem ser usados pelas populações, ao longo dos anos, geração pós geração, e direcionar o uso do “espaço sonoro”. Dessa forma, espécies filogeneticamente próximas podem apresentar diferenças nos atributos dos cantos, relacionadas com o ambiente e sua história.

Empregou-se o teste Kruskal-Wallis para testar a hipótese de diferença, entre os parâmetros de canto, dos grupos dentro das variáveis ecológicas “ecorregião”, “macrohabitat” e “microhabitat”. Os dados foram tomados da matriz apresentada na Tabela 3. Também foi testada com Mann-Whitney a semelhança entre os dois grupos de “tipo de pulso”. Os testes foram feitos no programa SYSTAT 11.0. Nenhum dos parâmetros de canto mostrou diferença significativa entre grupos, nas três escalas ecológicas. A estatística básica desses grupos está disponível no Apêndice 1.

Tabela 3. Parâmetros ambientais e acústicos de populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Os símbolos numéricos que representam as populações nas análises de agrupamentos estão na coluna NUM, As variáveis são: Ecorr – Ecorregião em que a população se encontra, Macro – Macrohabitat, Micro – Microhabitat, Fdom – Frequência dominante, Ccanto – Comprimento do canto, Txcanto – Taxa de cantos por minuto, Tcant – Tipo de canto (n - não-pulsionado ou p – pulsionado), Npulso – número de pulsos por nota (0 significa canto sem pulsos), Temp – Média da temperatura do ar no horário da gravação. Outras abreviações são: ?= sem informação, *= populações não usadas nos estudos de agrupamentos. Vide Material & Métodos para maiores informações sobre as abreviações. Cantos de 1-15= dados de literatura; cantos de 16-45= dados coletados durante este estudo.

Populações	NUM	Ecorr	Macro	Micro	Fdom	Ccanto	Modul	Txcanto	Tcant	Npulso	Temp
<i>L. andreae</i> ¹	A	A	f	f	4260	80	?	79,59	?	0	?
<i>L. andreae</i> ²	B	A	f	f	4871	66,5	?	67,8	n	0	25,5
<i>L. cf. andreae</i> ³	C	A	f	f	2370,06	29	?	54	n	0	26,5
<i>L. diptyx</i> ⁴	D	A	a	a	4322,2	66,5	?	82,5	?	?	?
<i>L. “Forest Type I”</i> ⁵	E	A	f	f	4771,1	208,5	1151,33	12	p	29,5	24
<i>L. “Forest Type II”</i> ⁶	F	A	f	f	4520,93	281,35	366,10	22,8	p	3,5	22,5
<i>L. “Forest Type III”</i> ⁷	G	A	f	f	5106,58	48,61	811,97	52,22	n	0	26
<i>L. hylaedactylus</i> ⁸	H	A	f	f	4248,43	46,02	1057,04	210	p	5	25,5
<i>L. hylaedactylus</i> ⁹	I	A	a	a	4448,2	56,8	?	132,2	n	0	?
<i>L. hylaedactylus</i> ¹⁰	J	A	a	a	3600	66	?	?	p	8,5	23,85
<i>L. hylaedactylus</i> ¹¹	K	A	?	?	3950	80	?	150	?	?	26
<i>L. heyeri</i> ¹²	L	A	f	f	3657	154,2	3611	33,6	n	0	25
<i>L. coca</i> ¹³	M	A	f	f	1800	129	200	75	p	02	21
<i>L. nanus</i> ¹⁴	N	M	?	p	4960	109,6	40	24	n	0	18,8
<i>L. thomei</i> ¹⁵	O	M	a	p	5223	189,5	1881	18	p	9	17,7
<i>L. lutzi</i> ¹⁶	P	A	f	f	3445	53,5	527	20	n	0	24
<i>L. andreae</i> Peixe-Boi ¹⁷	Q	A	t	p	4857,5	23	612,5	199	p	4,5	28,5

<i>L. aff hylaedactylus</i> Manaus ¹⁸	R	A	a	a	3926,14	58,92	206,51	163	p	8	23
<i>L. aff hylaedactylus</i> Reserva Ducke ¹⁹	S	A	a	a	3939,71	64,46	246,33	157	p	7,5	23
<i>L. aff andreae</i> Reserva Ducke ²⁰	T	A	f	f	4891,31	63,88	662,36	0	n	0	25
<i>L. aff hylaedactylus</i> Rio Branco ²¹	U	A	a	a	4433,96	23	264,25	233	n	0	28
<i>L.sp1</i> Rio Branco ²²	V	A	f	f	4091,29	196,46	195,78	87	p	30,80	25
<i>L. sp2</i> Rio Branco ²³	X	A	f	f	4788,98	61,8	757,50	47	p	7,77	26
<i>L. sp</i> Cacoal ²⁴	W	C	a	a	4733,02	57,75	482,35	133	p	7,73	21
<i>L. sp</i> Pacoti ²⁵	Y	T	f	p	4203,27	176,44	975,33	33	n	0	?
<i>L. sp</i> Carnaubeiras ²⁶	Z	T	f	p	4978,47	24	339,2	195	p	5,50	?
<i>L. sp</i> Salvador ²⁷	a	T	a	a	3931,94	133	207	41	n	0	?
<i>L. sp</i> Passo do Camaragibe ²⁸	b	T	a	a	4440,67	35,6	475,71	95	n	0	?
<i>L. sp</i> Uberlândia ²⁹	c	C	a	a	4100	125	0	70	p	0	25
<i>L. sp</i> Itapeva ³⁰	d	C	a	a	3910,42	150	78,77	49	p	3,38	19,4
<i>L. sp</i> Itatiba ³¹	e	C	a	a	3983,63	142,70	183,55	52	p	3,06	23
<i>L. sp</i> Botucatu ³²	f	C	a	a	4064,21	158,37	316,75	50	p	4,5	?
<i>L. aff marmoratus</i> Paranapiacaba ³³	g	M	t	p	4866,50	31	242,63	61	n	0	19
<i>L. sp</i> Paranapiacaba ³⁴	h	M	t	f	4474,36	203	455,71	24	n	0	19,5
<i>L. aff marmoratus</i> Caraguatatuba ³⁵	i	M	t	p	4125,39	53,41	396,62	61	n	0	23
<i>L. bokermanni</i> Paranaguá ³⁶	j	M	t	p	3515,63	115,50	0	58	n	0	23
<i>L. sp</i> Morretes ³⁷	k	M	t	p	3126,61	203	0	41	n	0	21
<i>L. sp2</i> Morretes ³⁸	l	M	f	F	3919,04	40	334	0	n	0	?
<i>L. sp3</i> Morretes ³⁹	m	M	f	f	5421,58	35	120,71	0	p	0	?
<i>L. sp</i> Florianópolis ⁴⁰	n	M	a	a	4234,14	95,65	97,42	0	n	0	26
<i>L. sp</i> Itapema ⁴¹	o	M	a	a	4289,09	122,37	94,41	21	n	0	26
<i>L. sp</i> Blumenau ⁴²	p	M	t	p	5208,06	69,70	71,58	32	n	0	27
<i>L. martinezi</i> Brasília ⁴³	q	C	a	a	3698,48	114,36	114,44	117	n	0	28
<i>L. diptyx</i> Corumbá (Pantanal) ⁴⁴	r	C	a	a	4494,05	50,02	320,37	100	n	0	28
<i>L. sp</i> Cuiabá ⁴⁵	s	A	a	a	4720,07	30,90	523,70	0	n	0	?

Tabela 4. Abreviações e símbolos empregados para representar as populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* nas figuras do MDS (“multidimensional scalling”), as posições dessas populações nas duas primeiras dimensões e a classificação em ecorregiões (ECORR), macrohabitats (MACRO) e microhabitats (MICRO).

SPP\$	ECORR\$	MACRO\$	MICRO\$	CANTO\$	FDOM	CCANTO	MODUL	TCANTO	NPULSO	TEMP
E	A	f	f	P	4771,1	208,5	1151,33	12	29,5	24
F	A	f	f	P	4520,93	281,35	366,1	22,8	13,5	22,5
G	A	f	f	N	5106,58	48,61	811,97	52,22	1	26
H	A	f	f	P	4248,43	46,02	1057,04	210	5	25,5
L	A	f	f	N	3657	154,2	3611	33,6	1	25
M	A	f	f	P	1800	129	200	75	12	21
N	M	?	p	N	4960	109,6	195,78	24	1	18,8
O	M	a	p	P	5223	189,5	757,5	18	19	17,7
P	A	f	f	N	3445	53,5	40	20	1	24
Q	A	t	p	P	4857,5	23	1881	199	4,5	28,5
R	A	a	a	P	3926,14	58,92	527	163	8	23
S	A	a	a	P	3939,71	64,46	612,5	157	7,5	23
T	A	f	f	N	4891,31	63,88	206,51	0	1	25
U	A	a	a	N	4433,96	23	246,33	233	1	28
V	A	f	f	P	4091,29	196,46	662,36	87	30,81	25
W	C	a	a	P	4733,02	57,75	455,71	133	7,73	21
X	A	f	f	P	4788,98	61,8	264,25	47	7,77	26
Y	T	f	p	N	4203,27	176,44	71,58	33	1	
Z	T	f	p	N	4978,47	24	114,44	195	1	
A	T	a	a	N	3931,94	133	320,37	41	1	
B	T	a	a	N	4440,67	35,6	523,7	95	1	
C	C	a	a	P	4100	125	396,62	70	10	25
F	C	a	a	P	4064,21	158,37	334	50	14,5	
G	M	t	p	N	4866,5	31	482,35	61	1	19
H	M	t	f	N	4474,36	203	975,33	24	1	19,5
I	M	t	p	N	4125,39	53,41	339,2	61	1	23
J	M	t	p	N	3515,63	115,5	207	58	1	23

K	M	t	p	N	3126,61	203	475,71	41	1	21
M	M	f	f	P	5421,58	35	78,77	0	10	
N	M	a	a	N	4234,14	95,65	183,55	0	1	26
O	M	a	a	N	4289,09	122,37	316,75	21	1	26
P	M	t	p	N	5208,06	69,7	242,63	32	1	27
Q	C	a	a	N	3698,48	114,36	120,71	117	1	28
R	C	a	a	N	4494,05	50,02	97,42	100	1	28
S	C	a	a	N	4720,07	30,9	94,41	0	1	

Análises discriminantes foram usadas para ponderar em qual escala geográfica os grupos discriminam melhor as populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, segundo seus parâmetros acústicos (uso do “espaço sonoro”). Para normalizar os dados e reduzir a complexidade da análise de muitas variáveis conjuntamente, a matriz com dados de canto de 35 populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, apresentada na Tabela 4, foi ordenada com MDS (“multi-dimensional scaling”, do programa estatístico SYSTAT 11.0). Os parâmetros de canto utilizados foram: a frequência dominante (FDOM), comprimento do canto (CCANTO), modulação (MODUL), taxa de canto (TXCANTO), número de pulsos (NPULSO). A temperatura (TEMP) não foi usada nestas análises. O teste de “estresse” de Kruskal, calculado pelo programa, atestou o valor de $p= 0,0269$ no final do processo, com proporção de variância acumulada para as duas primeiras dimensões igual a 0,9893. Abaixo, a Tabela 5 apresenta os valores dos autovetores nas duas primeiras dimensões do MDS. Nota-se que, na primeira dimensão (DIM(1)), que acumula a grande maioria da variância, a frequência dominante é inversamente relacionada (sinal contrário) às demais.

Tabela 5. Posições dos parâmetros de canto ordenados com MDS, nas duas primeiras dimensões, DIM(1) e DIM(2). Os símbolos são observados na Figura 41.

Parâmetro do Canto	Símbolo	DIM(1)	DIM(2)
Frequência dominante (FDOM)	1	0,88	-1,01
Comprimento do canto (CCANTO)	2	-2,68	0,57
Modulação (MODUL)	3	-1,77	-1,73
Taxa de canto (TXCANTO)	4	-2,69	0,58
Número de pulsos (NPULSO)	5	-2,74	0,62

A posição das populações nas duas primeiras dimensões do MDS pode ser examinada na Figura 41, observando os símbolos das populações apresentados na Tabela 4. A distância das populações de *Leptodactylus* (simbolizadas por letras) às variáveis de canto (simbolizadas por números, de 1 a 5), expressa a importância desses parâmetros de canto para essas populações. A “frequência dominante” (FDM) é inversamente proporcional aos demais parâmetros de canto, tem valor positivo na primeira dimensão (com maior variância acumulada). Na primeira dimensão, também têm a mesma importância (ou são colineares) as dimensões “comprimento de canto” (CCANTO, 2), “taxa de canto”(TXCANTO, 4) e “número de pulsos” (NPULSO, 5), que sobrepõem no quadrante superior esquerdo da Figura 41.

Ainda na Figura 41, *Leptodactylus heyeri* (“L”) e *L. andreae* Peixe Boi (“Q”) localizam-se distante das demais populações, possivelmente por apresentar modulação distinta, porque estão próximas ao autovetor “3” (modulação). O parâmetro “modulação” é especialmente importante, pois apresenta valor negativo e relativamente grande para DIM(2) (segunda dimensão, com menos variância acumulada), mas é secundariamente importante e negativo para a DIM(1) (primeira dimensão, que explica a maior parte da variância), projetando-se junto à extremidade da distribuição da nuvem de pontos das populações (letras na Figura 41).

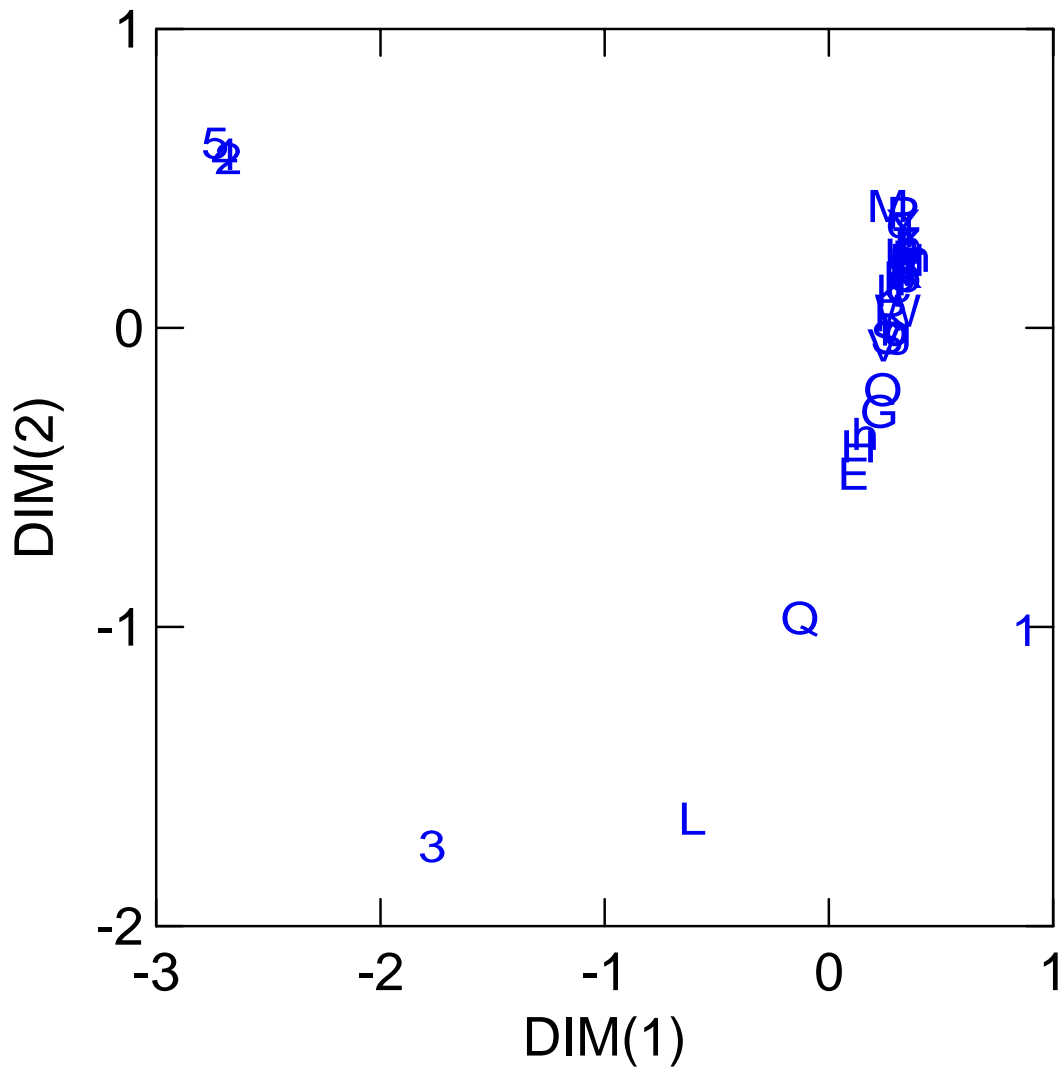


Figura 41. Diagrama de pontos nas duas primeiras dimensões do MDS. As populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* estão simbolizadas por letras (ver Tabela 4) e os autovetores (parâmetros do canto) são simbolizados por números (ver Tabela 5).

Tabela 6. Resultados da análise discriminante, testando as variáveis ecológicas como grupos de classificação das populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, ordenadas através de MDS (ver Tabela 5 e Figura 41). Não há resultados significativos.

Classes	n (por categoria)	Wilks' lambda	p
Ecorregiões	A=14, C=6, M=11, T=4	0,8048 (gl= 2, 3, 31)	0,3466
Macrohabitat	a=14, f=13, t=7, ?=1	0,8910 (gl= 2, 3, 31)	0,7324
Microhabitat	a=13, f=12, p=10	0,8915 (gl=2, 2, 32)	0,4601
Tipo de canto	n=21, p=14	0,9321 (gl= 2, 1, 33)	0,3244

As variáveis ecológicas e o tipo de canto não discriminaram significativamente as populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*. Das três escalas ecológicas usadas para discriminar as populações, a que apresentou a menor probabilidade (“p”) é “ecorregiões”. Comparando as distribuições das quatro classes de “ecorregiões” na Figura 42, que mostra as populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* no espaço ordenado pelas duas primeiras dimensões do MDS, nota-se que há pouca separação entre os grupos.

Na Figura 43 é apresentado o dendrograma formado pelo método “Ward”, de agrupamento pareado igualmente ponderado (ou “UPGM”), calculado pelo programa PAST (correlação cofenética= 0,9036). A lista de populações e os números correspondentes podem ser vistos na Tabela 4. Há quatro grandes grupos de populações na altura da similaridade igual a -0,6. Três grupos estão separados do grupo “L” (*Leptodactylus heyeri*) e “Q” (*L. andreae* Peixe Boi). Um segundo grupo é formado pelas espécies *L. Forest Type III*, *L. thomei*, *L. Forest Type I*, *L. hylaedactylus* Peru (Angulo et al., 2003) e *L. sp* Paranapiacaba, com todas as espécies de biomas “fechados” (Amazônia e Mata Atlântica). O terceiro grupo é formado pelas populações *L. aff hylaedactylus* (Ducke), *L. sp1* Rio

Branco, *L. aff hylaedactylus* (Manaus), *L. sp* Cacoal, *L. sp* Passo do Camaragibe, *L. aff marmoratus* Paranapiacaba (*L. aff marmoratus* Paran), uma mistura de populações de biomas abertos e fechados. O quarto grupo é maior (22 populações) e dominado por populações da Mata Atlântica (n = 8), mas inclui populações de biomas abertos (Caatinga= 3 populações; Cerrado= 5), assim como da Amazônia (n = 6). Esses resultados sugerem que não há um ajuste claro dos grupos definidos no “espaço sonoro” às categorias ecológicas determinadas.

Além disso, as populações de *L. aff hylaedactylus* (Ducke) e *L. aff hylaedactylus* (Manaus) sugerem que embora estas populações sejam da mesma espécie, diferenças nos parâmetros acústicos podem ser encontradas.

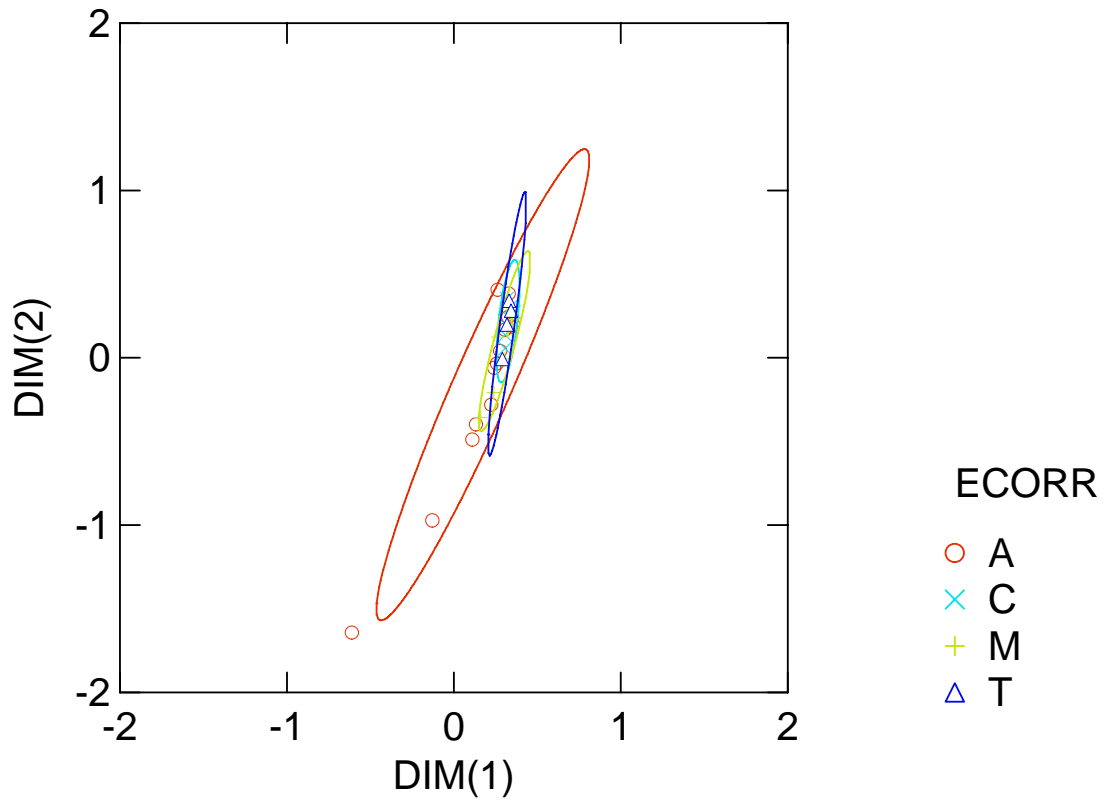


Figura 42. Diagrama de pontos do MDS, mostrando as populações classificadas por “ecorregiões” (ECORR): A= Amazônia, C= Cerrado, M= Mata Atlântica e T= Caatinga. As elipses incluem 90% da variância.

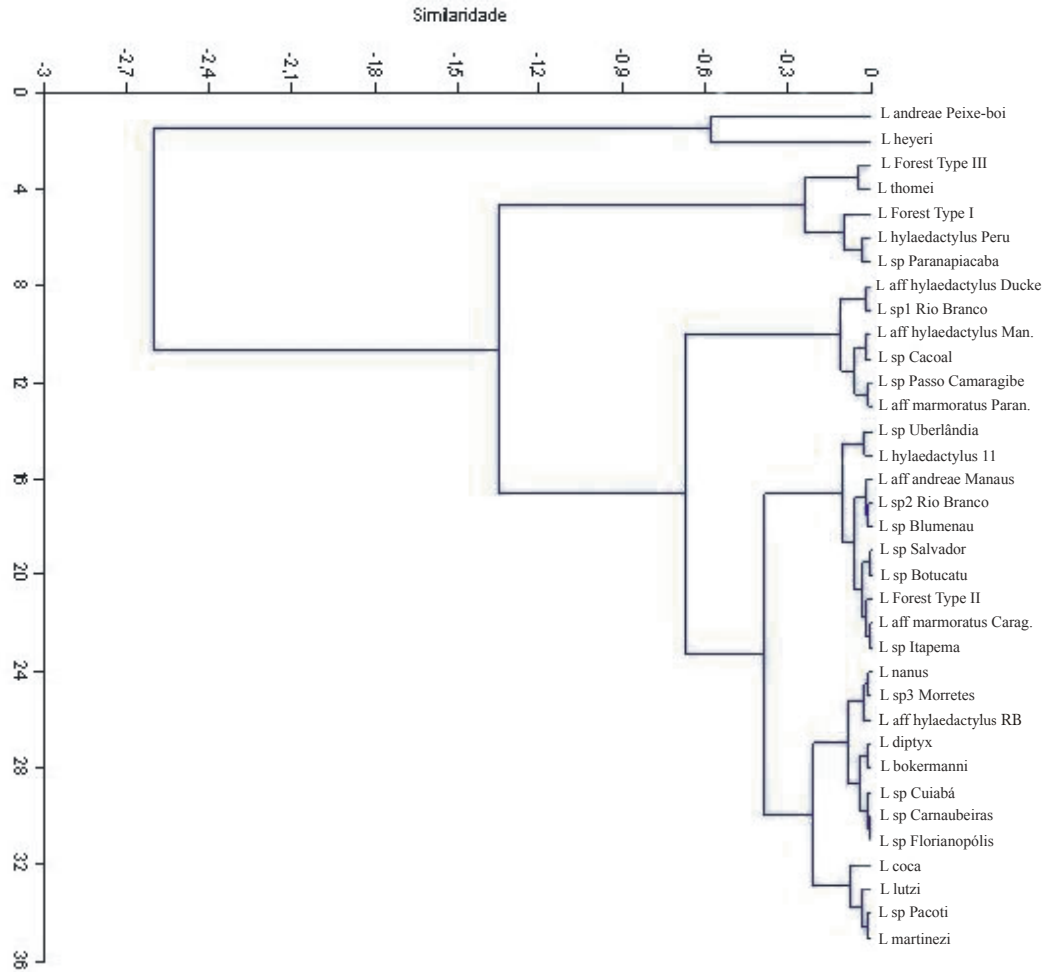


Figura 43. Dendrograma das 35 populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, produzido usando o método de Wards (programa PAST, correlação cofenética= 0,9036).

L = *Leptodactylus*; L aff hylaedactylus Man. = Manaus; L aff marmoratus Paran. = Paranapiacaba; L hylaedactylus 11 = *Leptodactylus hylaedactylus* (Schluter, 1980); L aff marmoratus Carag. = Caraguatatuba; L aff hylaedactylus RB = Rio Branco.

V. Discussão

A diversidade acústica de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* é grande, mas não foram observados padrões de canto associados ao ambiente. Os parâmetros de canto que caracterizam as populações não formaram grupos definidos nas diferentes escalas de uso do espaço. Essas formas de classificação, “ecorregiões”, “macrohabitats” e “microhabitats”, usadas para testar o efeito da ecologia na evolução das características do canto de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, não mostraram efeito nos parâmetros de canto. É possível que essa ordem hipotetizada (cada classe ecológica com seu “padrão” de parâmetros acústicos) seja perturbada pela ocorrência de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* na mesma localidade (portanto, mesma ecorregião) partilhando o “espaço sonoro”. Assim, populações amazônicas simpátricas podem apresentar diferentes cantos, tanto quanto as populações da Mata Atlântica, ou do Cerrado.

1. Comparações dos parâmetros acústicos entre espécies simpátricas

Duellman & Pyles (1983) observaram que cantos de espécies alopátricas tendem a ser mais similares do que aqueles de espécies simpátricas. Em diversas localidades podem-se observar espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* em simpatria. Nessa situação, espera-se observar a partilha do “espaço sonoro” (Angulo et al., 2003) As espécies devem apresentar diferenças significativas de parâmetros acústicos. Uma menor divergência nesses parâmetros pode acontecer nos ambientes com muito ruído (cachoeiras, por exemplo), onde o “espaço sonoro” disponível para ser partilhado é menor (Angulo, 2004;) Durante o presente estudo, foram encontradas até três espécies em simpatria, em seis localidades, espalhadas por diferentes ecorregiões. As espécies simpátricas apresentaram diferenças

marcantes entre seus cantos. Abaixo, são discutidas as diferenças entre elas, com relação aos aspectos ambientais (tipo de ambiente: floresta ou área aberta) e seus parâmetros acústicos (frequência dominante, canto pulsionado ou não).

a. Município de Manaus (AM):- Na Reserva Ducke, em Manaus são encontradas duas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, definidas na literatura como *L. andreae* e *L. hylaedactylus* (Heyer, 1974; Schneider et al., 1988; Zimmerman & Bogart, 1984; Lima et al., 2006) e que se diferenciavam principalmente em função do seu habitat, onde a primeira ocorre exclusivamente em ambientes florestais e a segunda em áreas abertas ou ambientes antropizados.

Além disso, como alguns autores já citaram, os cantos se diferem em função de diversos parâmetros acústicos, entre eles a frequência dominante e fundamental de *L. andreae*, que são mais baixas que *L. hylaedactylus*; ausência de pulsos em *L. andreae* e presença (6 – 9 pulsos) em *L. hylaedactylus* e a taxa de cantos que é menor em *L. andreae* (58 – 86 cantos/min) do que em *L. hylaedactylus*. Outra característica ecológica que diferencia as duas espécies é a vocalização da primeira espécie em curtos períodos do dia (crepúsculo) e da noite, enquanto que a segunda vocaliza durante o dia e a noite, podendo inclusive vocalizar durante todo o dia em dias chuvosos (n = 1).

b. Município de Rio Branco (AC):- No município de Rio Branco foram observadas três espécies de *L.* grupo *marmoratus* ocorrendo simpatricamente, sendo duas delas exclusivas de floresta (*L. sp1* e *L. sp2*) e a outra (*L. aff hylaedactylus*) ocorrendo somente em áreas abertas e locais antropizados, como gramíneas e jardins. Assim como observado para outras localidades (vide Manaus), elas diferem em parâmetros ambientais e de canto.

As três espécies diferem principalmente no comprimento do canto, onde as espécies florestais apresentam cantos mais longos (*L. sp1*: 175 – 213 ms; *L. sp2*: 58 – 68 ms) do que

a espécie de área aberta (17 – 26 ms) e no número de cantos por minuto, onde *L. aff. hylaedactylus* apresenta uma alta taxa de cantos, enquanto que as espécies florestais apresentam baixas taxas de canto com 87 (*L. sp1*) e 47 cantos/min (*L. sp2*), respectivamente. Com relação à frequência dominante, existe uma sobreposição entre a espécie de área aberta (4134,37 – 4694,23 Hz) com a espécie florestal *L. sp1* (3832,91 – 4263,57 Hz), mas a diferença é maior entre estas duas com a espécie florestal *L. sp2*, que apresenta a maior frequência dominante de todas (4780,37- 4866,50 Hz).

Além dos parâmetros de canto, outra diferença entre estas espécies é que *L. aff. hylaedactylus* apresenta atividade de vocalização durante quase todo o dia, ao contrário das duas espécies florestais que possuem horários restritos no fim da tarde e começo da noite.

c. Município de Morretes (PR):- No município de Morretes ocorrem três espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, das quais duas (*L. sp1* e *L. sp2*) são exclusivamente florestais e simpátricas, enquanto que *L. sp3* ocorre em florestas e também em bordas de mata, mas isolada das demais. As duas primeiras apresentam horários de atividade semelhante, inclusive vocalizando próximas uma da outra, mas diferem em características referentes ao canto.

L. sp2 apresenta as frequências fundamental e dominante mais baixas (1916,45 – 2002,58 Hz / 3832,91 – 4005,17 Hz) que *L. sp3* (2691,65 – 2734,71 Hz / 5383,30 – 5469,43 Hz), enquanto que a sua modulação de frequência é maior (252 – 449 Hz) que *L. sp3* (53 – 176 Hz). Outra diferença marcante entre estas duas espécies é que, somente *L. sp3* apresenta o canto pulsionado (8 – 12).

Já *L. sp1* apresenta diferenças acústicas com as duas espécies exclusivamente florestais, na qual a suas frequências fundamental e dominante são as mais baixas das três espécies com 1571,92 Hz e 2971,58 – 3229,98 Hz, respectivamente. Além disso, apresenta

o comprimento do canto maior (189 – 218 ms) que as outras espécies (*L. sp*: 33 – 45 ms; *L. sp3*: 33 – 36 ms), e o canto é não – pulsionado.

d. Município de Paranapiacaba (SP):- Na cidade de Paranapiacaba (SP) ocorrem duas espécies simpátricas de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, onde uma delas é exclusiva em áreas florestais (*L. sp*) e a outra pode ocorrer em áreas florestais/e ou abertas (*L. aff marmoratus*). As duas se diferem principalmente na frequência dominante e no comprimento do canto, onde a primeira possui entre 4220,50 – 4565,03 Hz e 183 – 233 ms, e a segunda entre 4780,37 - 4952,63 Hz e 28 – 33 ms. Com relação ao horário de atividade, a duas podem ser encontradas vocalizando uma próxima a outra, mas *L. aff marmoratus* apresenta um período mais longo de atividade de vocalização.

e. Região de Nova Viçosa, Serra das Flores (CE):- Duas espécies de *L.* do grupo *marmoratus* ocorrem em simpatria na região de Viçosa do Ceará, no Ceará. Elas se diferem principalmente quanto aos parâmetros acústicos, onde *L. sp* Pacoti apresenta a frequência dominante mais baixa, entre 4048,24 – 4220,50 Hz, se comparadas a *L. sp* Carnaubearas (4909,57 – 5081,83 Hz), além do comprimento do canto, a modulação de frequência e o TAC da primeira serem maiores (170-182 ms; 830 – 1071 Hz; 88- 94) que a segunda (22 - 27 ms; 339 – 340 Hz; 4 – 10 ms). Além disso, somente *L. sp* Pacoti apresenta o canto pulsionado.

f. Brasília (DF):- No Distrito Federal, duas espécies simpátricas de *L.* do grupo *marmoratus* ocorrem em simpatria no CIAB (Centro de Instrução e Adestramento da Marinha). Elas se diferem principalmente em função da reprodução, onde *L. martinezi* se reproduz em campos úmidos, ocorrendo em locais inundáveis, durante o período e chuvas (outubro-março), apresentando girinos aquáticos enquanto que *L. sp* (Uberlândia) utiliza ambientes de terra firme (principalmente locais com capim *Brachiaria*), reproduzindo através de

girinos endotróficos. Com relação aos parâmetros de canto, divergem principalmente com relação aos pulsos, onde *L. sp* (Uberlândia) apresenta o canto pulsionado, enquanto que *L. martinezi* não.

Aparentemente, a existência de cantos pulsionados e cantos não-pulsionados, não é relacionada a formação de grupos de populações, como observado em espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Bilate et al., 2006). No presente trabalho, não há evidência da relação entre uso do espaço e o canto ser pulsionado ou não e, provavelmente, a maioria dos parâmetros acústicos nos grupos de espécies seja explicado mais pela filogenia, do que por qualquer outro parâmetro (Bosch & De La Riva, 2004). Entretanto, as diferenças observadas entre as espécies simpátricas de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* podem ter resultado da coevolução (ajuste para derivar o canto e partilhar o espaço sonoro), mesmo que parte da taxocenose tenha origem em alopatria (história complexa de vicariância e, posteriormente, invasão).

Segundo Duellman & Trueb (1986), diante de um repertório vocal limitado é esperado que convergência entre cantos de anúncio ocorram normalmente, onde similaridades de cantos ocorrem em espécies de anuros não-relacionadas e distantes geograficamente, como algumas espécies dos gêneros *Odontophrynus* (América do Sul), *Notaden* (Austrália) e *Scaphiopus* (América do Norte), na qual produzem cantos estruturalmente similares enquanto flutuam na superfície da água.

2. Comparações dos parâmetros acústicos entre espécies alopátricas

As únicas populações que apresentaram três parâmetros de canto similares foram *L. sp* Cacoal e *L. sp2* Rio Branco apresentara os parâmetros “frequência dominante”,

“comprimento do canto” e “número de pulsos” similares, embora estejam distantes cerca de 600 km e isoladas geograficamente pelo Rio Amazonas.

Diversas espécies (ou populações) alopátricas apresentaram pelo menos dois parâmetros do canto similares (frequência dominante e comprimento do canto), como *L. sp1* Rio Branco e *L. sp* Paranapiacaba; *L. aff. hylaedactylus* e *L. sp* Camaragibe; *L. andreae* Peixe-Boi e *L. sp* Carnaubeiras e; *L. andreae* e *L. aff. marmoratus*. Entretanto, o exemplo mais interessante foi constatado por Angulo (2004): o par de espécies *Leptodactylus heyeri* e *L. coca* (= *Adenomera* “Chapare”) apresenta cantos similares nos padrões temporal e espectral, com sobreposição para a maioria dos parâmetros analisados. Contudo, *L. heyeri* é encontrada na Guiana Francesa, ocorrendo somente em ambientes de florestas primárias, entre elevações de 65 – 120 m, contrariamente a *L. coca* que é conhecida somente para regiões cacauceiras da região de Chapare, Bolívia. Esta duas espécies ocupam diferentes habitats e áreas geográficas, sem nenhuma evidência de contato (total alopatria).

3. Tipos de cantos e associação com habitat

Não foi obtida diferença significativa entre os grupos dentro das três escalas ecológicas estudadas (ecorregiões, macrohabitats e microhabitats). Considerando os parâmetros de canto estudados para as populações de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, as populações não foram separadas pelos grupos. Para esse grupo de espécies, não há um padrão de canto de “área aberta”, diferente do padrão “área fechada”, como hipotetizado. Entretanto, certos pares de espécies mostram diferenças importantes.

Heyer (1977) sugere que *L. andreae* e *L. hylaedactylus* sejam espécies ecologicamente segregadas. Enquanto que a primeira é uma habitante florestal diurno, *L. hylaedactylus* se comporta ao contrário, vocalizando durante o dia e, vivendo em formações

abertas. As duas espécies observadas na Reserva Ducke (*L. andreae* Reserva Ducke e *L. hylaedactylus* Reserva Ducke) e na cidade de Manaus (*L. hylaedactylus* Manaus) são as mesmas descritas em outros trabalhos (Zimmerman & Bogart, 1984; Schneider et al. 1988) e também confirmam esta diferenciação no tipo de ambiente e também em parâmetros acústicos.

Angulo et al. (2003) comenta que são encontradas quatro espécies em simpatria de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* para uma localidade da Amazônia Peruana (Tambopata). Duas delas (florestais I e II) foram ouvidas no final da tarde, durante toda a noite e inclusive no amanhecer, ocorrendo exclusivamente em florestas primárias ou secundárias, com solos pobremente drenados que são facilmente inundados (habitat de florestas úmidas). A espécie descrita como florestal III foi ouvida no final da tarde e ao entardecer, em ambientes mais abertos (menos florestados que I e II), com solos arenosos, onde ocorria uma boa drenagem. Já *L. hylaedactylus* ocorria em clareiras, locais antropizados, próximos a habitações humanas, com machos vocalizando principalmente ao entardecer e amanhecer, mas também durante a noite, um padrão semelhante com o observado para *L. aff hylaedactylus* Rio Branco (Kokubum & Sousa, 2008), *L. hylaedactylus* (Reserva Ducke e Manaus) e *L. andreae* Peixe-Boi (Kokubum et al., em prep.).

Os parâmetros temporais do canto de algumas espécies de anuros de áreas florestais diferem dos parâmetros de espécies de áreas abertas. Diversas espécies de anuros de floresta caracteristicamente demonstraram um ou mais dos seguintes parâmetros temporais do canto: taxas baixas de canto; intervalos esporádicos de canto; cantos somente foram produzidos em poucas noites do período de estudo. O reduzido tempo de canto da maioria das espécies florestais é contrastante com a alta continuidade (mais do que um canto por

minuto) das taxas sobre diversos meses para maioria de todas as 23 espécies de área aberta em Manaus (Hödl, 1977; Zimmerman, 1983; Zimmerman & Bogart, 1984). Isso não foi observado neste estudo.

Diversas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* apresentam atividade de vocalização durante todo o dia, e na maioria delas, sempre são espécies de áreas abertas (e.g. *L. sp* Uberlândia; *L. aff hylaedactylus* Rio Branco (AC), *L. diptyx* Corumbá, (MS), *L. martinezi* Brasília (DF)), embora existam caso onde espécies florestais (e.g. *Leptodactylus andreae*) possam ser ouvidos, durante o dia, quando vocalizam em períodos de chuva.

4. Relação entre fatores ambientais e parâmetros acústicos

Neste trabalho foram observadas espécies que apresentam cantos pulsionados e outras não. Parece não haver nenhuma relação entre tipo de ambiente vs canto pulsionado ou não e esta ausência de padrão pode ser observada, também, em espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Bilate et al., 2006), na qual o autor comenta sobre a existência de dois grupos de espécies, onde um apresenta cantos pulsionados e outro não, evidenciando não haver nenhum tipo de relação entre esses cantos e o ambiente. É possível que essa diferença seja efeito da distância geográfica (e histórica), não necessariamente uma resposta adaptativa à diferença na densidade da vegetação, ou outra característica do ambiente.

5. Outros tipos de cantos

Sem sombras de dúvida, a função primária da vocalização em anfíbios anuros é no reconhecimento de espécies, na qual fêmeas são capazes de reconhecer machos coespecíficos (Greer & Wells, 1981), embora, em muitas espécies, as complexidades do

canto possa estar associadas a outras informações, como a competição macho-macho por acasalamentos e por territórios (Wells, 1977a; Gerhardt & Huber, 2002). Isto é observado em diversas espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Martins, 1988; Rossa-Feres et al., 1999; Bilate et al., 2006; Kokubum et al., submetido) e *marmoratus* (Kokubum & Giaretta, 2005; Angulo, 2004; Almeida & Angulo, 2006).

Cantos agressivos ou territoriais estão fortemente associados com a proteção de locais próprios para a reprodução e conseqüentemente na atração de fêmeas. Em diversas espécies, o local a ser protegido pode ser uma folha sobre uma poça temporária (e.g. Phyllomedusidae), um panela construída pelos próprio macho (e. g. Hylidae) e no caso de espécies, na qual os machos constroem câmaras subterrâneas – espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* e *marmoratus*, este tipo de canto tem como função a proteção de um local propício para a reprodução, selecionado pelas fêmeas e conseqüentemente um local que pode ser utilizado como abrigo diurno (Rossa-Feres et al., 1999; Freitas et al., 2001)

Apenas os cantos agressivos de poucas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* estão descritos (Kokubum & Giaretta, 2005; Angulo, 2004; Almeida & Angulo, 2006) salientando a falta de informações básicas sobre as possíveis utilizações/significados destes cantos nos contextos ecológicos/comportamentais destas espécies.

Os diversos cantos agressivos observados neste trabalho se assemelham aos encontrados na literatura com espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (Angulo, 2004; Kokubum & Giaretta, 2005; Almeida & Angulo, 2006) e *Leptodactylus* do grupo *fuscus* (Bilate et al., 2006; Kokubum et al., submetido), onde existem diferenças distintas entre os parâmetros acústicos destes cantos com os cantos de anúncio, como o comprimento do canto, baixa intensidade, número de pulsos e cantos por minuto.

Embora não tenham sido observados outros tipos de cantos, além dos cantos de anúncio e territorial, é conhecido que espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* (citado em Kokubum & Giaretta, 2005, mas não registrado) e do grupo *fuscus* (Kokubum et al., submetido) apresentem cantos de corte, utilizados durante o cortejo do macho com a fêmea durante a condução até a câmara subterrânea. Desta forma é esperado que, em espécies de *Leptodactylus* em que os machos conduzem as fêmeas para uma câmara subterrânea, esses machos possam apresentar este tipo de vocalização. Este canto poderia “demonstrar” a qualidade do parceiro, além de auxiliar na condução da fêmea pelo macho, durante o percurso até a câmara subterrânea.

6. Taxonomia

Embora a riqueza atual de espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* seja de 12 espécies (sensu Frost, 2007; Kwet, 2007; Angulo & Reichle, 2008), é esperada uma diversidade muito maior e diante do grande número de espécies descritas e re-descritas ou sinonimizadas nos últimos anos (Kwet & Angulo, 2002; Almeida & Angulo, 2006; Boistel et al., 2006; Kwet, 2007; Angulo & Reichle, 2008), espera-se que esta riqueza aumente significativamente.

No presente trabalho, observa-se a presença de pelo menos 11 espécies ainda não descritas para o grupo *marmoratus* (*Leptodactylus*), das quais quatro são encontradas na Floresta Amazônica (*L. sp1* Rio Branco e *L. sp2* Rio Branco; *L. aff hylaedactylus* Rio Branco, no Acre e *L. aff andreae*, Manaus, Amazonas), cinco na Mata Atlântica (*L. sp* Paranapiacaba, *L. sp* Itapema, *L. sp2* Morretes e *L. sp3* Morretes e *L. sp* Salvador) e dois no Cerrado (*L. sp* Uberlândia e *L. sp* Itatiba). Além disso, este trabalho descreve, pela primeira

vez, baseado em espécimes da localidade-tipo, os cantos de anúncio de *L. andreae* e *L. bokermanni* (Tabela 2).

Leptodactylus andreae (na descrição original como *Adenomera andreae*) foi descrita para Peixe-Boi (PA) por Muller, 1932. Neste trabalho, em Peixe-Boi e Belém, machos foram ouvidos vocalizando em Florestas, bordas de mata e áreas abertas (inclusive jardins), um padrão diferente ao que era considerado até o presente momento (espécie exclusive de Floresta) por outros autores (Heyer, 1973; Zimmerman & Bogart, 1984. Schneider et al., 1984).

Cantos de *L. andreae* foram descritos inicialmente por Zimmerman & Bogart (1984) e Boistel *et al.* (2006). Márquez *et al.* (1995) descreveu o canto de uma população designada como *Adenomera* (= *Leptodactylus*) *andreae*; que foi, no entanto mais tarde, re-designada como *Adenomera* (= *Leptodactylus*) *diptyx* (De la Riva *et al.*, 2000). Angulo & Icochea (2003) descreveram o canto de uma população que eles referiram como *Adenomera* cf. *andreae*, embora eles deixassem claro que esta espécie seria distinta e três espécies associadas a florestas foram identificadas na Bacia amazônica peruana por Angulo *et al.* (2003).

Os cantos registrados para populações de Manaus, Amazonas, Brasil (Zimmerman & Bogart, 1984; este trabalho) diferem daqueles registrados para *L. andreae* nos seguintes parâmetros acústicos: longo comprimento do canto (60–100 ms), baixa call rate (48,99–144,65 cantos/min), baixa frequência fundamental (2190–2230 Hz), e baixa frequência dominante (4100–4430 Hz). Os espectrogramas dos cantos no trabalho de Zimmerman & Bogart (1984), no entanto, somente mostram uma frequência entre 3500–5000 Hz, indicando a possibilidade de que pelo menos alguns cantos do Amazonas não devem ter uma frequência fundamental baixa.

Os cantos registrados por Boistel *et al.* (2006) como pertencendo a *Adenomera* (= *Leptodactylus*) *andreae* da Guiana Francesa diferem daqueles do presente estudo nos seguintes parâmetros: relativo longo comprimento do canto (44,5–85,7 ms), baixa “call rate” (67,8 cantos/min; convertido de Boistel *et al.*, 2006), baixa frequência fundamental (2316–2692 Hz) e a presença acima de sete (7) frequências harmonicamente relacionadas. Estas diferenças sugerem que a população registrada por Boistel *et al.* (2006) deve ser uma outra espécie de *L.* do grupo *marmoratus*.

Os cantos registrados em Angulo & Icochea (2003) referem-se a populações florestais próximas ao Rio Camisea, Peru, na Bacia amazônica. Enquanto estes cantos têm maiores sobreposições com *L. andreae* no comprimento do canto (21,2–37,7 ms), TAC (1,6–14,8 ms) e outras frequências (6663,7–7304,6 Hz), eles diferem pela baixa taxa de cantos (30–78 cantos/min) e a baixa frequência dominante na qual é a mesma que a fundamental (2247,7–2466,5 Hz). Estas diferenças podem separá-las como espécies.

Angulo *et al.* (2003) registraram três tipos de cantos associados a espécies florestais para *Adenomera* (= *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*) na área do Rio Tambopata, Peru, outra região da Bacia Amazônica. As espécies “Forest Call I” e “II” apresentaram magnitude longa, com a “call rate” muito baixa, muitos pulsos por canto e baixa frequência fundamental que *L. andreae*, e são consideradas diferentes de *L. andreae*. A espécie “Forest Call III”, por outro lado, tem um canto curto, relativa baixa call rate (48 – 60 cantos/min), mas com a frequência fundamental que oscila entre 2208–2679,5 Hz. Em adição, a espécie “Forest Call III” tem uma intensa frequência fundamental entre 2500 Hz; em *L. andreae* esta frequência está em torno 2820–3046 Hz ou uma banda de frequência em 4091 Hz. Estas diferenças suportam que a espécie “Forest Call III” é uma espécie distinta de *L. andreae*. O canto que mais lembra o da espécie de *L. aff andreae* Manaus (este trabalho) e

L. andreae (= *A. andreae*) (Zimmerman & Bogart, 1984) é a espécie de *Leptodactylus* “Forest Call III” (Angulo et al., 2003).

Segundo a descrição de *Leptodactylus bokermanni* (= *Adenomera bokermanni*), Heyer (1973) incluiu espécimes de localidades do Paraná, São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro na série-tipo, sendo que o holótipo é proveniente de Paranaguá (PR). Neste trabalho, o autor cita diferenças morfológicas entre as populações do Paraná e os outros Estados, comentando apenas se tratarem de variações intraespecíficas. Em trabalhos posteriores, Heyer (1977) e Heyer & Maxson (1982) comentam sobre a possibilidade dessa espécie ser um grupo de pelo menos duas espécies.

O trabalho atual apresenta a presença de pelo menos quatro espécies para a região de Morretes e Paranaguá (ambas as localidades no Paraná) (Tabela 2), sendo que três ocorrem no município de Morretes (*L. sp*; *L. sp2* e *L. sp3*) e uma em Paranaguá (considerada neste trabalho como *L. bokermanni*). Embora se tenha apenas um indivíduo registrado para as espécies *L. sp2* e *L. sp3*, a variação dos parâmetros acústicos permite separar estas duas espécies das demais destas localidades. *L. bokermanni* apresenta semelhanças com a espécie descrita por Kwet (2007) como *Adenomera* (= *Leptodactylus*) sp. 1, mas difere na taxa de cantos por minuto.

Além disso, análises dos cantos de espécimes provenientes dos municípios de Itatiba, Botucatu e Itapeva (SP), localidades próximas aos locais da descrição original de *L. bokermanni* (Campos do Jordão e Limeira, SP) confirmam que, na realidade, as populações consideradas para São Paulo não correspondem a *L. bokermanni*, e sim, a uma nova espécie (Kokubum, em prep.).

Dados de ecologia reprodutiva, como ambientes utilizados pelos machos vocalizantes e morfologia dos girinos, descritos por Heyer (1973) para *L. bokermanni*

(Campos do Jordão, São Paulo), também corroboram esta afirmação, uma vez que machos observados em Paranaguá não poderiam apresentar girinos endotróficos, pois os locais que vocalizam são de “terra firme”, ao contrário da nova espécie de São Paulo, que sempre está vocalizando próximo a ambientes alagáveis, juntamente com outras espécies com girinos exotróficos (*Leptodactylus fuscus* e *Physalemus cuvieri*).

Desta forma, pode-se dizer que *L. bokermanni*, na realidade é um conjunto de espécies, com pelo menos mais quatro espécies, das quais três estão presentes no estado do Paraná e uma no estado de São Paulo.

Leptodactylus diptyx foi revalidada por De La Riva (1996) e ocorre no Chaco da Bolívia, Paraguai e norte da Argentina (Lavilla & Cei, 2001; Zaracho et al., 2005). Os cantos deste estudo para *L. diptyx* (Corumbá) se assemelham ao canto descrito por Márquez et al. (1995) quanto à frequência dominante e o número de cantos por minuto; o comprimento do canto se diferencia um pouco, na qual *L. diptyx* (Marquéz et al., 1995) apresenta entre 56-88 ms e *L. diptyx* (este trabalho) entre 45 – 56 ms. De acordo com Marquéz et al. (1995), o canto não tem pulsos. Segundo Angulo et al. (2003), após um dos autores revisar os cantos de *L. diptyx* dos arquivos originais de Márquez et al. (1995), encontrou que, na verdade estes cantos são pulsionados, o que se assemelha com a população descrita para o Pantanal (este trabalho).

Leptodactylus hylaedactylus (= *Adenomera hylaedactyla*) apresenta a localidade-tipo confusa (“de Napo ou Upper Marañon” Rive Peru (Cope, 1868). Angulo et al. (2004) descreveram o canto para uma localidade no Peru (Tambopata) e pela proximidade com a localidade-tipo, aqueles autores consideraram aquele canto representante da espécie.

Baseado nos parâmetros acústicos (frequência fundamental e dominante; comprimento do canto e número de pulsos), o canto descrito neste trabalho (*L. aff*

hylaedactylus Reserva Ducke) é o mesmo descrito por Schneider et al. (1988), que comparado ao trabalho de Angulo et al. (2003), corresponde o mesmo descrito para *L. hylaedactylus* de Tambopata (Peru). Os parâmetros do canto de *L. hylaedactylus* (Angulo et al., 2003) se assemelham aos de Márquez et al. (1995), com exceção da taxa de cantos (call rate) que na maioria dos casos é mais alta em Tambopata e também com a presença de pulsos. Também existe uma similaridade com *L. hylaedactylus* (= *A. hylaedactyla*) com a população de Manaus (Schneider et al., 1988) com relação à presença de cantos pulsionados.

A localidade-tipo de *Leptodactylus marmoratus* é Brasil (“Brasilien”; Steindachner, 1867). Bokermann (1966b) e Heyer (1973) consideram que a localidade-tipo desta espécie seja o Rio de Janeiro, baseado no relato de expedições passadas (citado em Kwet, 2007). No entanto, diversas localidades foram visitadas durante estas expedições e hoje se sabe que cantos registrados em diferentes localidades do Rio de Janeiro apresentam pelo menos duas espécies distintas (Pombal Jr., com. pess.).

As populações descritas neste trabalho para São Paulo (*L. aff marmoratus* Caraguatatuba e *L. aff marmoratus* Paranapiacaba) se diferenciam das populações descritas em trabalhos para o Rio de Janeiro, na Tijuca (Heyer, 1973 em Straughan & Heyer, 1976), e São Paulo, em Paranapiacaba (Barrio, 1965), e Ubatuba (Haddad et al., 2005) principalmente com relação ao comprimento do canto, onde as duas espécies apresentam comprimentos do canto entre 28-33 e 40-66 ms, enquanto que nas outras populações o canto é superior a 90 ms. Com relação ao comprimento do canto, *L. aff* Caraguatatuba apresenta proximidade com a espécie de Boracéia, São Paulo (Heyer et al., 1990), mas sem sobreposição na frequência dominante. Tais diferenças podem ser em função de variação

geográfica, do número de cantos amostrados, diferenças nos equipamentos de gravação e/ou na análise dos cantos.

Comparando os dados deste trabalho com a literatura, para o Sul do Brasil (Kwet, 2007) podem-se observar semelhanças entre as espécies *Leptodactylus* sp de Itapema (este trabalho) com *Leptodactylus* (= *Adenomera*) sp. 1 de Santo Amaro da Imperatriz, Santa Catarina; *L.* sp Blumenau com *Leptodactylus nanus* (= *Adenomera nana*), e; *L.* sp2 Morretes e *Leptodactylus* (= *Adenomera* sp. 3) em relação aos comprimento do canto e da frequência dominante. Já as espécies descritas neste trabalho: *L.* sp Morretes, *L.* sp3 Morretes e *L. bokermanni* não apresentam semelhanças com o canto de nenhuma das espécies do Sul e Sudeste do Brasil, podendo ser considerados cantos distintos.

Até pouco tempo atrás se acreditava que *Leptodactylus marmoratus* seria uma única espécie, amplamente distribuída na sua área de ocorrência (toda a Mata Atlântica, desde o Nordeste ao Sul do Brasil) (Heyer, 1973). Hoje, observa-se que diversas espécies ocorrem nesta zona de distribuição, nos Estado do Espírito Santo (*L. thomei* Almeida & Angulo, 2006); Rio Grande do Sul (*L. araucarius* Kwet & Angulo, 2002), além de espécies que ainda não foram descritas para os Estados de São Paulo (*L.* sp Paranapiacaba, P. Garcia, com. pess.; este trabalho), Santa Catarina (*L.* sp Itapema, Kwet, 2007; este trabalho) e Bahia (*L.* sp Salvador, Kokubum & Napoli, em prep.).

7. Conservação

A descoberta de novas espécies em grupos considerados crípticos (Heyer, 1973) tem fortes implicações para a conservação, no que diz respeito ao declínio de populações de anfíbios, um fenômeno que vem ocorrendo principalmente nas últimas décadas (Blaustein, 1994; Blaustein & Wake, 1990; Wake, 1991), o qual não se sabe, realmente, a causa (Lips,

1998). Neste trabalho, os indícios revelaram um número alto de espécies novas (pelo menos 11) e se observarmos a riqueza atual do grupo, podemos perceber que muita ainda a ser pesquisado e descoberto.

Além das ferramentas (e.g. morfologia e canto) normalmente utilizadas para a descrição de novas espécies, análises a partir de dados moleculares podem revelar altas diversidades em determinados clados (Fouquet et al., 2007), sendo que, em alguns casos, as taxas de divergência em espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* podem ser de 10% e 12% em 12SrRNA e 16S rRNA, respectivamente (Angulo, 2004). Desta maneira, informações acústicas e moleculares poderiam definir similarmente as espécies.

Casos assim são observados em espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* e do grupo *fuscus* que ocorrem em áreas amplamente distribuídas, como *Leptodactylus andreae* (Amazônia), *L. hylaedactylus* (Amazônia e Cerrado) e *L. marmoratus* (Mata Atlântica) que, até pouco tempo eram consideradas únicas nos seus biomas (Heyer, 1973; Heyer, 1978). A partir de novas informações, como novas revisões morfológicas, estudos básicos de história natural, análises de parâmetros acústicos e mais recentemente, dados moleculares (De La Riva, 1996; Wynn & Heyer, 2001; Kokubum & Giaretta, 2005; Almeida & Angulo, 2006; Camargo et al., 2006) tem revelado, em muitos casos, novos táxons e assim, o aumento da riqueza de espécies em determinadas regiões.

Assim, novos táxons foram recentemente descritos para a Amazônia (Boistel et al., 2006; Angulo & Reichle, 2008) e Mata Atlântica (Kwet & Angulo, 2002; Almeida & Angulo, 2006), além daquelas espécies consideradas novas (Angulo et al., 2003; Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Souza, 2008; este estudo). Aqui, diferentes espécies foram encontradas em simpatria na Amazônia (Rio Branco, Acre) e Mata Atlântica (Morretes, Paraná), evidenciando que, mesmo em locais já conhecidos, muito ainda há de ser feito.

Embora muitas espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* ocorram em áreas abertas, inclusive ambientes antropizados (e.g *L. sp* Uberlândia), alguns são exclusivamente florestais, como as espécies amazônicas *L. heyeri* e *L. lutzi* e as espécies da Mata Atlântica *L. sp2* Morretes e *L. sp3* Morretes. Desta forma, para a conservação, torna-se primordial o reconhecimento e identificação das espécies e seus ambientes, pois a destruição de habitat acelerada pode levar a extinção (Angulo, 2002; Angulo et al., 2003).

VI. Referências bibliográficas

- Angulo, A. & S. Reichle, 2008. Acoustic signal, species diagnosis, and species concepts: the case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, anura, Leptodactylidae) from the Chapare region, Bolivia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152: 59–77.
- Angulo, A. & J. Icochea. 2003. *Adenomera* cf. *andreae* (NCN). Vocalization. *Herpetological Review*, 34: 48–49.
- Angulo, A., R. B. Cocroft & S. Reichle. 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Peru. *Herpetologica*, 59: 490–504.
- Angulo, A. 2004. The evolution of acoustic communication system in members of the genus *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae): A comparative approach. Tese de Doutorado. 232 p., Universidade de Toronto, Canadá.
- Angulo, A. 2002. Anfíbios y paradojas: Perspectivas sobre la diversidad y las poblaciones de anfíbios. *Ecología Aplicada*, 1: 105-109.
- Almeida, A. P. & A. Angulo. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the state of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. *Zootaxa*, 1334: 1–25.
- Barrio, A. 1965. Afinidades del canto nupcial de las especies cavícolas del género *Leptodactylus* (Anura-Leptodactylidae). *Physis*, 25: 401–410.
- Billate, M.; H. Wogel; L. N. Weber & P. A. Abrunhosa, 2006. Vocalizações e girinos de *Leptodactylus spixi* Heyer, 1983 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 64(3): 235–245.
- Blaustein, A. R. 1994. Chicken little or Neros'iddle? A perspective on declining amphibian

- populations. *Herpetologia*, 50: 85–97.
- Blaustein, A. R. & D. B. Wake, 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 203–204.
- Boersma, P. & D. Weenink, 2007. Praat: doing phonetics by computer (Version 4.6.36) [Computer program]. Acessado em 5 de novembro de 2007, da página: <http://www.praat.org/>
- Boistel, R., J.-C. de Massary & A. Angulo. 2006. Description of a new species of the genus *Adenomera* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from French Guiana. *Acta Herpetologica*, 1: 1–14.
- Bosch, J. & I. De La Riva, 2004. Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 880–888.
- Bokermann, W. C. A. 1966a. Dos nuevas especies de *Physalaemus* de Espiritu Santo, Brasil (Amphibia, Leptodactylidae). *Physis*, 26 (71): 193-202.
- Bokermann, W. C. A. 1966b. Lista anotada das localidades de anfíbios brasileiros. Edusp, São Paulo, 183 pp.
- Bokermann, W. C. A. 1967. Três novas especies de *Physalaemus* do sudeste brasileiro (Amphibia, Leptodactylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 27(2): 135-143.
- Camargo, A., R. O. de Sá & W. R. Heyer, 2006. Phylogenetics analysis of mtDNA sequences reveal three cryptic lineages in the widespread neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799)(Anura, Leptodactylidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 325–341.
- Cocroft, R. B. & M. J. Ryan. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49: 282–303.

- De la Riva, I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay Basin. *Journal of Herpetology*, 30: 556–558.
- De La Riva, I., J. Köhler, S. Lötters & S. Reichle, 2000. Ten years of research on Bolivian amphibians: update checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. *Revista Española de Herpetología*, 14: 19–164.
- Duellman, W. E. & R. A. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 1983: 639–649.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill Book Co., New York. 670 pp.
- DSP Development Corporation. 1998. *DADiSP*. Cambridge, Massachusetts.
- Frost, D. D. 2007. Amphibian species of the world: an On-line Reference. Version 5 (1 de fevereiro de 2007). – Eletronic Database acessível at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Fouquet, A., A. Gilles, M. Vences, C. Marty, M. Blanc & N. J. Gemmeli, 2007. Underestimation of species richness in Neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS ONE*, 10: 1–10.
- Gerhardt, H. C. & F. Huber, 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans. Common problems and diverse solutions*. The University of Chicago Press, Chicago, 530 pp.
- Greer, B. J. & K. D. Wells, 1981. Territorial and reproductive behaviour of the tropical American frog (*Centrolenella fleishmanni*). *Herpetologica*, 36: 318–326.
- Gridi-Papp, M. 2007. Sound Ruler Acoustic Analysis, version 0.9.6.0. Disponível em <http://soundruler.sourceforge.net>. (10 Maio de 2007)

- Haddad, C. F. B. & J. P. Pombal, Jr. 1998. Redescription of *Physalaemus spiniger* (Anura, Leptodactylidae) and description of two new reproductive modes. *Journal of Herpetology*, 32(4): 557-565.
- Haddad, C. F. B., J. G. R. Giovanelli, L. O. M. Giasson & L. F. Toledo, 2005. Guia sonora dos anfibios anuros da Mata Atlântica. – Biota, FAPESP. CD com livro encarte.
- Heyer, W. R. 1973. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science, Natural History Museum, Los Angeles County*, 251: 1–50.
- Heyer, W. R. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions to Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 252: 1–46.
- Heyer, W. R. 1977. A discriminant function analysis of the frogs of the genus *Adenomera* (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 89: 581–592.
- Heyer, W. R. 1978. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions to Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 29: 1-85.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. Cruz, O. L. Peixoto & C. E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, 31: 231–410.
- Heyer, W. R. & L. Maxson, 1982. Leptodactylid frogs and the Brazilian Shield: an old and continuing adaptive relationship. *Biotropica*, 14(1): 10–15.
- Hödl, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. *Oecologia*, 28: 351–363.

- Heyer, W. R., J. M. García-Lopez & A. J. Cardoso, 1996. Advertisement call variation in the *Leptodactylus mystaceus* species complex (Amphibia: Leptodactylidae) with a description of a new species. *Amphibia-Reptilia*, 17: 7-31.
- Kok, P. J. R., M. N. C. Kokubum, R. D. MacCulloch & Lathrop, A. 2007. Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura: Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior. *Phyllomedusa*, 6(1): 45–60.
- Kokubum, M. N. C. & A. A. Giaretta, 2005. Reproductive ecology and behavior of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematics implications. *Journal of Natural History* 39: 1745–1758.
- Kokubum, M. N. C. & M. B. Sousa, 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* from North of Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 3(1): 15-21.
- Kokubum, M. N. C.; N. M. Maciel; R. H. Matsushita, A. Queirós Júnior & A. Sebben (submetido). Reproductive biology of *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*.
- Kokubum, M. N. C.; A. Angulo & P. J. R. Kok. em prep. A redescription of *Leptodactylus andreae* (Anura, Leptodactylidae), with description on its advertisement call.
- Kwet, A. & A. Angulo. 2002. A new species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) from the Araucaria forest of Rio Grande do Sul (Brazil), with comments on the systematic status of southern populations of the genus. *Alytes*, 20: 28–43.
- Kwet, A. 2007. Bioacoustic variation in the genus *Adenomera* in southern Brazil, with revalidation of *Leptodactylus nanus* Muller, 1922 (Anura, Leptodactylidae). *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe*, 83(2007): 56–68.

- Lavilla, E. O. & J. M. Cei, 2001. Amphibians of Argentina. A second update. Monographies Museu Regionale Science Naturale Torino, 159 pp.
- Lips, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*, 12: 106–117.
- Littlejohn, M. J. 1977. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. In: Taylor, D. H. & S. Gutman (Eds.). *The Reproductive Biology of Anurans*. New York: Plenum Press, 263–294.
- MacCune, B. & J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Designs, Oregon. Pp. 300.
- Marquez, R., I. De la Riva & J. Bosch. 1995. Advertisement calls of Bolivian Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *Journal of Zoology* 237: 313–336.
- Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 48: 969–977.
- Martins, M. & C. F. B. Haddad, 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog *Hyla faber* Wied (Amphibia, Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, 9: 49–60.
- Rand, A. S. 1988. An overview of anuran communication. Pp. 415-431. In: Frittsch, B. M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington & W. Walkowiak (ed.). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley and Sons, New York.
- Rossa-Feres, D. C.; M. Menin & T. J. Izzo., 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia*, 87: 93– 100.
- Sá, R. de, W. R. Heyer & A. Camargo. 2005. A phylogenetic analysis of *Vanzolinius* Heyer, 1974 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae): Taxonomic and life history implications. *Arquivos do Museu de Nacional, Rio de Janeiro*, 63(4): 707-726.

- Schlüter, A. 1980. Bio-akustische untersuchungen an leptodactyliden in einem begrenzten gebiet des tropischen regenwaldes von Peru. *Salamandra*, 16: 227–247.
- Schneider, H., G. Joermann & W. Hödl. 1988. Calling and antiphonal calling in four neotropical anuran species of the family Leptodactylidae. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, 92: 77–103.
- Straughan, I. R. & W. R. Heyer, 1976. A functional analysis of the mating calls of the neotropical frog genera of the *Leptodactylus* complex (Amphibia, Leptodactylidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 29 (23): 221-245.
- Syntrillium Software Corporation. 2002. Cool Edit Pro version 2.
- Wells, K. D. 1977a. The courtship of frog. In: Taylor, D. H. & Guttman, S. I. – *Reproductive biology of Amphibians*, New York, Plenum Press. Pp. 233 - 262.
- Zimmerman, B. L. 1983. A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in the Central Amazon. *Herpetologica*, 39(3): 235-246.
- Zimmerman, B. L. & J. P. Bogart. 1984. Vocalizations of primary forest frog species in the Central Amazon. *Acta amazonica*, 14: 473–519.
- Wake, D. B. 1991. Declining amphibian populations. *Science*, 253: 860.
- Wells, K. D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior*, 25: 666-693.
- Wells, K. D. 1988. The effects of social interactions on anurans vocal behaviour. *In*: FRITZSCH, B.; RYAN, M. J. *et al.* eds. *The evolution of the amphibian auditory system*. New York, John Wiley. Pp.433-454.
- Wynn, A. & W. R. Heyer, 2001. Do geographically widespread species of tropical amphibians exist? An estimate of genetic relatedness within the neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Tropical Zoology*, 14: 255–285.

Conclusões gerais

1. O conhecimento da ecologia básica de mais quatro espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* auxilia no reconhecimento dos padrões evolutivos das espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus* e em grupos próximos, como o grupo *fuscus*. Com o acesso de filogenias, estes caracteres ecológicos/comportamentais podem ser mapeados;
2. Os comportamentos de construção da câmara subterrânea, construção de um ninho de espuma e condução da fêmea pelo macho para esta câmara subterrânea em espécies de *L.* do grupo *marmoratus* revelam semelhanças com aqueles observados em espécies de *L.* do grupo *fuscus*;
3. Características morfológicas dos girinos, principalmente, aparato bucal revelaram que dentro de *L.* do grupo *marmoratus* existem espécies que possuem características semelhantes a espécies deste mesmo grupo (girinos endotróficos) e outras semelhantes às espécies de *L.* do grupo *fuscus* (girinos exotróficos);
4. Assim como descrito para a morfologia bucal, aspectos reprodutivos (fecundidade e diâmetro dos ovos) das espécies de *L.* do grupo *marmoratus* revelaram que existem espécies (*L. diptyx*) na qual a fecundidade se assemelha as espécies de *L.* do grupo *fuscus*, outras a um padrão do próprio grupo *marmoratus* e outra ainda (*L. martinezi*) com um padrão intermediário, com poucos ovos e pequeno diâmetro dos ovos;
5. As espécies estudadas neste trabalho, associadas a ambientes aquáticos, apresentaram girinos exotróficos, enquanto que espécies que vivem em ambientes de “terra firme” apresentam girinos endotróficos. Da mesma forma, a fecundidade e

o número de ovos podem variar dentro do grupo de *L. marmoratus*, com espécies aquáticas geralmente apresentando ovos com diâmetro maiores e em maior número, similares ao padrão encontrado em outras espécies de *Leptodactylus* relacionadas: *L.* do grupo *fuscus* e *L. lineatus* e, espécies com poucos ovos e ovos com diâmetro grande;

6. O número de cantos descritos neste trabalho não corresponde à diversidade de espécies deste grupo, demonstrando que novas espécies necessitam ser reconhecidas pela ciência;
7. Baseado em espécimes coletados e gravados nas localidades-tipo (Paranaguá, Paraná e Peixe-boi, Pará), e em outras localidades nos estados de São Paulo, Paraná e Santa Catarina, novas espécies dever-se-ão ser descritas ou re-descritas;
8. Diversas espécies que eram reconhecidas como “espécies de ampla distribuição” podem se tratar de mais de uma espécie, como é o caso de *L. marmoratus* na Mata Atlântica, *L. bokermanni* no Cerrado/Mata Atlântica e *L. andreae* na Amazônia;
9. Embora em apenas algumas espécies estudadas de *L.* do grupo *marmoratus* tenha sido gravado o canto territorial, espera-se que este tipo de canto seja comum em todas as espécies do grupo, uma vez que machos deste grupo são territorialistas; cantos de corte também seriam esperados nas espécies deste grupo, pois ocorrem em outro grupo de espécies que constrói câmaras subterrâneas - *Leptodactylus* do grupo *fuscus*;
10. Índices de similaridade apresentaram agrupamentos que provavelmente não revelam a relação de parentesco entre as espécies deste grupo, uma vez que espécies com girinos exotróficos apareceram entre as espécies com girinos endotróficos e vice-versa;

11. Estes índices também não revelaram similaridades entre espécies simpátricas, e este motivo provavelmente esteja relacionado com a partilha do espaço acústico entre estas espécies, através de diferenças nos parâmetros acústicos e diferenças ecológicas, como tipo de ambiente utilizado e horário de atividade do canto;
12. Além disso, populações consideradas da mesma espécie neste estudo (*L. aff hylaedactylus* Manaus e *L. aff hylaedactylus* Reserva Ducke) apresentaram índices de similaridade diferentes;
13. Logo, aspectos ecológicos/comportamentais/acústicos descrito acima, similares entre espécies de *Leptodactylus* do grupo *marmoratus*, *L.* grupo *fuscus* e *L. lineatus* sugerem a relações de parentesco entre estes “três grupos”, como corroborado, na literatura, por dados moleculares.

Apêndice 1. Resultados das análises estatísticas elaboradas no Capítulo 2

KW PACUST2

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases

Dependent variable is FDOM

Grouping variable is ECORR\$

Group	Count	Rank Sum
A	14	231.000000
C	6	96.000000
M	11	231.000000
T	4	72.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 1.471429

Probability is 0.688880 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases

Dependent variable is CCANTO

Grouping variable is ECORR\$

Group	Count	Rank Sum
A	14	246.000000
C	6	100.000000
M	11	219.000000
T	4	65.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 0.624737

Probability is 0.890747 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases

Dependent variable is MODUL

Grouping variable is ECORR\$

Group	Count	Rank Sum
A	14	316.000000
C	6	77.000000
M	11	187.000000
T	4	50.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 5.568934

Probability is 0.134573 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases

Dependent variable is TCANTO

Grouping variable is ECORR\$

Group	Count	Rank Sum
A	14	285.500000
C	6	127.500000
M	11	130.500000
T	4	86.500000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 5.823009

Probability is 0.120546 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases

Dependent variable is NPULSO

Grouping variable is ECORR\$

Group	Count	Rank Sum
A	14	307.000000
C	6	118.500000
M	11	160.500000
T	4	44.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 6.780414

Probability is 0.079236 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 28 cases

Dependent variable is TEMP

Grouping variable is ECORR\$

Group	Count	Rank Sum
A	14	227.500000
C	4	74.500000
M	10	104.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 4.168195

Probability is 0.124419 assuming Chi-square distribution with 2 df

Categorical values encountered during processing are:

MACRO\$ (4 levels)

?, a, f, t

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases

Dependent variable is FDOM

Grouping variable is MACRO\$

Group	Count	Rank Sum
?	1	30.000000
a	14	223.000000
f	13	250.000000
t	7	127.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 2.132444
Probability is 0.545377 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is CCANTO
Grouping variable is MACRO\$

Group	Count	Rank Sum
?	1	20.000000
a	14	237.500000
f	13	250.000000
t	7	122.500000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 0.385443
Probability is 0.943233 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is MODUL
Grouping variable is MACRO\$

Group	Count	Rank Sum
?	1	9.000000
a	14	239.000000
f	13	226.000000
t	7	156.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 2.157771
Probability is 0.540314 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is TCANTO
Grouping variable is MACRO\$

Group	Count	Rank Sum
?	1	10.500000
a	14	281.500000

f	13	204.000000
t	7	134.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 1.877555
 Probability is 0.598205 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
 Dependent variable is NPULSO
 Grouping variable is MACRO\$

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

?	1	11.000000
a	14	257.500000
f	13	273.500000
t	7	88.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 4.584330
 Probability is 0.204890 assuming Chi-square distribution with 3 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 28 cases
 Dependent variable is TEMP
 Grouping variable is MACRO\$

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

?	1	2.000000
a	10	165.500000
f	10	152.500000
t	7	86.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 3.558494
 Probability is 0.313254 assuming Chi-square distribution with 3 df

Categorical values encountered during processing are:
 MICRO\$ (3 levels)
 a, f, p

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
 Dependent variable is FDOM
 Grouping variable is MICRO\$

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

a	13	189.000000
f	12	225.000000
p	10	216.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 2.782088
Probability is 0.248815 assuming Chi-square distribution with 2 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is CCANTO
Grouping variable is MICRO\$

Group	Count	Rank Sum
a	13	207.500000
f	12	250.500000
p	10	172.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 1.520490
Probability is 0.467552 assuming Chi-square distribution with 2 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is MODUL
Grouping variable is MICRO\$

Group	Count	Rank Sum
a	13	210.000000
f	12	249.000000
p	10	171.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 1.363407
Probability is 0.505755 assuming Chi-square distribution with 2 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is TCANTO
Grouping variable is MICRO\$

Group	Count	Rank Sum
a	13	275.500000
f	12	169.500000
p	10	185.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 3.007078
Probability is 0.222342 assuming Chi-square distribution with 2 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is NPULSO
Grouping variable is MICRO\$

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

a	13	224.500000
f	12	262.500000
p	10	143.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 3.935350
 Probability is 0.139781 assuming Chi-square distribution with 2 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 28 cases
 Dependent variable is TEMP
 Grouping variable is MICRO\$

Group	Count	Rank Sum
a	9	164.500000
f	11	156.500000
p	8	85.000000

Kruskal-Wallis Test Statistic = 3.725292
 Probability is 0.155261 assuming Chi-square distribution with 2 df

Categorical values encountered during processing are:
 CANTO\$ (2 levels)
 N, P

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
 Dependent variable is FDOM
 Grouping variable is CANTO\$

Group	Count	Rank Sum
N	21	371.000000
P	14	259.000000

Mann-Whitney U test statistic = 140.000000
 Probability is 0.813664
 Chi-square approximation = 0.055556 with 1 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
 Dependent variable is CCANTO
 Grouping variable is CANTO\$

Group	Count	Rank Sum
N	21	348.500000
P	14	281.500000

Mann-Whitney U test statistic = 117.500000

Probability is 0.320488
Chi-square approximation = 0.986954 with 1 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is MODUL
Grouping variable is CANTOS

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

N	21	312.000000
---	----	------------

P	14	318.000000
---	----	------------

Mann-Whitney U test statistic = 81.000000

Probability is 0.026261

Chi-square approximation = 4.938776 with 1 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is TCANTO
Grouping variable is CANTOS

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

N	21	343.500000
---	----	------------

P	14	286.500000
---	----	------------

Mann-Whitney U test statistic = 112.500000

Probability is 0.244937

Chi-square approximation = 1.351951 with 1 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 35 cases
Dependent variable is NPULSO
Grouping variable is CANTOS

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

N	21	231.000000
---	----	------------

P	14	399.000000
---	----	------------

Mann-Whitney U test statistic = 0.000000

Probability is 0.000000

Chi-square approximation = 31.243079 with 1 df

Kruskal-Wallis One-Way Analysis of Variance for 28 cases
Dependent variable is TEMP
Grouping variable is CANTOS

Group	Count	Rank Sum
-------	-------	----------

N	16	249.000000
---	----	------------

P	12	157.000000
---	----	------------

Mann-Whitney U test statistic = 113.000000

Probability is 0.427515

Chi-square approximation = 0.629564 with 1 df

Anexos (artigos publicados e submetidos, relativos à Tese, durante o período de desenvolvimento da mesma).

Anexo 1.

Kokubum, M. N. C. & A. A. Giaretta, 2005. Reproductive ecology of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: implications for systematic. *Journal of Natural History*, 39(20): 1745–1758.

Anexo 2.

Kok, P. J. R.; Kokubum, M. N. C.; MacCulloch, R. D. & Lathrop, A. 2007. Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura: Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior. *Phyllomedusa*, 6(1): 45–60.

Anexo 3.

Kokubum, M. N. C. & Sousa, M. B. 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* from North of Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 3(1): 15-21.

Anexo 4.

Kokubum, M. N. C.; N. M. Maciel; R. H. Matsushita, A. Queirós Júnior & A. Sebben (submetido). Reproductive biology of *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*.

Anexo 5.

Bernarde, P. S. & M. N. C. Kokubum (submetido). Seasonality, age structure and reproduction aspects of *Leptodactylus (Lithodytes) lineatus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae) in Rondônia state, southwestern Amazonian, Brazil. *Iheringia*.

Anexo 1.

Kokubum, M. N. C. & A. A. Giaretta, 2005. Reproductive ecology of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: implications for systematic. *Journal of Natural History*, 39(20): 1745–1758.

Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematic implications

MARCELO N. DE C. KOKUBUM^{1,2} & ARIOVALDO A. GIARETTA¹

¹Laboratório de Ecologia e Sistemática de Anuros Neotropicais, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brazil, and ²Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil

(Accepted 29 October 2004)

Abstract

The species of the *Leptodactylus fuscus* group and those of the genus *Adenomera* lay their eggs in underground chambers. According to current systematic arrangement of these genera, this behaviour is convergent. Here we describe reproduction, courtship, tadpole morphology, calls, chamber structure, and populational phenology of an *Adenomera* species, and compare some of these features with those of other species of the genus and with species of *Leptodactylus* of the *fuscus* and *pentadactylus* groups. We tested the tadpoles of the *Adenomera* sp. and those of *Leptodactylus labyrinthicus* (*pentadactylus* group) for their foam-making abilities. There was sexual dimorphism in size; males averaged 22.0 mm and females 24.3 mm in snout–vent length. Males called from late September to late February; calling often began about 2–3 h before sunset. Males called exclusively in open (non-forest) areas. Egg clutches were found around male calling sites. Males excavated spherical chambers which had a direct entrance. During mating, the male led the female towards a previously excavated chamber. Territorial interactions (aggressive calls and fights) occurred when an intruder male approached a calling male. Late-stage tadpoles and newly metamorphosed juveniles were found within underground chambers. Clutch size averaged 10.6; eggs averaged 3.7 mm in diameter and were cream coloured. Tadpoles had horny beaks, but no labial tooth; spiracle was present. All tested groups of tadpoles generated foam within 10 h. As we report for *Adenomera* sp., the males of *Leptodactylus* species of the *fuscus* group lead the female to a previously excavated chamber. Tadpole foam-making behaviour was reported in *Leptodactylus* of the *fuscus* group and was previously unknown for any species of *Adenomera* or for *Leptodactylus* of the *pentadactylus* group. The way in which the tadpoles of *Adenomera* sp., *Leptodactylus* spp. (of the *fuscus* group) and *L. labyrinthicus* made foam was quite similar. The foam-making behaviour of the studied tadpoles may act to avoid compaction of the tadpoles at the bottom of the basin or underground chamber, avoiding overcrowding and increasing respiratory and excretory efficiency. As presently recognized, the phylogenetic position of *Adenomera* suggests that reproductive major behavioural features are convergent with some *Leptodactylus* species. Alternatively, our data point to close phylogenetic relationships between *Adenomera* and *Leptodactylus* of the *fuscus* and *pentadactylus* groups, reinforcing the paraphyletic nature of the genus *Leptodactylus*.

Keywords: *Adenomera*, *Anura*, *Leptodactylidae*, *Leptodactylus*, *phenology*, *reproduction*, *systematics*

Correspondence: Marcelo N. de C. Kokubum, Laboratório de Ecologia e Sistemática de Anuros Neotropicais, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, CEP 38400-902, Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. E-mail: thoropa@inbio.ufu.br

ISSN 0022-2933 print/ISSN 1464-5262 online © 2005 Taylor & Francis Group Ltd
DOI: 10.1080/00222930400021515

Introduction

Leptodactyline frogs are distributed throughout the Neotropics and most species lay their eggs in foam nests. The precariousness of the current systematic arrangement of the leptodactylids was discussed by Heyer (1998), who presented evidence that *Adenomera* is nested within *Leptodactylus*, and by Larson and de Sá (1998). The species of the *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) group and those of *Adenomera* lay their eggs in underground chambers (Heyer 1975; Martins 1988) which, according to the present systematic arrangement of leptodactylid frogs (Frost 2004), implies that this behaviour is convergent in these groups. Species of *Leptodactylus* of the *fuscus* group (*sensu* Heyer, 1978) have exotrophic tadpoles (Philibosian et al. 1974; Heyer 1978; Martins 1988; Arzabe and Almeida 1996; Giaretta and Kokubum 2004) and most of the known *Adenomera* species have endotrophic tadpoles (Lutz 1947; Heyer 1969; Heyer et al. 1990), but some complete their development in water (De La Riva 1995; Almeida and Angulo 2002). Early tadpoles of species of *Leptodactylus* of the *fuscus* group are able to generate foam (Caldwell and Lopez 1989; Downie 1989; Giaretta and Kokubum 2004).

Despite recent recognition of new *Adenomera* species (Kwet and Angulo 2002), the taxonomy of the genus is still unsatisfactory, with a number of species awaiting a formal description (Angulo et al. 2003).

In this paper, we describe features of the reproduction, ecology and behaviour of an undescribed species of *Adenomera* (*Adenomera* sp.), including reproductive mode, tadpole morphology, season and sites of reproduction, advertisement and aggressive calls, courtship behaviour, chamber structure, and populational phenology. We tested the tadpoles of *Adenomera* sp. and those of *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (*pentadactylus* group) for their foam-making abilities, and discuss the possible function of this behaviour. The taxonomic status of the studied population is discussed. We also summarize published data on habitat and egg number/size of all known *Adenomera* species. Details of the reproductive mode of *Adenomera* species are compared with those of species of the *Leptodactylus fuscus* group. The ecological/behavioural data point to possible shared derived features between *Adenomera* and *Leptodactylus* of the *fuscus* and *pentadactylus* groups, reinforcing the evidence for the paraphyletic nature of *Leptodactylus*.

Methods

The present study was carried out in two municipalities in the region of the Triângulo Mineiro, Uberlândia (18°55'S, 48°17'W) and Perdizes (19°13'47"S, 47°08'43"W, 700–1000 m; ca 100 km east of Uberlândia), State of Minas Gerais, south-eastern Brazil. The study period was September 1999 to February 2004. In Uberlândia, the original vegetation was Cerrado (Araújo et al. 1997), which can still be found in some countryside areas. In Perdizes, observations were carried out in the Estação de Pesquisa e Desenvolvimento Ambiental Galheiro (CEMIG), where typical Cerrado vegetation occurs, including semi-deciduous forest (Oliveira-Filho and Fontes 2000). The regional climate has two well-defined seasons, a rainy/hot summer (September to March) and a dry/mild winter (April to August) (Figure 1), with occasional frosts (Rosa et al. 1991). The annual mean precipitation is around 1550 mm, ranging from 750 to 2000 mm.

Reproductive parameters (sex ratio, adult size, clutch size, and sexual dimorphism) were based on pitfall-trapped specimens from Uberlândia. Frogs were trapped at the Clube Caça e Pesca (CP) during the period October 1999 to December 2000 and at the Estação

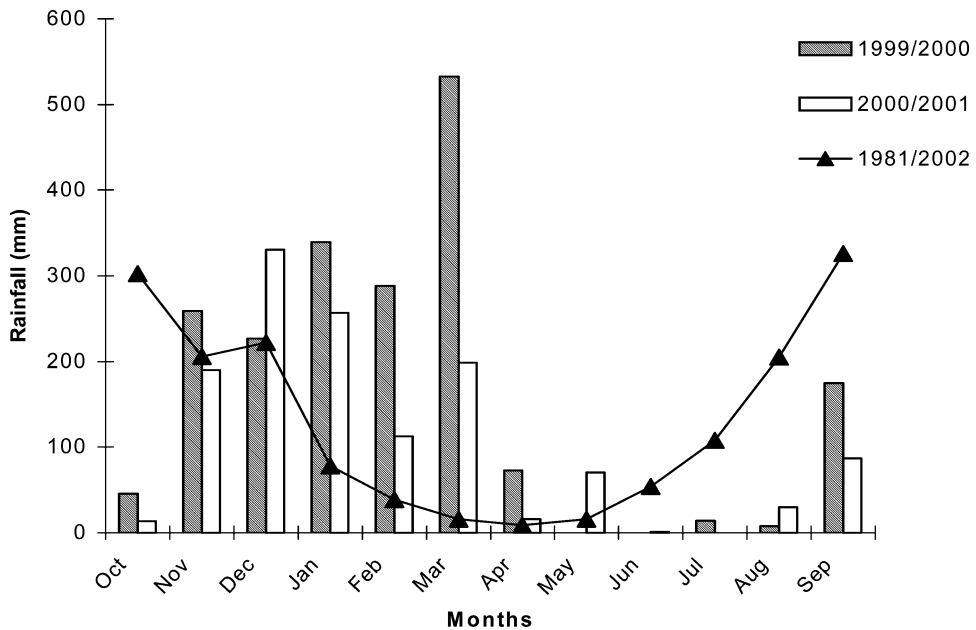


Figure 1. Rainfall in the municipality of Uberlândia. Lines represent median values over the last 21 years; columns represent values accumulated over the pitfall sampling period (seasons 1999/2000 and 2000/2001). Data from meteorological station of the Universidade Federal de Uberlândia (Campus Santa Mônica).

Ecológica do Panga (EEP), from September 2000 to October 2001. Sampling effort was similar in both localities; details of pitfall sampling techniques and efforts are in Menin and Giaretta (2003) and Giaretta and Kokubum (2004). The CP is a locality that is more affected by human disturbance than Panga, with greater areas covered by exotic grasses, such as *Brachiaria decumbens* Stapf. The meteorological data we used were collected at the campus Santa Mônica of the Universidade Federal de Uberlândia, about 10 km north of Caça e Pesca and 30 km north of Panga.

To determine the age structure, all individuals were sexed and grouped as males, females and juveniles. The size of the smallest male caught during vocalization was used to set the lower limit to mature males; with regards to females, it was the smallest individual bearing mature ovarian eggs and hypertrophied/convoluted oviducts. Clutch size was determined on egg clutches collected in the field and estimated from mature ovarian eggs (>2.5 mm diameter). Frogs, eggs and nests were measured to the nearest 0.1 mm using calipers. Foam nests were searched for by clearing the ground around places where males were found calling. Tadpole staging followed Gosner (1960); morphology nomenclature followed Altig and McDiarmid (1999).

The reproductive season was estimated by weekly (summer months) or quarterly (winter) visits to reproductive sites. The daily pattern of calling activity was determined several times over the 24 h period. Mating behaviour and male fights were observed in the field through continuous records of the most relevant events (Martin and Bateson 1986).

The ability of *Adenomera* sp. tadpoles to generate foam was tested in the laboratory; tadpoles from three different egg clutches were used. Tadpoles were all about the same size (about 13–15 mm total length), and were at stages 36–42. The three experimental groups contained five, six and 11 tadpoles each. As the species of *Leptodactylus* of the *pentadactylus*

species group (Heyer 1975) also spend a long time within the nest (e.g. *L. fallax* Müller, 1926 (Lescure and Letellier 1983); *L. stenodema* Jiménez de la Espada, 1875 (Hero and Galatti 1990; Silva et al. forthcoming)); we also tested the tadpoles of a species of this group, *L. labyrinthicus*, for foam-making behaviour. Two groups of *L. labyrinthicus* tadpoles were used, one totalling 191 and the other 25 tadpoles (21–25 mm, stage 25). Two groups (27 and 57 individuals; 10.5–12.0 mm TL) of tadpoles of *Leptodactylus fuscus* (a species whose tadpoles are known to make foam) at stage 25 were used as a control for the experimental conditions. For the experiments, all tadpoles were removed from their original foam by carefully rinsing them in dechlorinated tap water; experiments were started within 3 h after the tadpoles were collected in the field. Each tadpole group was kept in a concave-bottomed plastic tube (30 mm diameter) with a film of water not deep enough for the tadpoles to swim in. The experiment was carried out in the shade, with natural illumination (temperature during this time period ranged from 23 to 30°C). Tadpoles were observed for about 60 h, at intervals of 3–8 h. Tadpole behaviour was observed while generating foam. The test was considered positive if tadpoles produced enough foam to freely move around in.

For description and measurements, plaster moulds of the underground chambers of *Adenomera* sp. were made. The liquid plaster was carefully injected with the aid of a tube through the entrance of the chambers and left to dry.

Differences in size between sexes were tested through analysis of variance (ANOVA); correlation between female size and egg number was evaluated through the Spearman test (Wilkinson 1990; Zar 1999). Sex ratio was evaluated through a χ^2 test with Yates correction (Zar 1999).

Calls were recorded with a Nagra E tape recorder (19 cm s⁻¹) and with a Sennheiser MKH816T microphone. All records were made from distances less than 1 m from the calling male. The call was digitized with, and the audiospectrogram derived from, the Spectrogram software (Horne 2001). Sample rate was set at 22,050 Hz, with 16 bit resolution. For analysis, a Fast Fourier Transformation (FFT) length of 256 was used.

Voucher specimens are deposited in the collection of frogs of the Museu de Biodiversidade do Cerrado, Universidade Federal de Uberlândia (adults: AAG-UFU 4175, 4182, 4190–91, 4194; tadpoles: AAG-UFU 2632).

Results

The reproductive season of *Adenomera* sp., as indicated by calling males, lasted from late September to late February. Males started calling about 1 month after the onset of rains and stopped about 1–2 months prior to the beginning of the dry season. The calling period often began about 2–3 h before sunset; during the peak of the hot/rainy season (December/January) males called throughout the 24 h period.

Males called exclusively in open areas, amidst grasses, bushes or scattered debris. Even when available (i.e. at Perdizes), forest or forest border sites were never used for calling. At the beginning of the reproductive season, males started calling from sites close to (<20 m) permanent water bodies (i.e. wet grass-fields (Veredas) and river banks) but later, when rainfall accumulated, they called from more distant (>500 m) places. Males called on the ground ($N=25$) or perched on elevated (≤ 30 cm height) sites ($N=11$), such as leaves, fallen trunks and termite mounds. They called from protected places, such as under dense (<100 cm height) tufts of grass, or from exposed areas, such as recently burned ground or short (<10 cm) grass in gardens.

Egg-bearing females ($N=21$) were found between November and January. Egg clutches averaged 10.6 (SD=2.13; range=6–13; $N=9$). Eggs (yolk portion) averaged 3.7 mm diameter (SD=0.06; $N=19$ eggs; $N=2$ egg clutches) and were cream coloured. The egg number, estimated from ovarian eggs, varied between 7 and 13 (mean=10.0; SD=1.7; $N=21$) and there was no significant correlation between female size and number of eggs ($r_s=0.05$; $N=21$; $P>0.10$). Mature ovarian eggs measured 2.6–3.7 mm (mean=3.1; SD=0.24; $N=105$; $N=21$ females) and were cream coloured. Egg clutches were found within underground chambers ($N=5$), embedded in a white foam; late stage tadpoles (stage >40, $N=8$ nests) and newly metamorphosed juveniles ($N=1$ nest) were also found within chambers.

There was sexual dimorphism in size ($F_{51,42}=151$, $df=91$; $P<0.001$); males averaged 22.0 mm snout–vent length (SD=0.8; $N=51$) and females 24.3 mm (SD=1.0; $N=42$); males also differ from females by having a more projected, round shovel-shaped snout and a slightly distended subglular vocal sac.

Typical tadpoles at stages 35–40 ($N=2$ nests) (Figure 2) had no labial tooth, the last posterior row can be regarded as vestigial; oral apparatus anteroventral; marginal papillae with a broad anterior and a narrower posterior gap; submarginal papillae absent; disc emargination absent; nares frontally positioned, closer to snout than to eyes (dorsal view); vent tube short, opened to the right, with a short free border; eyes laterally positioned; spiracle sinistral, without a free tube, slightly before the mid-length of body and below the mid-line of height; upper jaw sheath horny, wide-arched, with serrated edge; lower jaw sheath horny, narrowly arched with serrated edge; dorsal fin arched, inserted at the body/tail junction, less deep than the muscular portion and as deep as the ventral at mid-tail; ventral fin almost straight; tail round tipped; body oval-shaped (dorsal and lateral view); body brown on back and sides; fins whitish translucent; tail whitish with small black spots; belly translucent (whitish or yellowish); total length 13.1–14.1 mm, body comprising 35–37% of the total length.

Pitfall traps captured 130 individuals. The sex ratio of the trapped specimens was not significantly different from 1:1 (49 males, 36 females) ($\chi^2=1.99$, $P>0.10$); 45 of the individuals captured were juveniles. Most of the individuals were captured between October and December (full rainy season) (Figure 3); no capture was registered during the

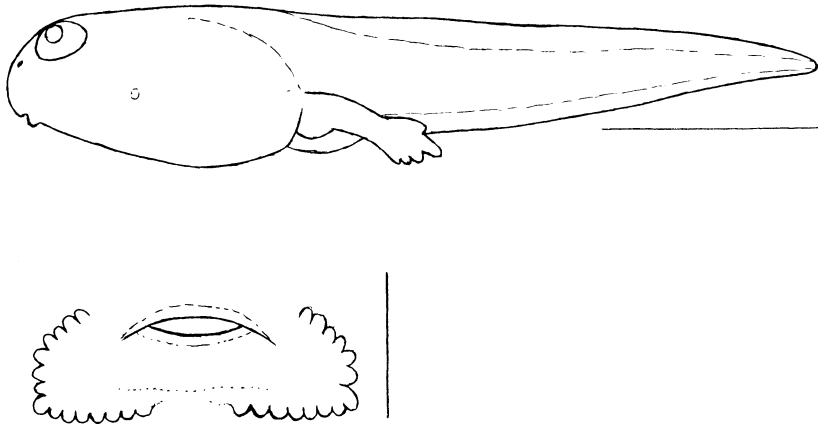


Figure 2. The tadpole of *Adenomera* sp. Above: lateral view of the left side (scale bar: 4.0 mm). Below: detail of the oral apparatus (scale bar: 0.5 mm). Specimen from Uberlândia (MG, Brazil).

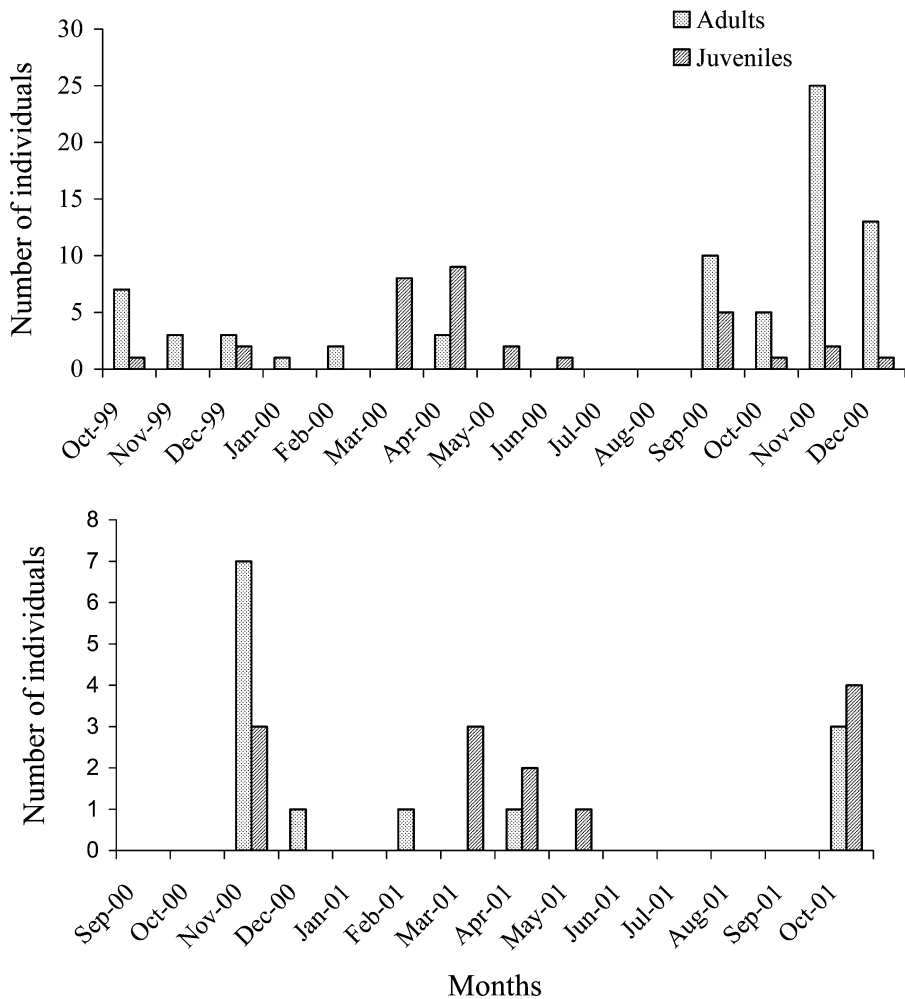


Figure 3. Monthly variation in abundance of adults (males and females) and juveniles of *Adenomera* sp. in pitfall traps in two localities at the municipality of Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. Above: Caça e Pesca sample ($N=72$ adults, 32 juveniles). Below: Panga sample ($N=13$ adults and 13 juveniles). Sampling period from October 1999 to October 2001. The monthly samples are not independent, since the trapped specimens were removed from the environment.

peak of the dry/cold seasons (July to August). No pattern of emergence/recruitment was observed in juveniles, as they were found in small numbers almost all through the September to June period. Four times more individuals were collected at CP than at Panga (Figure 3).

All tested groups of tadpoles (of all three species) generated foam within 10 h. In all cases, the newly produced foam was consistent enough for the tadpoles to move freely within it. Tadpoles produced foam by releasing bubbles through the mouth. When foam accumulated, the tadpoles often moved to the surface (one or two at a time) and spent 2–5 s releasing bubbles, after which they dived into the foam again.

The nest chambers of *Adenomera* sp. were built in wet soils, but never had free water on the bottom. They were spherical or slightly elliptical, with an average diameter of 35.1 mm ($SD=2.7$, $N=5$); had a direct (no tunnel) entrance (about 6×9 mm), on the top or slightly

lateral to the chamber. Close examination revealed shallow markings on the internal wall, which fitted the snout shape of males. On one occasion a male was observed pressing his snout repeatedly against the inner wall of an almost completed chamber.

We observed seven partial mating events. A female approaches a calling male and touches him with her snout on his side. After the contact, the male starts moving towards a previously excavated chamber, about 20–50 cm from the calling site. Along the way the male emits contact calls (not recorded) even after entering the chamber. When the pair arrives at the chamber, the male enters first and is followed by the female. After the female enters, the male sometimes ($N=1$), sometimes not ($N=5$), turns and blocks the entrance, keeping his head out. Egg clutches were found around male calling sites. Behaviours presumably performed within the underground chamber, such as amplexus and foam beating, were never observed directly.

Territorial interactions ($N=4$ events) occurred when an intruder male approached a calling male (<30 cm). Resident males changed from emitting advertisement calls (Figure 4) to territorial calls (Figure 5). If the intruder approached even closer (<20 cm), physical combat was initiated. The longest observed combat lasted about half an hour. During fights, males hit one another with the tip of their snout and tried to raise the opponent with the snout. Grasping was not observed. Wrestling was performed within a 20 cm diameter area. Both males could emit aggressive calls during wrestling.

The advertisement call (Figure 4) was a sequence of regular notes repeated about 55–85 times per minute. The notes were about 105–145 ms in duration, between-note intervals were 580–10,151 ms. To the human ear each note sounded like a short and sharp scream. Pulses (up to 10) were not distinctly defined within notes. Two harmonics were evident, the second (around 4100 Hz) being emphasized. The frequency rose slightly during the call. The aggressive call (Figure 5) was heard when two males were close (<20 cm) together ($N=2$). It could be easily distinguished from the regular advertisement call by being quite variable in duration (48–140 ms) and intensity, by being issued at a faster rate (178 per minute), and by having better defined pulses.

Discussion

The recognized number of component species in the genus *Adenomera* appears to be quite conservative. Three *Adenomera* species have been reported from Cerrado environments, *A. hylaedactyla* (Cope, 1868) (Straughan and Heyer 1976), *A. marmorata* Fitzinger, 1867 (Cochran 1955) and *A. martinezi* Bokerman, 1956 (Bokerman 1956). *Adenomera marmorata* appears to be restricted to the Atlantic Forest domain (Heyer et al. 1990); *A. martinezi* is peculiar in possessing four longitudinal symmetrically arranged rows of glands, which are not present in the population we studied (Kokubum, in preparation). Regarding call length and dominant frequency, *Adenomera* sp. is similar to the population called *A. hylaedactyla* by Straughan and Heyer (1976). However, the tadpole of *A. hylaedactyla* described from French Guyana (Heyer and Silverstone 1969) differs markedly from that described here, mainly in not possessing a spiracle. If calls attributed to *A. hylaedactyla* (Angulo et al. 2003, and references therein) for Amazonian populations correspond to the nominal species, the population we studied represents an undescribed species.

The reproductive behaviour of relatively few *Adenomera* species is known; four studies report underground chambers and foam nests (Lutz 1931; Lutz 1947; Heyer and Silverstone 1969; Almeida and Angulo 2002). Males of the *Adenomera* sp. excavate underground chambers using their snout, as do males of species of *Leptodactylus* of the

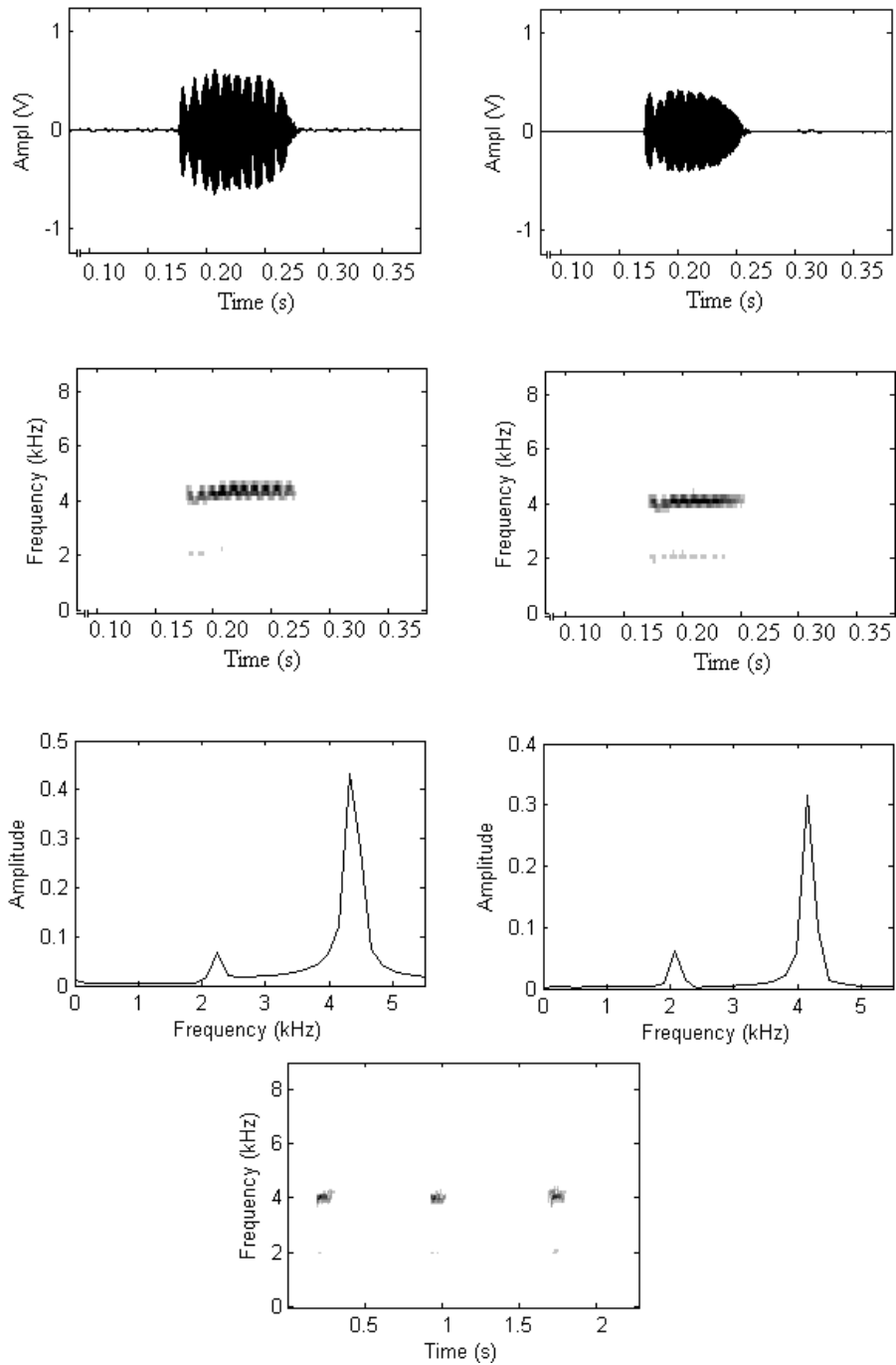


Figure 4. Oscillogram (first row), audiospectrogram (second and fourth rows) and power spectrum (third row) of the advertisement call of *Adenomera* sp. The first three rows are representations of single notes, the fourth represents a sequence of three notes. Recording files: first column, Adenomspmg2AAGd (17 December 2003, 17:00 h, air 24°C, unvouchered recording); second column, AdenomspmgAAGd (10 December 2003, 20:10 h, air 26°C, unvouchered recording); fourth row, AdenomspmgAAG21 (5 October 1999, 19:40 h, air 21°C, voucher AAG-UFU 2633).

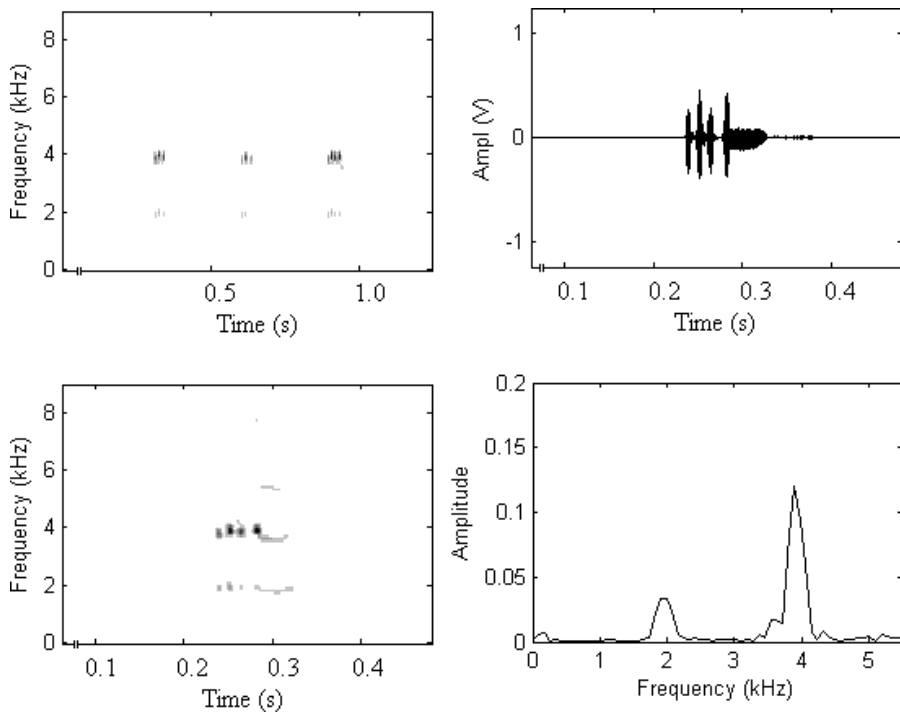


Figure 5. Territorial call of *Adenomera* sp. Above left: audiospectrogram of a sequence of three calls. Above right: oscillogram of single note. Below left: audiospectrogram of single note. Below right: power spectrum of single note. Record file AdenomspmbAAG27, 14 November 2002, 20:30h, air 23.0°C (unvouchered).

fuscus group (Martins 1988; Freitas et al. 2001; Reading and Jofré 2003; see Figure 6 in Giaretta and Kokubum 2004). In *Adenomera*, the degree of development tadpoles undergo within the chamber is variable, some completing development outside the chamber (i.e. aquatic tadpoles; De La Riva 1995) and others completing their development within the chamber (Lutz 1931; Lutz 1947; Duellman 1989, Heyer et al. 1990; Hödl 1990; present study). There is evidence that *A. diptyx* Boettger, 1885 (De La Riva 1996) and *A. cf. marmorata* (Almeida and Angulo 2002) have aquatic tadpoles. The mating behaviour we report for *Adenomera* sp. is the first for a species of the genus. The males of species of *Leptodactylus* of the *fuscus* group (Martins 1988; Giaretta and Kokubum 2004) and *Adenomera* sp. both lead the female to a previously excavated chamber.

Some *Adenomera* species live within or at the border of forests (Heyer et al. 1990; Rodriguez 1992; Mercolli et al. 1995), and some other species (e.g. *A. martinezi*, *A. bokermanni* (Heyer, 1973), *A. diptyx*, and *A. hylaedactyla*), including the species here reported, are strictly open area dwellers (Table I). Human activities appear to create good conditions for the establishment of dense populations of the *Adenomera* species we studied, especially when resulting in areas covered by exotic grasses. All known *Adenomera* species are both diurnal and nocturnal callers (Pombal 1997; Kwet and Angulo 2002; present study). In Uberlândia, a lower number of individuals was trapped in the dry season, as other terrestrial frogs (Giaretta and Kokubum 2004; Giaretta and Menin 2004) they possibly do not move around during this period (Seebacher and Alford 1999).

Among frogs, territorial behaviour is expected in those species with a prolonged reproductive period, and is frequently related to the defence of suitable sites for

Table I. Habitat and reproductive parameters of *Adenomera* species.

Species	Habitat	SVL (mm)	Egg number	Egg diameter (mm)	Source
<i>A. andreae</i>	NR	27	12	3.0	Crump 1974
<i>A. andreae</i>	F	NR	NR	NR	Toft and Duellman 1979
<i>A. andreae</i>	F	NR	3–10	NR	Moreira and Lima 1991
<i>A. andreae</i>	F	NR	29	2.0–3.0	Rodriguez 1992
<i>A. andreae</i>	F	18–24	<20	3.0	Rodriguez and Duellman 1994
<i>A. andreae</i>	F/O	NR	NR	NR	Bernarde et al. 1999
<i>A. araucaria</i>	F	18.8–19.9	NR	NR	Kwet and Angulo 2002
<i>A. bokermanni</i>	O	NR	18	NR	Heyer 1973; personal observation
<i>A. hylaedactyla</i>	F	NR	NR	NR	Toft and Duellman 1979
<i>A. hylaedactyla</i>	NR	26	9–14	3.0	Aichinger 1985
<i>A. hylaedactyla</i>	O	26	32	3.4	Rodriguez 1992
<i>A. hylaedactyla</i>	O	18–24	<20	3	Rodriguez and Duellman 1994
<i>A. hylaedactyla</i>	F/O	20–28	NR	NR	Mercolli et al. 1995
<i>A. marmorata</i>	NR	20.9	2–7	3.0	Cochran 1955
<i>A. marmorata</i>	F/O	NR	NR	NR	Heyer et al. 1990
<i>A. aff. marmorata</i>	F	NR	27–29	3.0	Almeida and Angulo 2002
<i>A. martinezi</i>	O	NR	20	0.8 ^a	Bokermann 1956; personal observation
<i>A. diptyx</i>	F/O	24	17–18	2.6	De La Riva 1995
<i>Adenomera</i> sp.	F/O	26	103	1.8	De La Riva 1995
<i>Adenomera</i> sp.	O	22–24	7–13	3.0	Present study

Habitats: F, forest; F/O, forest and open areas; O, just open areas; NR, not reported.

^aImmature ovarian eggs?

reproduction (Wells 1977). Territorial behaviour has been reported in several species of *Leptodactylus* (Martins 1988; Rossa-Feres et al. 1999; Freitas et al. 2001). The present work is the first to describe aggressive behaviour in an *Adenomera* species.

Egg number varies widely among *Adenomera* species (Table I), from 9–14 in *A. hylaedactyla* to 103 in *Adenomera* sp. (Bolivia) (De La Riva 1995). Egg diameter also varies (Table I), from around 1.8 mm in *Adenomera* sp. (Bolivia) (De La Riva 1995) to ca 3 mm in *A. hylaedactyla* (Aichinger 1985), *A. andreae* Müller, 1923 (Crump 1974; Rodriguez and Duellman 1994), *A. marmorata* (Cochran 1955), *Adenomera* aff. *marmorata* (Almeida and Angulo 2002), and *Adenomera* sp. (present study).

Tadpole foam-making behaviour has been reported in *Leptodactylus* of the *fuscus* group (Caldwell and Lopez 1989; Downie 1989; Giaretta and Kokubum 2004) and in *Adenomera* sp. (present study); evidence for this behaviour in other *Adenomera* species was provided by Almeida and Angulo (2002). Foam-making behaviour has not previously been reported for any *Leptodactylus* of the *pentadactylus* group. The way in which the tadpoles of *Adenomera* sp., *Leptodactylus* spp. (of the *fuscus* group) and *L. labyrinthicus* make foam is quite similar, involving the release of bubbles through the mouth while the tadpoles swim up to the foam surface. In *L. fuscus* tadpoles, foam-making behaviour is restricted to the chamber phase (below stage 28) or shortly after they enter the water (Downie 1984); *Adenomera* sp. tadpoles show a relatively extended foam-making period, being able to generate foam until close to metamorphosis (stage 42).

The tadpoles of seven *Adenomera* species have been described (Heyer and Silverstone 1969; Heyer 1973; Hero 1990; Heyer et al. 1990; De La Riva 1995). The presence of a gap in the posterior row of papillae is unknown in *Leptodactylus* species and in *Adenomera bokermanni* (Heyer 1973) and may be indicative of close phylogenetic relationships between species in which it occurs, such as *A. andreae* (Hero 1990), *A. marmorata* (Heyer et al. 1990) and *Adenomera* sp. (Amboró National Park, Bolivia) (De La Riva 1995).

In leptodactylid frogs, such as *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826, the foam nests built by the parents while egg laying may play an anti-predatory role (Menin and Giaretta 2003). Downie and Smith (2003) studied the function of the foam generated by *L. fuscus* tadpoles. They emphasized that the foam may help the tadpoles to obtain moisture from the substratum, but also considered alternative hypotheses such as the foam assisting with respiratory and excretory exchange. The discovery of foam-making behaviour in a species of *Leptodactylus* of the *pentadactylus* group may help in this discussion. The reproductive behaviour of *L. labyrinthicus* was described by Silva et al. (forthcoming). The female of *L. labyrinthicus* builds a basin at the edge of a water body within which she lays her eggs and the tadpoles may spend several weeks within the basin prior to entering adjacent water bodies. The basin normally retains a certain amount of water at the bottom and short drought periods may not be a serious problem for the tadpoles, which can freely move from the water of the basin to the foam, and vice versa. After 2–3 days without rains, the typical foam covering the basin loses volume and develops a dry crust, even if water is present at the bottom of the basin. On wet days the tadpoles exhibit intense activity at the surface of the foam and the fresh appearance of the foam is restored. These data on *L. labyrinthicus* suggest that water absorption is not the main function of the foam released by the tadpoles. The foam may, instead, act to avoid compaction of the tadpoles at the bottom of the basin or underground chamber, avoiding overcrowding and increasing respiratory and excretory efficiency.

Currently, the genera *Adenomera* and *Leptodactylus* are widely accepted (De La Riva 1995; Heyer 1975; Frost 2004). Before De La Riva's (1995) publication, the lack of an aquatic larval phase essentially defined the genus; the criteria used by De La Riva to include the species he studied within *Adenomera* instead of *Leptodactylus*, is unknown. As presently recognized (Heyer 1969, 1973, 1974, 1975), the phylogenetic position of *Adenomera* among the leptodactylid frogs suggests that at least three major behavioural features are convergent with some *Leptodactylus* species. Two characters are shared with *Leptodactylus* species of the *fuscus* group, which are (1) laying eggs in dug underground chambers that are (2) excavated by the males using their snouts; and one character is shared with *Leptodactylus* species of the *fuscus* group and *L. labyrinthicus*, which is the foam-making behaviour of tadpoles. Invoking the most parsimonious explanation, this set of behavioural data points to close phylogenetic relationships between *Adenomera* and *Leptodactylus* of the *fuscus* and *pentadactylus* groups, reinforcing the paraphyletic nature of the genus *Leptodactylus* (Heyer 1998). A close relationship between *Leptodactylus* of the *fuscus* and *pentadactylus* groups was previously recognized by Larson and de Sá (1998) based on tadpole morphology. The genus *Adenomera* may not form a monophyletic unity either; the discrepancies in egg number (Table I) and the presence of aquatic tadpoles in some species may be indicative that their typical small size has evolved several times. In our opinion, future phylogenetic studies evaluating the monophyletic nature of *Adenomera* should include *A. martinezi*, a relatively common species in central Brazil (unpublished observation). A possible natural history feature of the ancestor of the clade that joins both the *L. fuscus* group (including *Adenomera*) and *L. pentadactylus* group is a relatively large-sized hatchling, which was able

to swim powerfully to generate foam, features not observed in *Leptodactylus* species such as those of the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* group (*sensu* Heyer, 1994).

Acknowledgements

We thank colleagues of the Laboratório de Ecologia e Sistemática de Anuros Neotropicais for assistance in the field. J. M. Vielliard loaned us the Nagra tape recorder. The Companhia Energética do Estado de Minas Gerais (CEMIG) financially supported field works at Perdizes. Marcelo Menin, W. Rodrigues Silva, Kátia G. Facure, and Ariadne Angulo critically read early versions of the manuscript. Grants by CNPq (132465/2000-0) and FAPEMIG (DC/SOT 2185/2002) to M.N.C.K.

References

- Aichinger M. 1985. Niederschlagsbedingte Aktivitätsmuster von Anuren des tropischen Regenwaldes. Eine quantitative Studie durchgeführt im Forschungsgebiet von Panguana (Peru) [PhD dissertation]. Vienna: University of Vienna.
- Almeida AP, Angulo A. 2002. *Adenomera* aff. *marmorata* (NCN) reproduction. *Herpetological Review* 33: 197–198.
- Altig R, McDiarmid RW. 1999. Body plan. In: McDiarmid RW, Altig R, editors. Tadpoles: the biology of anuran larvae Chicago: The University of Chicago Press. p 24–51.
- Angulo A, Cocroft RB, Reichle S. 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Peru. *Herpetologica* 59:490–504.
- Araújo GM, Nunes JJ, Rosa AG, Resende EJ. 1997. Estrutura comunitária de vinte áreas de Cerrados residuais no município de Uberlândia, MG. *Daphne* 7:7–14.
- Arzabe C, Almeida CC. 1996. Life history notes on *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae) in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 18:211–215.
- Bernarde PS, Kokubum MNC, Machado RA, Anjos L. 1999. Uso de habitats naturais e antrópicos por anuros em uma localidade no estado de Rondônia, Brasil (Amphibia, Anura). *Acta Amazônica* 29:555–562.
- Bokermann WCA. 1956. Sobre una nueva especie de *Leptodactylus* del Brasil (Amphibia). *Neotropica* 2:37–40.
- Caldwell JP, Lopez PT. 1989. Foam-generating behavior in tadpoles of *Leptodactylus mystaceus*. *Copeia* 1989:498–502.
- Cochran DM. 1955. Frogs of southeastern Brazil. *United States National Museum Bulletin* 206:423.
- Crump ML. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications, University of Kansas Museum of Natural History* 61:1–68.
- De La Riva I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30:15–29.
- De La Riva I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay River Basin. *Journal of Herpetology* 30:556–558.
- Downie JR. 1984. How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. *Copeia* 1984:778–780.
- Downie JR. 1989. Observations on foam-making by *Leptodactylus fuscus* tadpoles. *Herpetological Journal* 1:351–355.
- Downie JR, Smith J. 2003. Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: developmental differences and interspecific comparisons. *Journal of Herpetology* 17:107–115.
- Duellman WE. 1989. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforest. In: Harmeli-Vivien ML, Bourlière F, editors. *Vertebrates in complex tropical systems*. New York: Springer Verlag. p 66–88. (Ecological Studies Series; 69).
- Freitas EFL, Spirandeli-Cruz EF, Jim J. 2001. Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae). *Comunicações Museu Ciência Tecnologia, PUCRS, Série Zoologia* 14:121–132.
- Frost DR. 2004. Amphibian species of the world: an online reference, version 3.0 [online database]. New York: American Museum of Natural History, <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Giaretta AA, Kokubum MNC. 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lay eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). *Herpetozoa* 16:115–126.

- Giaretta AA, Menin M. 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of a species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Natural History* 38:1711–1722.
- Gosner KL. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183–190.
- Hero J-M. 1990. An illustrated key to the tadpoles occurring in the central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brazil. *Amazoniana* 11:201–262.
- Hero J-M, Galatti U. 1990. Characteristics distinguishing *Leptodactylus pentadactylus* and *L. knudseni* in the central Amazon rainforest. *Journal of Herpetology* 24:227–228.
- Heyer WR. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23:421–428.
- Heyer WR. 1973. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County* 251:1–50.
- Heyer WR. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia: Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Contributions in Science of the Natural History Museum of Los Angeles County* 252:1–46.
- Heyer WR. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology* 199:1–55.
- Heyer WR. 1978. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin* 29:1–85.
- Heyer WR. 1994. Variation within the *Leptodactylus podicipinus-wagneri* complex of frogs (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 546:1–124.
- Heyer WR. 1998. The relationships of *Leptodactylus diedrus* (Anura, Leptodactylidae). *Alytes* 16:1–24.
- Heyer WR, Rand AS, Cruz CAG, Peixoto OL, Nelson CE. 1990. Frogs of Boraceia. *Arquivos de Zoologia* 31:231–410.
- Heyer WR, Silverstone PA. 1969. The larva of *Leptodactylus hylaedactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Fieldiana Zoology* 51:141–145.
- Hödl W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: Hanke W, editor. *Biology and physiology of the amphibians*. Stuttgart: G. Fisher Verlag. p 41–60.
- Horne RS. 2001. Spectrogram, version 6.0.7 [online]. <http://www.monumental.com/rshorne/grandl.html>.
- Kwet A, Angulo A. 2002. A new species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) from the Araucaria forest of Rio Grande do Sul (Brazil), with comments on the systematic status of southern populations of the genus. *Alytes* 20:28–43.
- Larson PM, de Sá RO. 1998. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (*Leptodactylus*: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. *Journal of Morphology* 238:287–305.
- Lescure J, Lettellier F. 1983. Reproduction en captivité de *Leptodactylus fallax* Muller, 1926 (Amphibia, Leptodactylidae). *Revue Française d'Aquariologie* 2:61–64.
- Lutz A. 1931. Sur la biologie des batracies du Bresil (*Leptodactylus nanus*). *Comptes Rendus de la Société Biologique, Paris* 99:756.
- Lutz B. 1947. Trends toward non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia* 1947:242–252.
- Martin P, Bateson P. 1986. *Measuring behavior: an introduction guide*. Cambridge: Cambridge University Press. 200p.
- Martins M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48:969–977.
- Menin M, Giaretta AA. 2003. Predation on foam nests of Leptodactylinae frogs (Anura, Leptodactylidae) by larvae of *Beckeriella niger* (Diptera, Ephydriidae). *Journal of Zoology (London)* 26:1–5.
- Mercolli C, Yanosky AA, Dixon JR. 1995. Natural history of *Adenomera hylaedactyla* (Anura: Leptodactylidae) in the Eastern Chaco of Argentina. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 31:117–129.
- Moreira G, Lima AP. 1991. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in central Amazonia. *Herpetologica* 47:295–300.
- Oliveira-Filho A, Fontes MAL. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32:793–810.
- Philibosian R, Ruibal R, Shoemaker VH, McClanahan LL. 1974. Nesting behavior and early larval life of the frog *Leptodactylus bufonius*. *Herpetologica* 30:381–386.
- Pombal JP Jr. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 57:583–594.
- Reading CJ, Jofré GM. 2003. Reproduction in the nest building vizcacheras frogs *Leptodactylus bufonius* in central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24:415–427.

- Rodriguez LO. 1992. Structure et organisation du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. *Ecologie Terre Vie* 47:151–193.
- Rodriguez LO, Duellman WE. 1994. Guide to the frogs of the Iquitos Region, Amazonian Peru. University of Kansas Natural History Museum, Special Publication 22:1–80.
- Rosa R, Lima SCC, Assunção WL. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade e Natureza* 3:91–108.
- Rossa-Feres DC, Menin M, Izzo TJ. 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia* 87:93–100.
- Seebacher F, Alford RA. 1999. Movement and microhabitat use of a terrestrial amphibian (*Bufo marinus*) on a tropical island: seasonal variation and environmental correlates. *Journal of Herpetology* 33:208–214.
- Silva WR, Giaretta AA, Facure KG, On the natural history of the South American pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Natural History*. Forthcoming.
- Straughan JR, Heyer WR. 1976. A functional analysis of the mating calls of the Neotropical frog genera of the *Leptodactylus* complex (Amphibia, Leptodactylidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* 29:221–245.
- Toft CA, Duellman WE. 1979. Anurans of the lower Rio Lullapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* 35:71–77.
- Wells KD. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25:666–693.
- Wilkinson L. 1990. SYSTAT: the system for statistics. Chicago: SPSS.
- Zar J. 1999. Biostatistical analysis. 4th ed. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall. 718p.

Anexo 2.

Kok, P. J. R.; Kokubum, M. N. C.; MacCulloch, R. D. & Lathrop, A. 2007.

Morphological variation in *Leptodactylus lutzii* (Anura: Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior.

Phyllomedusa, 6(1): 45–60.

Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura, Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior

Philippe J. R. Kok¹, Marcelo N. C. Kokubum², Ross D. MacCulloch³, and Amy Lathrop³

¹ Department of Vertebrates, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, 29 rue Vautier, B-1000 Brussels, Belgium. E-mail: Philippe.Kok@naturalsciences.be.

² Laboratório de Ecologia e Sistemática de Anuros Neotropicales, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, CEP 38400-902, Uberlândia, Minas Gerais, Brazil, and Programa de Pós-graduação em Ecologia - I.B., Campus Universitário Darcy Ribeiro - UnB, 70919-970, Brasília, DF, Brazil. E-mail : mnckokubum@unb.br.

³ Centre for Biodiversity and Conservation Biology, Royal Ontario Museum, 100 Queen's Park, Toronto, Ontario M5S 2C6, Canada. E-mails: rossm@rom.on.ca, amy1@rom.on.ca.

Abstract

Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura, Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior. Prior to this study, *Leptodactylus lutzi* was known only from three localities in west-central Guyana. We refer here to a series of 60 additional specimens of *L. lutzi* collected in Kaieteur National Park, Mount Ayanganna, Mount Wokomung and the Merume Mountains in the Pakaraima Mountains region, substantially extending the known distribution of the species. We provide a revised diagnosis and an expanded description of *L. lutzi* discussing the extent of color-pattern variation in the species. Additionally, we describe its advertisement call and provide data on its reproductive biology.

Keywords: Anura, Leptodactylidae, *Leptodactylus lutzi*, advertisement call, color variation, courtship behavior, Guiana Shield, Guyana.

Introduction

The composition of the genus *Leptodactylus* was recently changed to include the former genera *Adenomera* and *Lithodytes* (Frost *et al.* 2006), placed into the same subgenus *Leptodactylus* (*Lithodytes*). Almeida and Angulo

(2006) briefly discussed this arrangement and placed all members of the former genus *Adenomera* into the *Leptodactylus marmoratus* group (Heyer 1973), rather than nesting them with *Lithodytes*. We follow this more conservative arrangement.

Frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group are usually difficult to identify due to poor discriminant morphological characters and, sometimes, high intraspecific variability in color and patterns (Heyer 1973, De la Riva 1996,

Received 23 January 2007.

Accepted 10 May 2007.

Distributed June 2007.

Kwet and Angulo 2002). Some species are virtually impossible for an inexperienced eye to distinguish, and acoustic characters are invaluable tools to solve specific identification problems. It is assumed that undescribed species masquerade under the same name, identifiable by their vocalizations only (see Angulo and Icochea 2003, Angulo *et al.* 2003, Kokubum and Giaretta 2005). Molecular data would also be useful in case of challenging identifications.

Three species of the *Leptodactylus marmoratus* group are reported from Guyana: *Leptodactylus andreae* Müller, 1923, *L. hylaedactylus* (Cope, 1868), and *L. lutzi* (Heyer, 1975) (Señaris and MacCulloch 2005). *Leptodactylus andreae* and *L. hylaedactylus* have a broad distribution in northern and central west South America, and are fairly well known, even though records of these species from Guyana are scarce (see below). Little information is available on *Leptodactylus lutzi*, a species described in 1975 on the basis of three specimens and currently known only from three localities in western Guyana: Chenapou River, Demerara Falls and Mount Ayanganna (Heyer 1975, Señaris and MacCulloch 2005).

During the course of intensive surveys in the Pakaraima Mountains region Philippe J. R. Kok (PJRK), Ross D. MacCulloch (RDM) and Amy Lathrop (AL) secured several specimens of *L. lutzi*. Leslie Minter from the University of Limpopo, South Africa (UL) collected additional specimens in the Merume Mountains region (northeastern Pakaraimas). Remarkable intraspecific variation in pattern and color was observed among our 60-specimen sample. In March 2006 PJRK and Paul Benjamin (Chenapou, Guyana) recorded the advertisement call of three males in Kaieteur National Park (KNP), and made some observations on the species' reproductive behavior. With the aim of updating our knowledge of this poorly known, endemic frog, we provide here a revised diagnosis and an expanded species description plus the description of the advertisement call and notes on its reproductive behavior.

Materials and Methods

Data used in the present study were gathered during eight field trips between October 2000 and June 2006 in different locations in the Pakaraima Mountains region, Guyana: Kaieteur National Park, Mount Ayanganna, Mount Wokomung, and the Merume Mountains, between 430-1400 m elevation (see Appendix for exact coordinates of specimens examined). Coordinates and elevations were determined using Global Positioning Systems (GPS). Most of the 60 specimens were collected by hand on or in the leaf litter; five specimens from Kaieteur National Park (KNP) were caught using drift fences and pitfall traps. Specimens were fixed in a 10% formalin solution and transferred to 70% ethanol for permanent storage. Liver tissue samples were removed from most specimens and preserved in 95% ethanol for further molecular studies. Specimens are deposited at the Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brussels, Belgium (IRSNB), the Royal Ontario Museum, Toronto, Canada (ROM), and the United States National Museum, Washington, USA (USNM). Tissues are deposited at the IRSNB and the ROM. Color in life was taken from field notes and photographs. Sex was confirmed by presence of vocal slits and dissection.

All preserved specimens (except USNM 546152, not included in this study) were measured to the nearest 0.01 mm with electronic digital calipers; all measurements were rounded to one decimal point following Hayek *et al.* (2001). Terminology and diagnostic characters mainly follow Almeida and Angulo (2006). The following measurements were taken: snout-vent length (SVL), head length from corner of mouth to tip of snout (HL); head width at corner of mouth (HW); snout length from anterior corner of eye to tip of snout (SL); eye to naris distance from anterior corner of eye to centre of naris (EN); internarial distance (IN); eye length (EL); interorbital distance (IO); horizontal diameter of tympanum (TYM); forearm length, from elbow

to proximal edge of palmar tubercle (FAL); hand length, from proximal edge of palmar tubercle to tip of Finger III (HDL); tibia length from outer edge of flexed knee to heel (TL); foot length, from proximal edge of outer metatarsal tubercle to tip of Toe IV (FL). Number of vomerine teeth was also counted, on the right side (VTR) and on the left side (VTL).

PJRK and Paul Benjamin recorded the advertisement calls of three males in March 2006 on a Maxell DM60 digital audiotape using a Sony DAT TCD-D100 recorder with a Sony ECM-MS907 microphone. Recordings of two voucher males were made from less than 1 m away from the frogs. Recording of the third, unvouchered specimen was made from ca. 4 m from the frog; this recording was used only to obtain the call rate (calls/minute). Males emitted calls continuously, and we selected 2-3 min of each of the three calls recorded. Temperature during recordings was taken with an Oregon Scientific thermometer and varied from 23-25°C. The following parameters were considered in the analysis: call length, call rate, call rise time, dominant frequency, fundamental frequency, and frequency modulation. We analyzed spectral parameters of the calls (2048-point Fast Fourier Transform, frequency resolution at 21.5 Hz, low and high band limits at 1500 and 7000 Hz, respectively) and prepared audiospectrograms with Sound Ruler (Gridi Papp 2004) at a sampling rate of 22050 Hz with 16-bit resolution. Acoustic terminology follows Cocroft and Ryan (1995), except for fundamental frequency, which follows Duellman and Pyles (1983), and call rate, which is understood here as the number of calls (notes) per minute.

Results

Differences in call, coloration and size allow easy identification, and *Leptodactylus lutzi* cannot be confused with any other member of the *L. marmoratus* group. Only three other species of the *marmoratus* group are found in the Guiana Shield area (Señaris and MacCulloch

2005, Boistel *et al.* 2006): *Leptodactylus andreae*, *L. heyeri* (Boistel, de Massary and Angulo 2006) and *L. hylaedactylus*. All three of these species have distinct advertisement calls, lack the typical dark triangular seat patch and the yellow, orange or red spotting or mottling on posterior black surface of thigh, and lack forearm tubercles. Additionally *L. lutzi* is a larger species with a maximum SVL of 34.1 mm (Heyer 1975) [28.9 mm in *L. andreae* (Heyer 1973), 25.8 mm in *L. heyeri* (Boistel *et al.* 2006), and 31.0 mm in *L. hylaedactylus* (Heyer 1973)]. *Leptodactylus lutzi* further differs from *L. andreae* and *L. hylaedactylus* by its yellow belly (white in *L. andreae* and *L. hylaedactylus*) and from *L. heyeri* by the absence of two distinct pairs of parallel dorsolateral folds (present in *L. heyeri*).

Morphological variation (N = 59; 26 males, 19 females, 14 juveniles) - Descriptive statistics of specimens examined are in Table 1. Body robust, many specimens have abdominal fat deposits. Large body size for a species of the *marmoratus* group. Outline of snout variable due to the presence of a fleshy proboscis (shovel-shaped) on snout in males (Figure 1), from rounded to sub-elliptical in dorsal view and from rounded to acuminate in profile; head wider than long. Canthus rostralis round, indistinct, loreal region slightly concave to concave. Nostrils anterolateral, closer to tip of snout than to eyes. Tympanum distinct, its diameter about 60% eye length in adults. Pupil horizontal, elliptic. Supratympanic fold well developed, extending from eye to arm insertion in 96% of the Kaieteur specimens, 60% of the Ayanganna specimens, 50% of the Wokomung specimens and 50% of the Merume specimens, not reaching arm insertion in the remaining specimens; a large ovoid glandular patch present at angle of jaw in most specimens. Interorbital space flat, slightly greater than internarial distance. Vocal sac bilobate, subgular, internal or barely expanded externally, a pair of vocal slits present in males. Tongue ovoid, elongate.

Table 1 - Measurements (in mm) of specimens of *Leptodactylus lutzi*. Mean \pm SD are followed by the range in parentheses. Abbreviations: SVL, snout-vent length; HL, head length; HW, head width; SL, snout length; EN, eye to naris distance; IN, internarial distance; EL, eye length; IO, interorbital distance; TYM, horizontal diameter of tympanum; FAL, forearm length; HDL, hand length; TL, tibia length; FL, foot length; VTL, number of vomerine teeth on the right side; VTR, number of vomerine teeth on the left side.

Measurement	Males (N = 26)	Females (N = 19)	Juveniles (N= 14)
SVL	30.2 \pm 1.7 (25.7-33.5)	31.2 \pm 1.7 (27.1-34.0)	18.6 \pm 3.7 (11.7-23.7)
HL	9.2 \pm 1.0 (7.6-11.0)	9.1 \pm 1.1 (8.0-11.0)	6.0 \pm 1.5 (3.9-8.4)
HW	11.1 \pm 0.7 (9.1-12.6)	11.4 \pm 0.6 (10.5-12.5)	7.0 \pm 1.5 (4.6-9.6)
SL	4.9 \pm 0.4 (3.7-5.8)	4.7 \pm 0.5 (4.0-5.6)	3.0 \pm 0.6 (1.9-4.0)
EN	2.7 \pm 0.2 (2.1-3.2)	2.8 \pm 0.2 (2.4-3.1)	1.7 \pm 0.3 (1.0-2.4)
IN	2.8 \pm 0.2 (2.5-3.1)	2.9 \pm 0.1 (2.7-3.3)	1.9 \pm 0.3 (1.3-2.3)
EL	3.2 \pm 0.2 (2.7-3.6)	3.3 \pm 0.1 (3.0-3.5)	2.2 \pm 0.3 (1.6-2.7)
IO	3.0 \pm 0.3 (2.4-3.4)	3.1 \pm 0.4 (2.5-3.8)	2.0 \pm 0.5 (1.3-3.0)
TYM	1.8 \pm 0.3 (1.3-2.3)	1.9 \pm 0.3 (1.5-2.5)	1.0 \pm 0.3 (0.5-1.5)
FAL	6.7 \pm 0.4 (5.6-7.3)	6.9 \pm 0.3 (6.5-7.7)	4.2 \pm 1.0 (2.5-5.5)
HDL	6.8 \pm 0.4 (5.5-7.4)	7.2 \pm 0.4 (6.6-8.0)	4.2 \pm 1.0 (2.6-5.7)
TL	15.2 \pm 0.8 (13.7-16.9)	16.0 \pm 0.7 (14.4-17.0)	9.2 \pm 2.3 (5.2-17.0)
FL	14.8 \pm 0.9 (13.4-16.2)	15.6 \pm 0.8 (14.4-16.8)	8.9 \pm 2.3 (5.2-12.4)
VTL	12.1 \pm 1.3 (10-15)	12.9 \pm 1.9 (10-19)	8.7 \pm 3.0 (0-12)
VTR	11.6 \pm 1.3 (9-15)	12.7 \pm 1.1 (11-16)	8.1 \pm 3.4 (0-13)

Lower lip with a medial projection that fits into an indentation in upper lip. Choanae widely separated. Vomerine teeth present, located posterior to and between choanae; teeth in straight or slightly arched transverse rows, often irregularly arranged (occasionally there is a double row of teeth on one side); adult teeth 9-19, with no apparent relation between number of teeth and regularity of arrangement. Juveniles have fewer teeth, 0-13 (one juvenile 11.7 mm SVL has no teeth at all, number of teeth increases with size among juveniles), and also exhibit irregular tooth arrangement in most individuals (including one double row in a juvenile 14.0 mm SVL). Maxillary teeth present.

Arms short and robust. Forearm as long as hand, usually with prominent row of tubercles on the distal side (present in 100% of the Kaieteur specimens, 40% of the Ayanganna specimens, 53% of the Wokomung specimens

and 75% of the Merume specimens). Finger lengths in order of decreasing size III > I > II > IV; first finger slightly longer than second; finger tips rounded, not expanded; fingers without webbing or fringes. Two large prominent metacarpal tubercles; outer metacarpal tubercle circular, 1.5-2X size of ovoid inner metacarpal tubercle; subarticular tubercles well developed, ovoid, that on thumb largest, almost equal to inner metacarpal tubercle; palmar tubercles present; supernumerary tubercles present, rounded. Nuptial asperities absent (Figure 2).

Legs short and robust, shanks slightly longer than thighs. Toe lengths in order of decreasing size IV > III > V > II > I; toe tips expanded into small discs [state D of Heyer (1973)], discs not flattened; toes without webbing or fringes. Two prominent small metatarsal tubercles; inner metatarsal tubercle ovoid, 2-3X size of rounded



Figure 1 - Lateral profile of head of *Leptodactylus lutzi*. Top, male, ROM 43451; bottom, female, 43441. Scale bar = 5 mm. Drawings AL.



Figure 2 - Ventral views of (left) right hand and (right) right foot of a male *Leptodactylus lutzi* from Kaieteur National Park (IRSNB 13954). Photographs PJRK.

outer metatarsal tubercle; subarticular tubercles well developed, ovoid; supernumerary tubercles present, rounded; sole of foot with several distinct tubercles; lower surface of tarsus with distinct white-tipped tubercles; tarsal fringe strongly developed in males, usually in contact with inner metatarsal tubercle, in females less well-developed, often not in contact with inner metatarsal tubercle; weak metatarsal fold formed by a row of tubercles present in some specimens (Figure 2).

Upper surfaces, including top of head and eyelids, with numerous small warty tubercles; a short postorbital glandular ridge, often prominent but may be represented only by a dark bar; dorsolateral and mid-dorsal glandular folds absent or barely visible; glandular belly fold present. Pustules and folds may be lost or less visible due to preservation. Two small black lumbar glands (Figure 3 B-D) are present in all but the smallest juveniles from Kaieteur,

Ayanganna and Wokomung. In the six adult specimens from Merume Mountains the glands are visible in three individuals, although smaller than in specimens from other locations; in the other three individuals the glands are not visible.

Color in life - *Leptodactylus lutzi* exhibits a remarkable color-pattern polymorphism (Figures 4-5). We recognize five major color patterns among our sample: (Pattern A) dorsal ground color dark brown, grey or black with no or a barely discernible pattern; (Pattern B) dorsal ground color light to medium grey with well-defined pattern, characterized by a strongly marked dark brown to black interorbital bar and postorbital ridges, chevron between shoulders almost continuous with round lumbar spots and irregular dark brown to black markings on back; (Pattern C) similar to the preceding pattern, but with dorsal ground color light grey, brown or

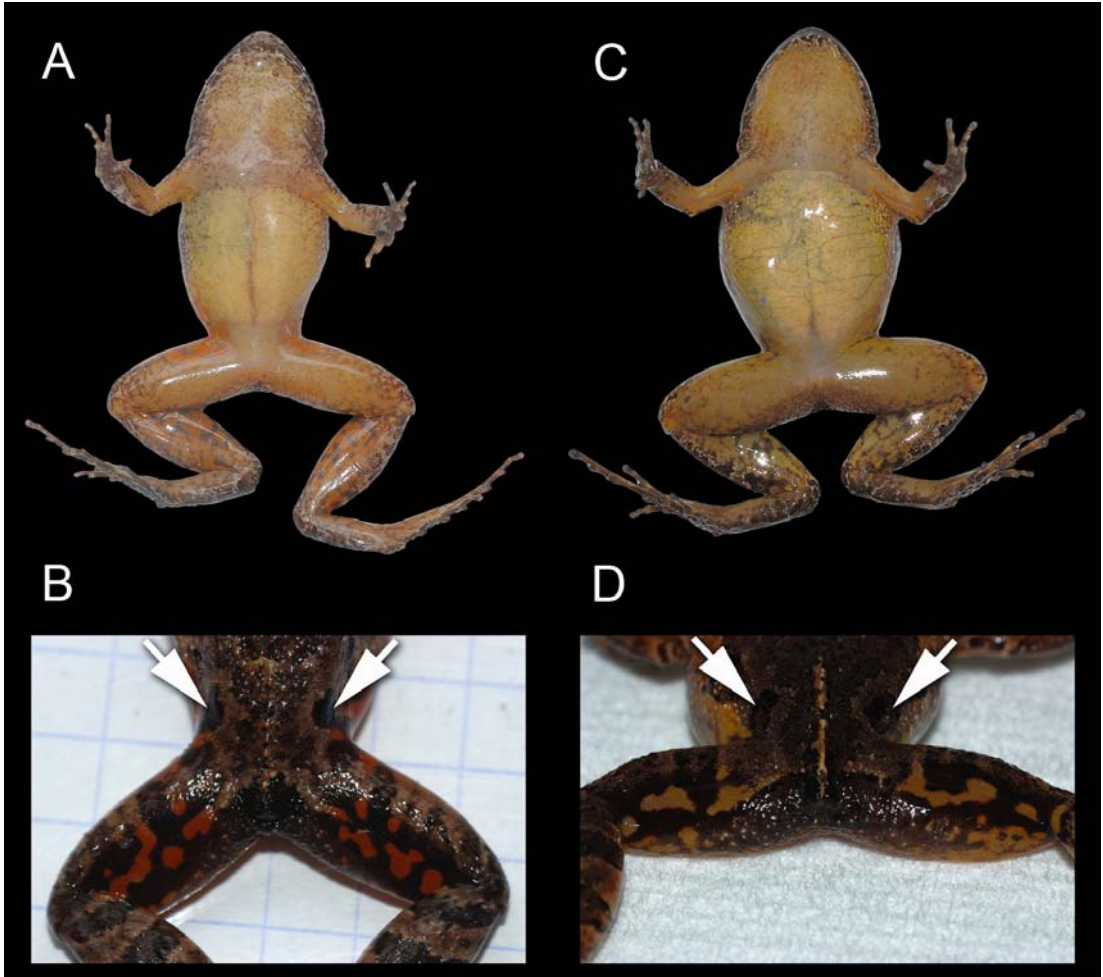


Figure 3 - (A) Ventral face of a male (IRSNB 13946) *Leptodactylus lutzi* in life; (B) Posterior surface of thighs of the same specimen; (C) Ventral face of a female (IRSNB 13945) *L. lutzi* in life; (D) Posterior surface of thighs of the same specimen. White arrows show black lumbar glands. Photographs PJRK.

reddish brown, with lighter, smaller, and much less evident markings on back (some of the markings may be absent); (Pattern D) rather similar to pattern B but with dark brown to black mottling on dorsum instead of well-defined markings; (Pattern E) dorsal ground color dark grey to black with large orange to orangish brown oblique lateral stripe; darker markings on back may be discernible or not.

There are many discrete variations within each major pattern: many specimens have a white stripe passing below tympanum from eye to arm insertion (95% of specimens examined); in some this light stripe is expanded and encompasses the tympanum or a part of it (62% of the Kaieteur specimens, 40% of the Ayanganna specimens, 32% of the Wokomung specimens and 38% of the Merume specimens),



Figure 4 - Color-pattern polymorphism in living *Leptodactylus lutzi* and nesting chamber. (A) Pattern A, IRSNB 13956, male 30.4 mm SVL, Kaieteur National Park; (B) Pattern B, IRSNB 13953, female 34.0 mm SVL, Kaieteur National Park; (C) Pattern C, IRSNB 13950, male 29.8 mm SVL, Kaieteur National Park; (D) Pattern D, IRSNB 13946, male 29.9 mm SVL, Kaieteur National Park; (E) Pattern E, IRSNB 13945, female 32.4 mm SVL, Kaieteur National Park; (F) Nesting chamber. Photographs PJRK.

while in others the stripe is much narrower (35% of the Kaieteur specimens, 40% of the Ayanganna specimens, 63% of the Wokomung specimens and 63% of the Merume specimens),

or absent (4% of the Kaieteur specimens, 20% of the Ayanganna specimens, 5% of the Wokomung specimens). Several specimens from Mount Ayanganna (20%) and Mount Wokomung

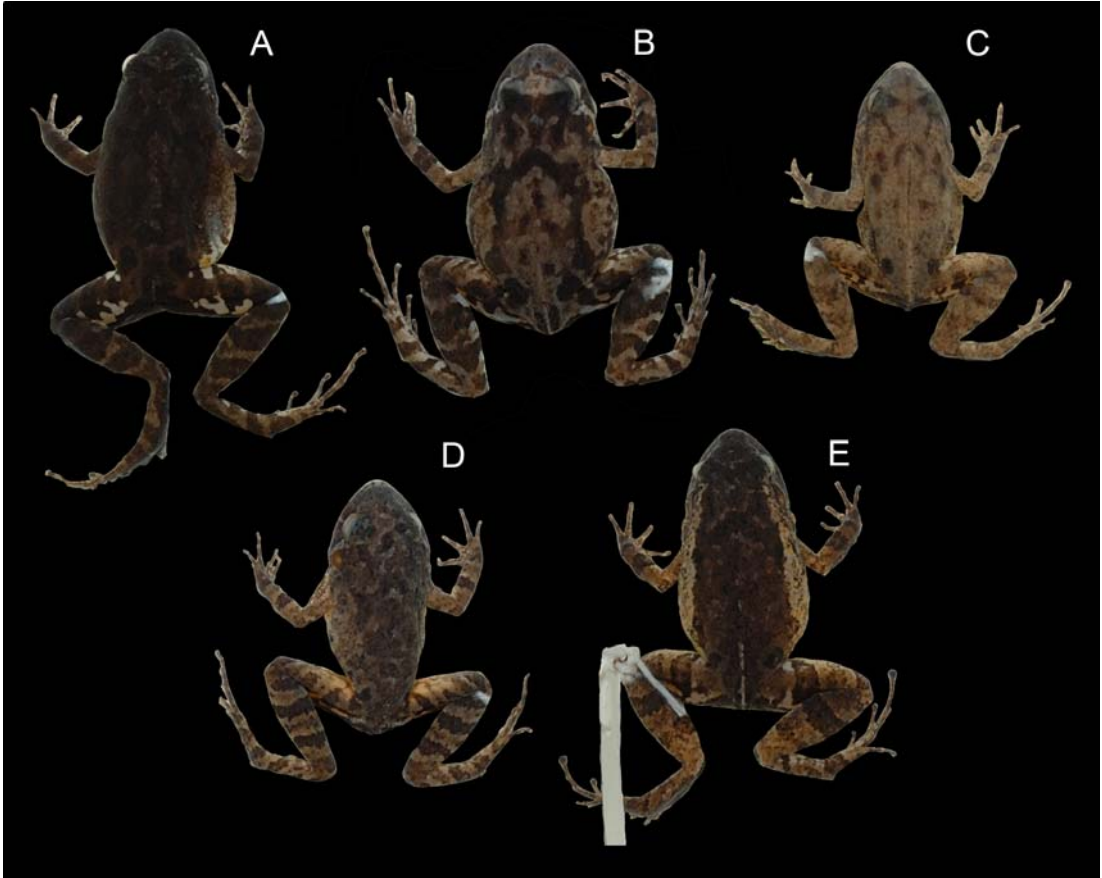


Figure 5 - Color-pattern polymorphism in preserved *Leptodactylus lutzi*. (A) Pattern A, IRSNB 13957, female 32.9 mm SVL, Kaieteur National Park; (B) Pattern B, IRSNB 13953, female 34.0 mm SVL, Kaieteur National Park; (C) Pattern C, IRSNB 13950, male 29.8 mm SVL, Kaieteur National Park; (D) Pattern D, IRSNB 13946, male 29.9 mm SVL, Kaieteur National Park; (E) Pattern E, IRSNB 13945, female 32.4 mm SVL, Kaieteur National Park. Photographs PJRK.

(42%) have a diamond-shaped light patch between eyes, sometimes extending onto snout; this patch (never present in Pattern E specimens) is rare in specimens from KNP (less than 12%) and absent in the Merume specimens. The black postorbital glandular ridge may sometimes touch the chevron, making the chevron resemble an “X” or a “W”. A narrow yellow mid-dorsal stripe is present in many specimens (67% of specimens examined, Figure 5C), often

intermittent and, in some specimens, visible under magnification only. In most specimens of Pattern E, this stripe is broader and distinct in the sacral region (Figure 5E). Spots on posterior surface of thighs are variable in shape (rounded, oval, and sometimes anastomosed), color (pure yellow, yellowish orange or red on a black ground color) and number, but are always present (Figure 3 B-D). In life, ventral surfaces are always yellow to orangish yellow (Figure 3

Table 2 - Frequencies (%) of each major color pattern exhibited in *Leptodactylus lutzi* by locality. Three specimens from Merume Mountains were omitted from the table because of poor preservation.

Locality	A	B	C	D	E
Kaieteur National Park (N = 26)	27	4	38	4	27
Mount Ayanganna (N = 5)	20	0	60	0	20
Mount Wokomung (N = 18)	22	0	34	22	22
Merume Mountains (N = 7)	57	0	0	0	43

A-C), usually suffused with dark grey stippling on throat, chest, and perimeter of belly; amount of ventral pigmentation is variable and not related to color pattern, but a darker dorsum is usually associated with more ventral melanophores. Centre of belly always lacking melanophores. Lower flank usually mottled and bearing many white-tipped tubercles; in most specimens there is a gradual change from dark dorsum to lighter venter, except in individuals with the pattern E, in which the demarcation is sharp. Upper surfaces of arms and legs usually have darker crossbands (1-2 on arms, 2-4 on legs); crossbands are faint in some individuals, especially in specimens exhibiting pattern A. Dark brown or black seat patch is always present. Males, females and juveniles exhibit the same color-pattern polymorphism, but pattern E is rare in females; 13 of 15 (87%) of pattern E are in males. Few individuals may be difficult to confidently assign to a particular color-pattern (especially when poorly preserved), but in most of the cases the five main patterns recognized here are easily distinguished. Frequencies of each major color-pattern exhibited by locality are summarized in Table 2. Regardless of locality, patterns B and D are the least commonly found among our sample (2% and 9%, respectively). Pattern C is the most frequent (34%), patterns A and E are equally common (28 and 29%, respectively). Patterns A and E are the only two patterns found in the Merume Mountains. Pattern B was observed only in Kaieteur National Park. The holotype

of *L. lutzi* (Figure 1 in Heyer 1975) belongs to pattern C.

Color in preservative - The five main patterns remain distinguishable in well preserved specimens. Some pattern E specimens from Merume Mountains retain a red pigment on the upper flanks and limbs which is different from the orange-red that is present in live animals. Some individuals that were grey in life became brownish in preservative, while others kept their grayish ground color. It is sometimes easier to distinguish the dorsal markings in preserved specimens than in living specimens, especially in individuals that exhibit pattern A.

Male secondary sexual characters - Males, including small specimens that were recognized as such, have a projecting shovel-shaped snout; we hypothesize that this fleshy proboscis is used to excavate underground nesting chambers; it is always absent in females. Males are slightly smaller than females, averaging 30.2 mm SVL (SD = 1.7, N = 26, max 33.5 mm) vs. 31.2 mm SVL (SD = 1.7, N = 19, max 34.1 mm) in females. Most males have a slightly distended subgular vocal sac with a greater number of melanophores located laterally on throat. Extent of tarsal fringe seems to be sexually dimorphic, with a more marked flap in males than in females.

Advertisement call - The call data refer to two of the three specimens recorded (IRSNB 13955 and IRSNB 13956); extraction of

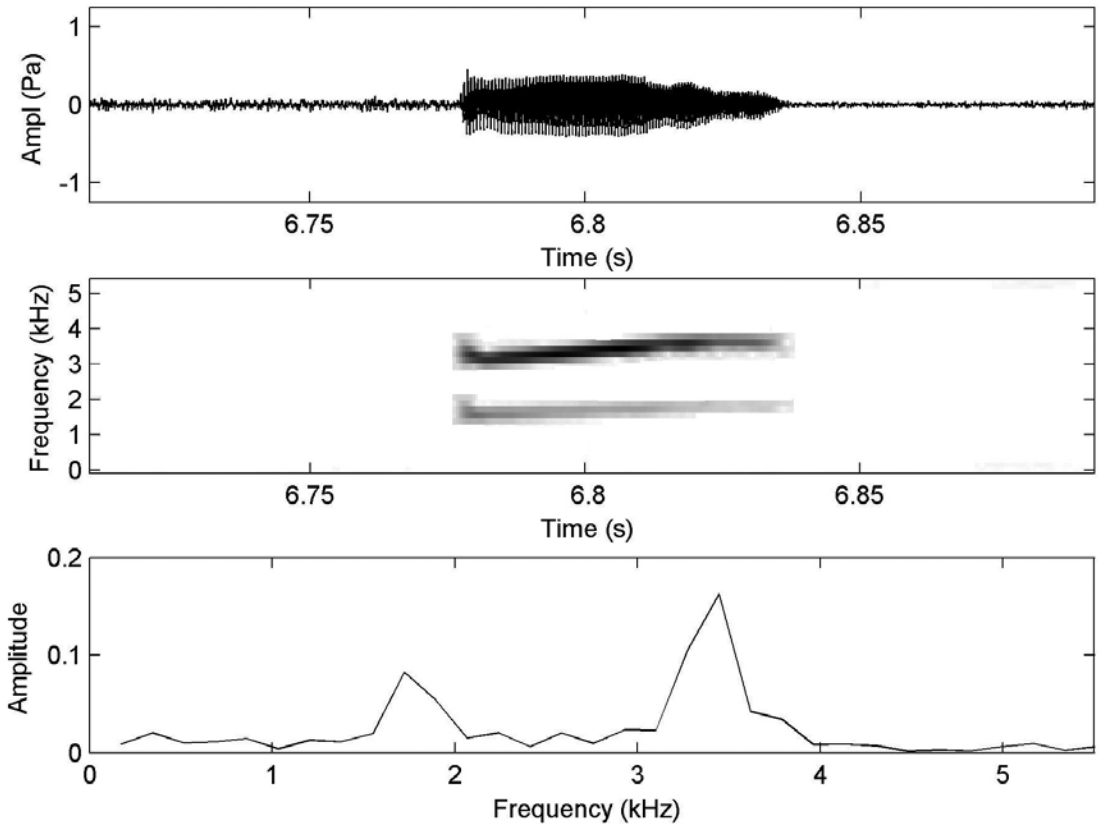


Figure 6 - Oscillogram (top), spectrogram (middle) and power spectrum (bottom) of the advertisement call of *Leptodactylus lutzi* (IRSNB 13955, recorded on 25 March 2006 at 22:40 h in Kaieteur National Park, Guyana; air temperature ca. 25°C).

measurements was not possible from the third specimen (unvouchered, long distance recording), and only call rate (calls/minute) was obtained from that individual. Only one call was analyzed for each vouchered male. The advertisement call of *Leptodactylus lutzi* (Figure 6) is a sequence of regular notes repeated about 17–23 times per minute. These notes last 41–64 ms (mean 54.27 ± 9.96 ms). The fundamental and dominant frequencies are 1722 Hz (1636–1808 Hz) and 3445 Hz (3273–3617 Hz), respectively. The call of *L. lutzi* is slightly frequency-modulated, with frequency modulation (FM) between 458–587 Hz (mean

528.67 ± 43.7 Hz). Call rise time (CRT) is between 20.2–35 ms (mean 29.01 ± 4.97 ms). No pulse structure or upper harmonics were detected. Table 3 summarizes some acoustic parameters for Guianan and Amazonian species of the *Leptodactylus marmoratus* group.

Revised diagnosis - *Leptodactylus lutzi* differs from other members of the *L. marmoratus* species group by its advertisement call and the following combination of characters: (1) large size (males 25.7–33.5 mm SVL, females 27.1–34.1 mm SVL); (2) forearm tubercles present; (3) lower surface of tarsus

Table 3 - Summary of some acoustic parameters of the advertisement call of *Leptodactylus lutzi* in comparison with other Guianan and Amazonian *Leptodactylus* of the *marmoratus* species group. Abbreviations: FF, fundamental frequency; DF, dominant frequency; Call rate, call rate. Compare also with Table 6 in Angulo *et al.* (2003: 501).

Species	FF (Hz)	DF (Hz)	Call length (ms)	Call rate	Locality	Source
<i>L. andreae</i>	2190-2230	4100-4430	60-100	49-144	Amazonas, Brazil	Zimmerman and Bogart 1984
<i>L. andreae</i>	2316-2692	4557-5493	44.5-85.7	67.8	Saint-Eugène, French Guiana	Boistel <i>et al.</i> 2006
<i>L. cf. andreae</i>	2247.7-2466.5	2247.7-2466.5	21.2-37.7	30-78	Cusco, Peru	Angulo and Icochea 2003
<i>L. dipryx</i>	2180.8-2281.7	4200-4502.9	56.6-88.3	52.6-128.4	Santa Cruz, Bolivia	Márquez <i>et al.</i> 1995
<i>L.</i> "Forest Type I"	2128.4-2585.9	4415.9-5052.4	155.50-259.25	6-36	Tambopata, Peru	Angulo <i>et al.</i> 2003
<i>L.</i> "Forest Type II"	2028.9-2466.5	4057.9-4953	191.98-505.75	15-31.2	Tambopata, Peru	Angulo <i>et al.</i> 2003
<i>L.</i> "Forest Type III"	2208-2679.5	4654.6-5338.8	37.05-89.98	48-60	Tambopata, Peru	Angulo <i>et al.</i> 2003
<i>L. hylaedactylus</i>	1949.4-2208	3958.4-4475.6	34.77-62.27	162-252	Tambopata, Peru	Angulo <i>et al.</i> 2003
<i>L. hylaedactylus</i>	2079.8-2463.5	4200-4785.6	43-69.2	117.8-149.6	Santa Cruz, Bolivia	Márquez <i>et al.</i> 1995
<i>L. hylaedactylus</i>	ca. 1800-2000	3200-4000	59.87 and 73.11	-	Amazonas, Brazil	Schneider <i>et al.</i> 1988
<i>L. hylaedactylus</i>	1800-2300	3400-4500	80	150	Pangana, Peru	Schlüter 1980
<i>L. heyeri</i>	1815-1878	3568-3844	136.87-184.5	33.6	Saint-Eugène, French Guiana	Boistel <i>et al.</i> 2006
<i>L. lutzi</i>	1636-1808	3273-3617	41-64	17-23	Kaieeteur National Park, Guyana	This study

with distinct white-tipped tubercles; (4) males with yellow to orangish yellow throat and belly; (5) toe discs not flattened; (6) tarsal fringe strongly marked in males, often less visible in females; (7) mid-dorsal and dorsolateral folds absent or slightly visible; (8) white tubercles on tibia; (9) dark triangular seat patch present; (10) posterior surface of thigh black with distinct yellow, orange or red spotting or mottling.

Distribution and habitat - Up to this point, *Leptodactylus lutzi* was known only from three localities in Guyana: the holotype is from “Chinapoon River, upper Potaro”, the two paratypes are from “Demerara Falls” (Heyer 1975), and Señaris and MacCulloch (2005) reported the species from Mount Ayanganna. As pointed out by Heyer (1975), the type locality is probably the Chenapou River (spelled “Chenapowu” River by Heyer) (04°59’N, 59°35’W, elevation 448 m), a stream south of the Amerindian village of Chenapou, about 54 km SW of Kaieteur Falls. The exact location of “Demerara Falls” is unknown to us, but we doubt that it is located on the Demerara River, which is located to the east of the highland habitat of *L. lutzi*. Actually “Demerara Falls” is probably located in the upper Mazaruni or upper Potaro area since *L. lutzi* has never been reported outside the Pakaraima Mountains in spite of extensive surveys in the Iwokrama Forest (Donnelly *et al.* 2004, 2005) and at Mabura Hill Forest Reserve (Ernst *et al.* 2005), two localities located closer to the Demerara River. Our specimens were collected from elevations ranging from 430-1400 m and substantially expand the distribution of the species to include most of the eastern part of the Pakaraima Mountains, west-central Guyana (Figure 7).

Leptodactylus lutzi is a terrestrial inhabitant of the submontane and lower montane primary forests of the Pakaraimas (ter Steege 2001). It is found in closed-canopy forests and was never observed in disturbed areas. Due to their peculiar reproductive habits (see below), adults do not appear to be dependent on bodies of water.

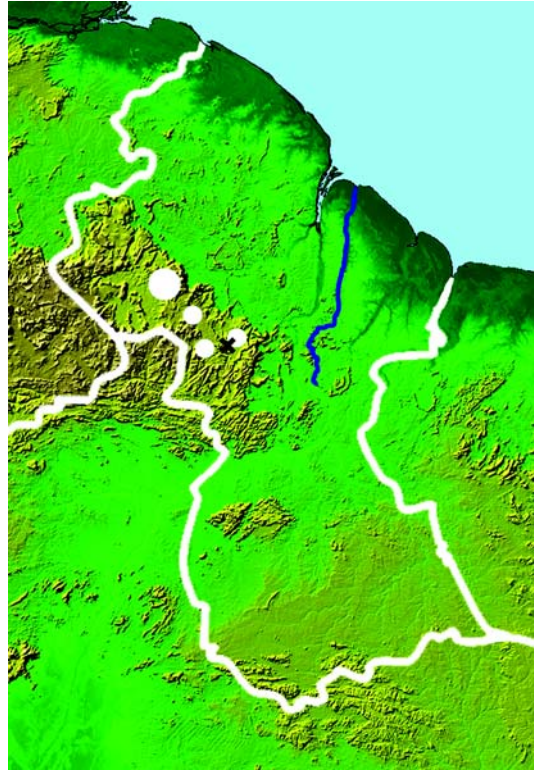


Figure 7 - Map of Guyana showing the distribution of *Leptodactylus lutzi* (white dots). Black x = type locality, the blue line indicates the Demerara River. Map courtesy NASA/JPL.

Leptodactylus lutzi may be locally common; specimens were found in or on the leaf litter.

Reproductive biology – *Leptodactylus lutzi* is mainly nocturnal. Males call from the surface of or under the leaf litter, usually at night during heavy rains; in KNP several males were calling on a late afternoon after a short rainfall in March 2006.

Reproduction appears to be constrained to the wettest months of the year. No males were calling during dry periods; this is to be expected since excavation of nesting chambers requires wet soils. Many calling males were observed in March 2006, which was exceptionally rainy.

Courtship was observed by PJRK and Paul Benjamin in the southeastern part of the park on 19 March 2006 at 21:10 h. Rain was falling heavily that night and many males were calling not far from a small trail within the primary forest. No territorial interaction was observed and the call emitted during courtship sounded identical to the advertisement call (not recorded). A female was detected on the ground, attracted by a male that was calling energetically. The male was probably trying to lead the female into an already excavated nesting chamber located between roots at the base of a tree, far from any body of water (Figure 4F). Chamber construction was not observed. The male was calling adjacent to the chamber's entrance and when the female approached very close, without touching him, he entered the chamber, head first. Once in the chamber he resumed calling. The female appeared to miss the entrance and disappeared into the leaf litter. A few seconds later the male put its head outside the hole, calling constantly. The female reappeared, but missed the entrance several times. Each time the male emerged from the chamber and called at the entrance until the female reappeared, at which point he re-entered the chamber, calling continuously. After several minutes, the female found the entrance and followed the male into the nesting chamber; at this time we decided to leave the pair and return the next day. The next morning we took several photographs of the exterior of the chamber, then opened it. The chamber consisted of a spherical hole with no entrance tunnel (no measurements taken). The nesting chamber was empty and we speculated that the mating process finally failed. Seven females collected in KNP in January, March, July and December have 3-10 enlarged white ova of 0.9-4.4 mm diameter. No enlarged ova were observed in specimens from Ayanganna or Merume, collected in October and August respectively; of the eight adult females collected from Wokomung in October and November, only one contained slightly enlarged ova (1 mm diameter).

Discussion

The specimens of *L. lutzi* examined in this study conform to the original description (Heyer 1975). Any differences between the description in Heyer (1975) and this paper are because the latter is based on a larger number of specimens, from a wider distribution.

The advertisement call of *Leptodactylus lutzi* can be distinguished from the calls of all the Guianan and Amazonian members of the *L. marmoratus* species group by the combination of lower fundamental (1636-1808 Hz) and dominant frequencies (3273-3617 Hz) (which is consistent with an increase in the body size) and lower call rate (17-23 notes/min). Like in all other members of the *L. marmoratus* species group, with exception of *L. cf. andreae* (Angulo and Icochea 2003), and *L. marmoratus* from Boracéia, São Paulo, Brazil (Heyer *et al.* 1990, see also Kwet and Angulo 2002), the dominant frequency of the call of *L. lutzi* is the second harmonic.


Morphological evidence suggests that males of *Leptodactylus lutzi* may excavate underground nesting chambers using their shovel-shaped snout, as reported in males of the *L. fuscus* group (Martins 1988, Freitas *et al.* 2001, Reading and Jofré 2003, Giaretta and Kokubum 2004) and an undescribed species of the *L. marmoratus* group (Kokubum and Giaretta 2005). Like males of the *L. fuscus* group (Martins 1988, Giaretta and Kokubum 2004), *L. lutzi* males lead females to a previously excavated underground nesting chamber. As far as we know, this behavior is shared by at least three species of the *L. marmoratus* group: *L. diptyx* (De la Riva 1995, 1996), an undescribed species from Minas Gerais, southeastern Brazil (Kokubum and Giaretta 2005) and an undescribed species from Acre, western Brazil (Kokubum and Souza, unpublished data). The tadpole of *L. lutzi* remains unknown, but as nesting chambers are built far away from any body of water we hypothesize that it may be endotrophic and that complete development may occur within the

chamber [mode 22 of Duellman and Trueb (1986)], like in other species of the *L. marmoratus* group (Heyer and Silverstone 1969, Lutz 1947). Few eggs and large diameter of ova also support the terrestrial mode hypothesis.

Few herpetological surveys have been conducted in Guyana and the country's herpetofauna remains poorly known. As stated above, besides *Leptodactylus lutzi*, only two species of the *L. marmoratus* group are reported from Guyana: *L. andreae* and *L. hylaedactylus*. We found only a few published records of these species in Guyana. *Leptodactylus andreae* is reported from the extreme south of the country, north of Acarai Mountains and Shudikar-wau (Heyer 1973), from Iwokrama Forest (Donnelly *et al.* 2004, 2005) and Mabura Hill Forest Reserve (Ernst *et al.* 2005). In Guyana, the species has not been reported from the Pakaraima region and could be absent from the area. *Leptodactylus hylaedactylus* seems more widespread, being reported from several localities throughout Guyana, from Yarikita River in the northwest to Marudi in the south (Heyer 1973). The species is absent from Iwokrama Forest (Donnelly *et al.* 2004, 2005) and Mabura Hill Forest Reserve (Ernst *et al.* 2005), but it has been reported from Membaru River in the Pakaraima region (Heyer 1973). It must be noted that RDM and AL collected several specimens of a possibly undescribed member of the *L. marmoratus* species group on Mount Wokomung.

Acknowledgements

We thank Paul Benjamin, Giuliano "Kinky" Seegobin, Samir Khan, Brad Hubley and Carter Cox for field assistance, and the Rahaman family (Menzi's Landing) for providing logistic support. Les Minter (UL) provided distribution data and kindly allowed us to examine specimens he collected in the Merume Mountains. Sébastien Bruaux and Christophe De Mey (IRSNB) provided technical help in Brussels. We warmly acknowledge the enthusiastic and

helpful support of the Prime Minister of Guyana, the Honorable Samuel Hinds, and that of Patrick Gomes and Myrna Vincke from the Embassy of Guyana, Brussels. Fieldwork of PJRK was funded by the DGDC (Directorate-General for Development Cooperation) through the Belgian Focal Point to the Global Taxonomy Initiative. Fieldwork of RDM and AL was made possible with the generous support of the ROM Reproductions Acquisitions Fund and the ROM Centre for Biodiversity and Conservation Biology. Research and export permits for the specimens (research permits 121004BR019, 180604BR011, 120704BR014, 030605BR006; export permits 100804SP010, 191104SP016, 031204SP017, 191205SP011, 040406SP014, 040706SP017) were obtained thanks to Indarjit Ramdass, Ramesh Lilwah, Annie Pitamber and Clydecia McClure of the Environmental Protection Agency (EPA), Guyana, and Michelle Kalamandeen and Calvin Bernard of the University of Guyana. Finally we thank Ariadne Angulo and an anonymous reviewer for their critical reading of the manuscript and helpful comments. This is contribution 333 of the Centre for Biodiversity and Conservation Biology, ROM and number 118 in the Smithsonian's Biological Diversity of the Guiana Shield Program publication series. 

References

- Almeida, A. P. and A. Angulo. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the state of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. *Zootaxa* 1334: 1–25.
- Angulo, A. and J. Icochea. 2003. *Adenomera* cf. *andreae* (NCN). Vocalization. *Herpetological Review* 34: 48–49.
- Angulo, A., R. B. Coccoft and S. Reichle. 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Peru. *Herpetologica* 59: 490–504.
- Boistel, R., J.-C. de Massary and A. Angulo. 2006. Description of a new species of the genus *Adenomera* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from French Guiana. *Acta Herpetologica* 1: 1–14.
- Coccoft, R. B. and M. J. Ryan. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour* 49: 282–303.

- De la Riva, I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan localities. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 15–29.
- De la Riva, I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay Basin. *Journal of Herpetology* 30: 556–558.
- Donnelly, M. A., M. H. Chen and G. G. Watkins. 2004. Sampling amphibians and reptiles in the Iwokrama Forest ecosystem. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 154: 55–69.
- Donnelly, M. A., M. H. Chen and G. G. Watkins. 2005. The Iwokrama Herpetofauna: An Exploration of Diversity in a Guyanan Rainforest. Pp. 428–460 in M. A. Donnelly, B. I. Crother, C. Guyer, M. H. Wake and M. E. White (eds.), *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective*. University of Chicago Press.
- Duellman, W. E. and R. A. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia* 1983: 639–649.
- Duellman, W. E. and L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill Book Co., New York. 670 pp.
- Ernst, R., M.-O. Rödel and D. Arjoon. 2005. On the cutting edge – The anuran fauna of the Mabura Hill Forest Reserve, Central Guyana. *Salamandra* 41: 179–194.
- Freitas, E. F. L., E. F. Spirandeli-Cruz and J. Jim. 2001. Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae). *Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia, PUCRS, Série Zoologia* 14: 121–132.
- Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. de Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drewes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green and W. C. Wheeler. 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–370.
- Giaretta, A. A. and M. N. C. Kokubum. 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lays eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). *Herpetozoa* 16: 115–126.
- Gridi Papp, M. 2004. Sound Ruler, V0941. <http://soundruler.sourceforge.net>.
- Hayek, L. A., W. R. Heyer and C. Gascon. 2001. Frog morphometrics: a cautionary tale. *Alytes* 18: 153–177.
- Heyer, W. R. 1973. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science, Natural History Museum, Los Angeles County* 251: 1–50.
- Heyer, W. R. 1975. *Adenomera lutzi* (Amphibia: Leptodactylidae), a new species of frog from Guyana. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 88: 315–318.
- Heyer, W. R. and P. A. Silverstone. 1969. The larva of the frog *Leptodactylus hylaedactylus* (Leptodactylidae). *Fieldiana, Zoology* 51: 141–145.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. Cruz, O. L. Peixoto and C. E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia, São Paulo* 31: 231–410.
- Kokubum, M. N. C. and A. A. Giaretta. 2005. Reproductive ecology and behavior of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: systematics implications. *Journal of Natural History* 39: 1745–1758.
- Kwet, A. and A. Angulo. 2002. A new species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) from the Araucaria forest of Rio Grande do Sul (Brazil), with comments on the systematic status of southern populations of the genus. *Alytes* 20: 28–43.
- Lutz, B. 1947. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia* 1947: 242–252.
- Márquez, R., I. De la Riva and J. Bosch. 1995. Advertisement calls of Bolivian Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *Journal of Zoology* 237: 313–336.
- Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48: 969–977.
- Reading, C. J. and G. M. Jofré. 2003. Reproduction in the nest building vizcacheras frog *Leptodactylus bufonius* in central Argentina. *Amphibia-Reptilia* 24: 415–427.
- Schlüter, A. 1980. Bio-akustische untersuchungen an leptodactyliden in einem begrenzten gebiet des tropischen regenwaldes von Peru. *Salamandra* 16: 227–247.
- Schneider, H., G. Joermann and W. Hödl. 1988. Calling and antiphonal calling in four neotropical anuran species of the family Leptodactylidae. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 92: 77–103.
- Señaris, J. C. and R. D. MacCulloch. 2005. Amphibians. Pp. 9–23 in T. Hollowell and R. P. Reynolds (eds.), Checklist of the Terrestrial Vertebrates of the Guiana Shield. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 13.
- ter Steege, H. 2001. *National Vegetation Map of Guyana*. Guyana Forestry Commission: Georgetown.
- Zimmerman, B. L. and J. P. Bogart. 1984. Vocalizations of primary forest frog species in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 14: 473–519.

Appendix I - Specimens Examined

- Leptodactylus andreae* - FRENCH GUIANA: **Régina:** Pic Matécho (03°45' N, 53°02' W, ca. 400 m), IRSNB 13004, IRSNB 13016, IRSNB 13023. **Roura:** Crique Bagot, Dégrad Kwata (04°32' N, 52°33' W, ca. 30 m), IRSNB 12766, IRSNB 13964-66. **Saül:** Saül, Montagne Belvédère (03°37' N, 53°10' W, ca. 250 m), IRSNB 12752, IRSNB 12891, IRSNB 12897, IRSNB 12981-87, IRSNB 12903, IRSNB 12937.
- Leptodactylus heyeri* - FRENCH GUIANA: **Roura:** Crique Bagot, Dégrad Kwata (04°32' N, 52°33' W, ca. 30 m), IRSNB 13963. **Saül:** Saül, Montagne Belvédère (03°37' N, 53°10' W, ca. 250 m), IRSNB 12985.
- Leptodactylus hylaedactylus* - GUYANA: **Barima-Waini:** Baramita (07°22' N, 60°29' W, ca. 100 m), ROM 22760.
- Leptodactylus lutzi* - GUYANA: **Cuyuni-Mazaruni:** Mount Ayanganna: base (05°25' N, 59°58' W, 850 m), ROM 40155. Northeast plateau (05°24' N, 59°57' W, 1500 m), ROM 39998-9, ROM 40165, ROM 40167, USNM 546152. Merume Mountains: 06°10' N, 60°26' W, 700m, ROM 44126-7. 06°02' N, 60°16' W, 614 m, ROM 44128-9. 05°56' N, 60°13' W, 930m, ROM 44130-2. Partang vicinity (06°03' N, 60°07' W, elevation unknown), ROM 44123-5. **Potaro-Siparuni:** Kaieteur National Park: Tukeit trail (05°11' N, 59°28' W, elevation ca. 480 m), IRSNB 13937, IRSNB 13939-42, IRSNB 13944-50, IRSNB 13959. Muri Muri trail (05°10' N, 59°29' W, elevation ca. 430 m), IRSNB 13938. Arthur Simon's trail, right bank Potaro River (05°09' N, 59°29' W, elevation ca. 440 m), IRSNB 13943. Sir Donald's trail, near base camp #2 (05°08' N, 59°25' W, elevation ca. 540 m), IRSNB 13951, IRSNB 13955-58. Base camp #2 Elinkwa (05°08' N, 59°25' W, elevation ca. 530 m), IRSNB 13952-53, IRSNB 13960-61. Amu trail (05°08' N, 59°24' W, elevation ca. 580 m), IRSNB 13954, IRSNB 13962. Mount Wokomung: northeast, between base of mountain and Potaro River (05°08' N, 59°49' W, 700 m), ROM 43437-43. North slope (05°07' N, 59°49' W, 1230 m), ROM 43444-52. North slope (05°06' N, 59°51' W, 1400 m), ROM 43453-55.

Anexo 3.

Kokubum, M. N. C. & Sousa, M. B. 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus aff hylaedactylus* from North of Brazil. South American Journal of Herpetology, 3(1): 15-21.

REPRODUCTIVE ECOLOGY OF *LEPTODACTYLUS* AFF *HYLAEDACTYLUS* (ANURA, LEPTODACTYLIDAE) FROM AN OPEN AREA IN NORTHERN BRAZIL

MARCELO N. DE C. KOKUBUM^{1,2,4} AND MOISÉS BARBOSA DE SOUSA³

¹ Laboratório de Taxonomia, Ecologia e Sistemática de Anuros Neotropicais, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil. E-mail: mnckokubum@unb.br

² Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília – UnB, Caixa Postal 04457, 70919-970, Brasília, DF, Brasil.

³ Universidade Federal do Acre, Departamento de Ciências da Natureza, Campus Universitário, BR 364, Km 04, Distrito Industrial, CEP 69915-900, Rio Branco, AC, Brasil. E-mail: moisebs@terra.com.br

⁴ Corresponding author.

ABSTRACT. Species of the genus *Leptodactylus* formerly referred to the genus *Adenomera* and now included in the *Leptodactylus marmoratus* species group are known to deposit eggs in foam nests in underground chambers. In this paper we detail the reproductive biology of a species of *Leptodactylus* (formerly *Adenomera*) from an open area in the Amazonian biome. We observed the breeding site, courtship behaviour, structure of underground chambers, and described the advertisement call and tadpole morphology. *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* was found breeding in grasses (*Brachiaria*) and gardens in non-flooded areas, using underground chambers to lay its eggs. Underground chambers (n = 5) were simple constructions: a spherical chamber with no tunnel. We found tadpoles at different stages of development and obtained information about foam nest characteristics, time of hatching, size at metamorphosis, and fecundity. We tested in the laboratory the ability of tadpoles to generate foam independently of parents. The ability of the tadpoles to generate foam independently of the parents could represent a synapomorphy of the species of the *Leptodactylus fuscus*, *pentadactylus* and *marmoratus* species groups. The advertisement call of the species studied herein differs from other Amazonian *Leptodactylus* species and could represent a new species of this genus.

KEYWORDS. *Leptodactylus*, *Adenomera*, behaviour, underground chambers, advertisement calls, tadpoles.

INTRODUCTION

Most papers about reproductive biology of amphibians treat fecundity, diet, reproductive modes, vocalization, and courtship behavior (Martins, 1993; Ramos and Haddad, 2005; Silva *et al.*, 2005). However, reproductive biology of many species, including frogs of the *Leptodactylus marmoratus* species group (formerly *Adenomera*) is unknown or poorly understood (De La Riva, 1995; Mercolli *et al.*, 1995; Almeida and Angulo, 2002; 2006; Kokubum and Giaretta, 2005; Kok *et al.*, 2007).

Members of the family Leptodactylidae (*sensu* Frost *et al.*, 2006) are known to create foam nests and are widely distributed in the Neotropics (Duellman and Trueb, 1986). Several authors suggested that foam nest construction is an adaptation to avoid clutch desiccation (Heyer, 1969; Lynch, 1971; Hodl, 1990) and predation (Menin and Giaretta, 2003). The genus *Leptodactylus* is distributed in southern North America, South America, and the West Indies and currently includes more than 80 species (Frost, 2007). A recent paper based primarily on molecular data and analysis (Frost *et al.*, 2006) synonymised the genus *Adenomera*, currently containing 11 species (De La Riva, 1996; Boistel *et al.*, 2006; Almeida and Angu-

lo, 2006; Kwet, 2007), with the genus *Leptodactylus*. Like males of the *Leptodactylus fuscus* species group, males of the *marmoratus* species group have an acuminate snout. Females of both groups lay their eggs in underground chambers that may be close or far from permanent or temporary water bodies. Tadpoles are both exotrophic (De La Riva, 1995; Almeida and Angulo, 2002; 2006) or endotrophic (Heyer *et al.*, 1990; Lima *et al.*, 2006; Kokubum and Giaretta, 2005).

In the present paper, we describe the reproductive biology (clutches, fecundity and underground chamber structure), behavior (mating and tadpoles behavior), the call and tadpole morphology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus*, a species of the *Leptodactylus marmoratus* group from an open area in the Amazon biome in Rio Branco Municipality, State of Acre, northern Brazil.

MATERIAL AND METHODS

Field surveys occurred from November 1998 to January 1999 and in December 2005 at Universidade Federal do Acre and Parque Ecológico Chico Mendes, both places located in Rio Branco Municipality (ca. 09°56,800'S and 67°53,100'W; 9°57,750'S and

67°51,520'W; 160 m altitude), State of Acre, northern Brazil. Regional climate is AM (Köppen) tropical humid, with a dry/cold season (May/September) and a wet/warm season (October/April); the pluviometric annual index is upper 2000 mm (Brasil, 1976). Both places present open (grasses or gardens) and forest environments. Data on behavior, habitat of adults, tadpoles and clutches were obtained in the field, while additional observations about larvae were done in the laboratory.

The daily pattern of calling activity was sporadically determined during the 24 hour period ($n = 3$ days). We searched for males, females, courting pairs, tadpoles and foam nests (Scanning Sampling) and made observations of the most relevant events (Continuous Recording) (Martin and Bateson, 1986).

Advertisement calls ($n = 80$ calls from 16 males – 5 calls for male) were recorded with a MD digital recorder (Sony MZR-700) and a directional microphone (Audio-Technica). Calls were digitised and audiospectrograms were prepared in Soundruler (Gridi Papp, 2004) software. Sample rate was set at 22050 Hz, with 16 bit resolution. Fast Fourier Transform (FFT) at 2048 points, frequency resolution at 21.5 Hz, low and high band limit at 1500 and 7000 Hz, respectively, were used for the analyses.

We searched for underground chambers, foam nests, and tadpoles by clearing the grasses from around places where males were found calling (ca. of 2 m diameter). We made plaster casts to determine the structure, shape and size of the underground chambers ($n = 5$) (see Giaretta and Kokubum, 2004).

Data on foam nests were collected in the field to describe the general aspect of the nests and eggs. Hatching of embryos from two nests was observed in the laboratory. Tadpole stages are those of Gosner (1960). Eggs and tadpoles collected at different development stages were carried to the laboratory to confirm identification and to study stage development.

We conducted an experiment on tadpoles in stages 29-36 to test the generation/renovation of foam nests by the tadpoles in absence of the parents. Treatments containing 6 ($n = 1$) and 9 ($n = 1$) tadpoles were prepared. Tadpoles were washed in dechlorinated water to remove all the original foam. Each set of tadpoles was placed in a wet plastic tube, without free water in which the tadpoles could not swim. All the experiments were made in the shade, under natural light (see Kokubum and Giaretta, 2005). The temperature during the experiments ranged from 27-35°C. We made observations of the tadpoles at intervals of 2–4 hours, during two days.

Tadpole morphological terminology follows Altig and McDiarmid (1999). All measurements were made under a stereomicroscope, with an ocular micrometer.

Specimens adults (AAG-UFU 4282, 4283, 4284), tadpoles (AAG-UFU 4267-4273; AAG-UFU 4272 – examined lots of tadpole; AAG-UFU 4295 – figured tadpole), plaster casts (AAG-UFU 4254-4258) and call files are deposited at the Museu de Biodiversidade do Cerrado, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia Municipality, Minas Gerais.

RESULTS

Leptodactylus aff *hylaedactylus* (Figure 1A-B) was found breeding during the rainy season (November to March), in open area environments (grasses) and forest edges, but never in forested areas. Males were found calling amidst grasses and leaves close to the underground chambers. Calling activity began during the day and at the beginning of the night, mainly at sunrise and sunset. During rainy days, males called during 24 h ($n = 2$).

During mating ($n = 1$), we observed a female approaching a calling male and touching him with her snout on his flank. After this, the male started moving toward a previously excavated chamber, ca. 40 cm distant from its initial position (i.e. calling site). When arriving at the underground chamber, the male entered first and was followed by the female. After the female had entered, the couple stayed 2 h in the underground chamber. A few minutes after the female left the chamber the male began to call. On two occasions, resident males were heard emitting territorial calls that differ from the advertisement call. The territorial call was faster (not recorded) and given when an intruding male approached within ca 2 m of the calling male. No physical confrontation was observed.

The advertisement call (Figure 2) of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* consists in the emission of regular notes at a rate of 196-270 per minute (233 ± 22.74), with fundamental frequency between 2067.18-2379.41 Hz (2222.62 ± 83.11) and the dominant frequency between 4134.37-4694.23 Hz (4433.96 ± 148.80). The dominant frequency is the second harmonic. Call duration varies from 17-26 ms (23 ± 3). The call rise time and frequency modulation (change in dominant frequency) are from 4-21 ms (11 ± 5) and from 197-295 Hz (264.25 ± 36.33), respectively.

Based on plaster casts, the structure of the underground chamber consists of an almost spherical chamber without a tunnel. Chamber height ranged from 20-26.1 mm (22.38 ± 2.4) and chamber width ranged from 30.6-32.8 mm (31.53 ± 0.87). All observed chambers had no roof and were completely covered by leaves or ground.



FIGURE 1. Males of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* from Rio Branco Municipality, State of Acre, Brazil. Above: A) AAG-UFU 4282 and below: B) AAG-UFU 4283.

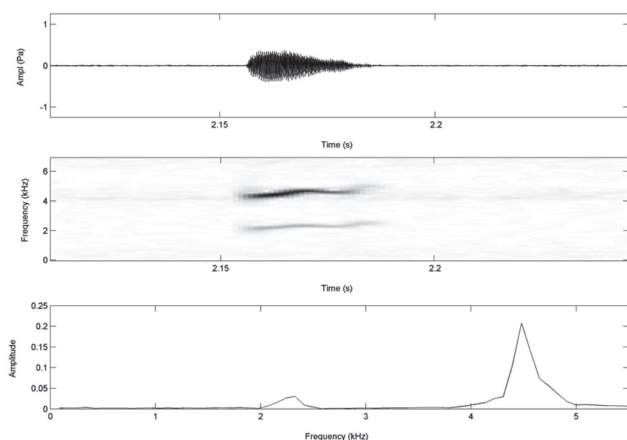


FIGURE 2. Advertisement call of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* from Rio Branco Municipality, State of Acre, Brazil a) oscillogram of the call; b) spectrogram; and c) power spectrum. Call file: Adenomera sp_canto 085 parte 1_Rio Branco_AC; 19 december 2005; 22:13 h; Air temperature: 20°C.

On two occasions (02 January 1999 and 21 December 2005), we found 9 underground chambers with foam nests containing eggs and tadpoles in several stages of development. On the first occasion the distance between the underground chambers was ca. 2 m. On the second occasion, the 9 underground chambers were nearly positioned side by side (distance varying from 10-30 cm) in an area of 34 m². On 05 January 1999, we found 2 underground chambers very close to each other (ca. 10 cm) with foam nests and tadpoles (Figure 3 and 4). The number of eggs



FIGURE 3. View from above of two foam nests inside underground chambers, found in an open area, Universidade Federal do Acre, Rio Branco Municipality, State of Acre, Brazil. Note the roof (cover formed exclusively by leaves) was removed to show nests. These two underground chambers were not connected. Bar = 30 mm.

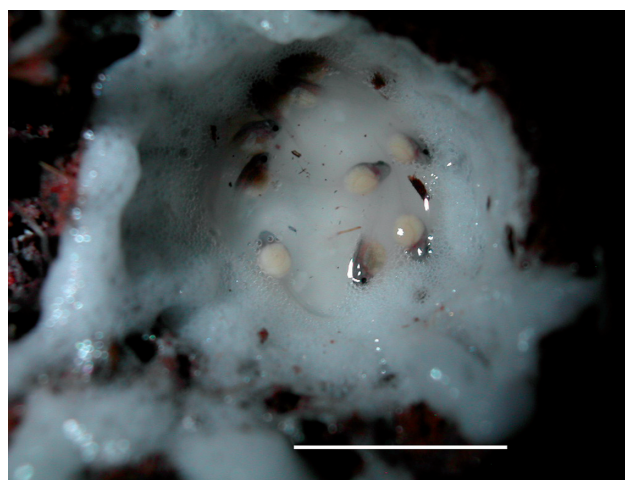


FIGURE 4. Foam nest inside in an open underground chamber of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* from an open area at Universidade Federal do Acre, Rio Branco Municipality, State of Acre, Brazil. Bar = 20 mm.

in each foam nest varied from 3-13 ($n = 18$) and diameter of eggs varied from 3.1-4.1 mm (3.54 ± 2.3 ; $n = 24$ eggs). The time of development (egg-metamorphosis) took from 11 and 13 days ($n = 7$ foam nests) (Table 1). Measurements of tadpoles at different stages are in Table 2. Hind limb development appeared after 7 days.

After two hours, in both experiments, the tadpoles made foam on their own, releasing bubbles from their mouths.

Typical tadpoles at stage 37 ($n = 1$ foam nest; 4 tadpoles) (Figure 5 above, middle, and below) lacking labial teeth; oral disc anteroventral; marginal pa-

pillae with a broad anterior and narrower posterior gap; submarginal papillae absent; nares frontally positioned, closer to snout than to eyes (in dorsal view); vent tube short; opening on the median vent, with a short free border; eyes laterally positioned (in dorsal view); no spiracle; upper jaw sheath horny, broadly-arched, with serrated edge; lower jaw sheath horny, narrowly arched with serrated edge; dorsal fin arched, inserted at the body/tail junction, narrower than the tail musculature and ventral fin at mid-tail; ventral fin is slightly arched; tail tip rounded; body oval-shaped (in dorsal and lateral views); body brown on back and sides; fins translucent white; tail whitish, with small black spots on muscular portion; belly translucent white or yellow with black spots. Body 51-68% of total length in stage 37 tadpoles; 52-59% in stage 41 tadpoles and 51-62% in stage 42 tadpoles. Tadpole measurements are in Table 2.

TABLE 1. Quantitative and chronological data of 18 foam nests of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* with eggs. N = number of foam nests; ET = egg/tadpole numbers per foam nest; FE = fertilized eggs; NE = non-fertilized eggs; TM = time of metamorphoses; IM = number of individuals metamorphosed and TF = tadpoles preserved.

N	ET	FE	NE	TM	IM	TF
01	03	03	0	—	—	03
02	10	10	0	—	—	10
03	10	10	0	—	—	10
04	07	05	2	12-13	2	03
05	07	07	0	12-13	3	04
06	06	04	2	12-13	4	—
07	08	00	8	—	—	08
08	07	07	0	—	0	07
09	08	08	0	11-12	2	07
10	07	07	0	11	7	0
11	06	05	1	12-13	5	0
12	10	08	2	12-13	8	0
13	03	03	0	—	—	0
14	00/09	—	—	—	—	—
15	01/08	—	—	—	—	—
16	12	—	—	—	—	—
17	13	—	—	—	—	—
18	00/04	—	—	—	—	—

DISCUSSION

There are only few studies on the reproductive behaviour of *Leptodactylus* of the *marmoratus* species group (Lutz, 1931; Lutz, 1947, Heyer and Silverstone, 1969, Heyer *et al.*, 1990; Almeida and Angulo, 2002; Kok *et al.* 2007). The most complete of them (Kokubum and Giaretta, 2005) deals with several aspects of the ecology (phenology, habitat) and behavior (territorial and mating behavior) of a species from open area habitats in southeastern Brazil.

Frog terrestrial development affects the number and the size of eggs (Crump, 1974; Lamotte and Lescure, 1977). Most species of *Leptodactylus* of the *marmoratus* species group lay few ($6 < n < 14$) large-sized (> 3 mm yolk diameter) eggs (Cochran, 1955; Crump, 1974; Rodríguez and Duellman, 1994;

TABLE 2. Measurements (in mm) of the tadpoles of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* (range (mean \pm standard deviation)).

Morphological features (in mm)	Stage 37 ($n = 4$ tadpoles)	Stage 41 ($n = 8$ tadpoles)	Stage 42 ($n = 3$ tadpoles)
Body length	45-47 (46 ± 1.15)	47-50 (48.12 ± 0.9)	43-45 (44 ± 1)
Tail length	69-87 (77.75 ± 8.22)	5-6 (5.75 ± 0.46)	5-6 (5.66 ± 0.57)
Total length	116-133 (124 ± 8.29)	8-9 (8.63 ± 0.51)	8
Interorbital distance	7-9 (7.75 ± 0.96)	81-92 (84.75 ± 3.69)	72-84 (78.66 ± 6.11)
Internarial distance	4-7 (5.75 ± 1.26)	129-140 (133 ± 3.78)	117-127 (122.66 ± 5.13)
Eye diameter	7-7.2 (7.05 ± 0.1)	8-9 (8.25 ± 0.37)	8.8-9 (8.93 ± 0.11)
Height tail	20-39 (26 ± 8.96)	19-25 (22.62 ± 1.84)	21
Maximun ventral fin height	5-10 (7.25 ± 2.63)	5-9 (6.5 ± 1.19)	5
Maximun dorsal fin height	5-9 (6.50 ± 1.73)	4-8 (6 ± 1.19)	5-6 (5.33 ± 0.57)
Maximun tail muscle height	9-12 (10.50 ± 1.29)	9-11 (10.12 ± 0.64)	10-11 (10.66 ± 0.57)
Maximun tail muscle width	10-12 (11.25 ± 0.96)	11	10-11 (10.66 ± 0.57)

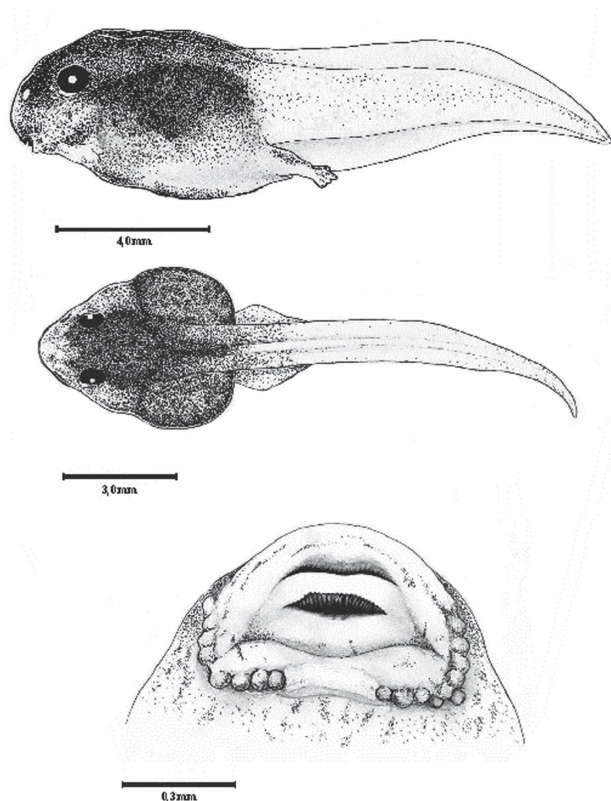


FIGURE 5. Tadpole of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* (Stage 37, AAG-UFU 4295) from Rio Branco Municipality, State of Acre, Brazil. Lateral (top) and dorsal (middle) views of tadpole, oral disc (lower).

Kokubum and Giaretta, 2005; Kok *et al.*, 2007). In contrast, species with aquatic development lay eggs varying from 32-108 per clutch (De La Riva, 1995; Almeida and Angulo, 2002), and from 0.8-2.3 mm in diameter (Bokermann, 1956; Almeida and Angulo, 2002). Among frogs, territorial behavior is expected in those species with prolonged reproductive periods,

and is frequently related to the defense of sites for reproduction (Wells, 1977); in this case, the underground chamber. This behavior has been reported for other leptodactyline frogs (Martins, 1988; Rossa-Feres *et al.*, 1999; Freitas *et al.*, 2001), including *Leptodactylus* species of the *marmoratus* group (De La Riva, 1995; Kokubum and Giaretta, 2005). Physical fights have been observed in other open area species of the *marmoratus* (Kokubum and Giaretta, 2005) and *fuscus* species groups (Martins, 1988, Rossa-Feres *et al.*, 1999), in which calling males fight when a male approaches too closely.

The mating behavior reported herein for *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* is the fourth for this group. *Leptodactylus* males of both the *fuscus* (Martins, 1988, Giaretta and Kokubum, 2004) and *marmoratus* species groups guide the female to a previously excavated chamber close to the calling site: *L. diptyx* (De La Riva, 1995), *Leptodactylus* sp. (Kokubum and Giaretta, 2005), *L. lutzi* (Kok *et al.*, 2007), and *L. aff. hylaedactylus* (this study).

Larval renewal of the foam nest is a behavior already reported in species of the *Leptodactylus fuscus* (Downie, 1989; Caldwell and Lopez, 1989, Giaretta and Kokubum, 2004), *pentadactylus* (Kokubum and Giaretta, 2005), and *marmoratus* groups (Almeida and Angulo, 2002; Kokubum and Giaretta, 2005). The releasing of bubbles from the mouth is quite similar among these species.

As already mentioned by Kokubum and Giaretta (2005) the discrepancies in egg number and size (see Table 1 in Kokubum and Giaretta, 2005) and the presence of aquatic tadpoles in some species (*Leptodactylus diptyx* and *L. thomei*) may be indicative that their small size has evolved several times within *Leptodactylus*, particularly within the *marmoratus* group.

TABLE 3. Larval morphological characteristics for 8 species of the *Leptodactylus marmoratus* group. Tadpoles development: endotrophic = larvae complete development in foam nest; exotrophic = larval earlier development is in foam nest but advanced stages are free swimming. Body length: body length/ tail length.

	Total length: Range (mean) mm	Stage	Oral disk Formulae	Espiracle	Tadpoles development	Body X tail lengths (%)	Reference
<i>L. andreae</i>	13.6	39	no denticles	not present	endotrophic	36.3	1
<i>L. bokermanni</i>	13.5	30	2/3	present	exotrophic	30.4	2
<i>L. diptyx</i>	10.5	29	2(2)/3(1)	present	exotrophic	40	3
<i>L. hylaedactylus</i>	13.2-12.6	34-40	no denticles	not present	endotrophic	32-42	4
<i>L. marmoratus</i>	?	?	no denticles	present?	endotrophic	?	5
<i>L. thomei</i>	11.3-17.9 (16.1)	37	2(2)/3	present	exotrophic	56.9	6
<i>L. sp</i>	13.1-14.1	35-40	no denticles	present	endotrophic	35-37	7
<i>L. aff hylaedactylus</i>	11.8-13.3	37	no denticles	not present	endotrophic	54-65	8

Reference: 1. Hero, 1990; 2. Heyer, 1973; 3. De La Riva, 1995; 4. Heyer and Silverstone, 1969; 5. Heyer *et al.*, 1990; 6. Almeida and Angulo, 2006; 7. Kokubum and Giaretta, 2005; 8. This work.

Based on advertisement call characteristics (Angulo *et al.*, 2003; see table 3 in Kok *et al.*, 2007 for comparisons), the species studied herein has similarities (call rate, and fundamental and dominant frequencies) only with *Leptodactylus hylaedactylus* (Angulo *et al.*, 2003), but differs in that the call is not pulsed while in *L. hylaedactylus* it is pulsed (4-6 pulses), and call length (*L. aff hylaedactylus* with 17-26 ms and *L. hylaedactylus* with 34.7-62.27 ms). Like *Leptodactylus aff hylaedactylus* (this study), *L. hylaedactylus* breeds in open areas (clearings and disturbed habitats), calling from within tall grasses and tufts of grass.

The tadpole of *Leptodactylus aff hylaedactylus* presents the same morphological characteristics as other endotrophic tadpoles, sharing the oral disc formulae with *L. andreae* (Hero, 1990), *L. hylaedactylus* (Heyer and Silverstone, 1969), *L. marmoratus* (Heyer *et al.*, 1990) and *L. sp.* (Kokubum and Giaretta, 2005) and absence of the spiracle with *L. andreae* (Hero, 1990) and *L. hylaedactylus* (Heyer and Silverstone, 1969) (Table 3).

RESUMO

As espécies de *Leptodactylus*, incluindo o antigo gênero *Adenomera* são conhecidas por depositarem ovos em ninhos de espuma dentro de câmaras subterrâneas. Neste manuscrito, nós descrevemos características da biologia reprodutiva (sítio reprodutivo, comportamento de corte, estrutura das câmaras subterrâneas, o canto de anúncio e morfologia do girino) de *Leptodactylus aff hylaedactylus* de área aberta da região amazônica. Esta espécie foi encontrada reproduzindo-se em gramíneas (*Brachiaria*) e jardins em áreas não inundáveis, utilizando câmaras subterrâneas para oviporem. Câmaras subterrâneas apresentaram uma construção simples, constituída por uma câmara esférica sem um túnel de acesso. Ninhos de espuma em diferentes estágios foram usados para a obtenção de informações de tempo de eclosão, tamanho do recém-metamorfosado, e fecundidade. Nós testamos em laboratório a capacidade dos girinos renovarem a espuma independentemente dos parentais. A habilidade dos girinos de gerar espuma independente dos parentais pode representar uma sinapomorfia das espécies de *Leptodactylus* do grupo *fuscus*, *pentadactylus* and *marmoratus* (= *Adenomera*). O canto de anúncio desta espécie difere de outras espécies da região amazônica podendo a mesma ser considerada uma espécie nova.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Vângela M. L. do Nascimento who collected some data about this species, Bruno C. M. Costa for drawing the tadpoles, Rubens H. Matsushita for computer editing the illustrations. To Philippe Kok, A. A. Giaretta, Rafael O. de Sá, and Ronald Heyer for critically read the manuscript. We also thank IBAMA for authorization license 02010.002153/2005-11. To CAPES and Programa de Pós-graduação em Ecologia for financial support (MNCK).

LITERATURE CITED

- ALTIG, R. AND R. W. MCDIARMID. 1999. Body Plan: Development and morphology; pp. 24-51. In: R. W. McDiarmid and R. Altig (Eds.). Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press, Chicago.
- ALMEIDA, A. P. AND A. ANGULO. 2002. *Adenomera aff. marmorata* (NCN). Reproduction. Herpetological Review, 33:197-198.
- ALMEIDA, A. P. AND A. ANGULO. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the state of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. Zootaxa, 1334:1-25.
- ANGULO, A., R. B. COCROFT, AND S. REICHLER. 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Peru. Herpetologica, 59:490-504.
- BOKERMANN, W. C. A. 1956. Sobre una nueva especie de *Leptodactylus* del Brasil (Amphibia). Neotropica 2(8):37-40.
- BOISTEL, R. MASSARY, AND A. ANGULO. 2006. Description of a new species of the genus *Adenomera* (amphibia, Anura, Leptodactylidae) from French Guiana. Acta Herpetologica, 1:1-14.
- BRASIL. 1976. Departamento Nacional de Produção Mineral. Projeto Radambrasil, Levantamento de Recursos Naturais: 12 (FOLHA SC. 19 Rio Branco). Rio de Janeiro, 458 pp.
- CALDWELL, J. P. AND P. T. LOPEZ. 1989. Foam-generating behavior in tadpoles of *Leptodactylus mystaceus*. Copeia, 1989:498-502.
- COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. United States National Museum Bulletin, Washington, 206, 423 pp.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community, Miscellaneous Publications University Kansas Museum Natural History, Kansas, 61, 1-68.
- DE LA RIVA, I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 30:15-29.
- DE LA RIVA, I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay River Basin, Journal of Herpetology, 30, 556-558.
- DOWNIE, J. R. 1989. Observations on foam-making by *Leptodactylus fuscus* tadpoles, Herpetological Journal, 1:351-355.
- FREITAS, E. F. L., E. F. SPIRANDELI-CRUZ, AND J. JIM. 2001. Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae). Comunicações Museu Ciência Tecnologia, PUCRS, Série Zoologia, 14:121-132.
- FROST, D. R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/>

- amphibia/index.php. American Museum of Natural History, New York, USA.
- GIARETTA, A. A. AND M. N. C. KOKUBUM. 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima and Bokermann, 1978 a frog that lay eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). *Herpetozoa*, 16:115-126.
- GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16:183-190.
- GRIDI PAPP, M. 2004. Soundruler, v0941. <http://soundruler.sourceforge.net>.
- HERO, J. -M. 1990. An illustrated key to the tadpoles occurring in the central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brazil. *Amazoniana*, 11:201-262.
- HEYER, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23:421-428.
- HEYER, W. R. 1973. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science of the Natural History Museum of the Los Angeles County*, 251:1-50.
- HEYER, W. R. AND P. A. SILVERSTONE. 1969. The larva of *Leptodactylus hylaedactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Fieldiana: Zoology*, 51:141-145.
- HEYER, W. R., A. S. RAND, C. A. G. CRUZ, O. L. PEIXOTO, AND C. E. NELSON. 1990. Frogs of Boraceia. *Arquivos de Zoologia*, 31:231-410.
- HÖDL, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs; pp. 41-60. In W. Hanke (Ed.). *Biology and Physiology of the Amphibians*. G. Fisher Verlag. Stuttgart and New York.
- KOKUBUM, M. N. C. AND A. A. GIARETTA. 2005. Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematic implications. *Journal of Natural History*, 39(20):1745-1758.
- KOK, P. J., M. N. C. KOKUBUM, R. D. MACCULLOCH, AND A. LATHROP. 2007. Morphological variation in *Leptodactylus lutzi* (Anura, Leptodactylidae) with description of its advertisement call and notes on its courtship behavior. *Phyllomedusa*, 6(1):45-60.
- KWET, A. 2007. Bioacoustic variation in the genus *Adenomera* in southern Brazil, with revalidation of *Leptodactylus nanus* Muller, 1922 (Anura, Leptodactylidae). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin-Zoologische Reihe*, 83(5):56-68.
- LAMOTTE M. AND J. LESCURE. 1977. Tendances adaptives à l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. *Terre Vie*. 31:225-311
- LUTZ, A. 1931. Sur la biologie des batracies du Bresil (*Leptodactylus nanus*). *Compte Rendus Des séances de la Société de Biologie, Paris*, 99:756.
- LUTZ, B. 1947. Trends toward non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia*, 1947:242-252.
- LYNCH, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas, Museum of Natural History*, (53):1-238.
- MARTIN, P. AND P. BATESON. 1986. *Measuring behavior: an introduction guide*. Cambridge University Press, Cambridge, 200 pp.
- MARTINS, M. 1988. *Biologia reprodutiva de Leptodactylus fuscus em Boa Vista, Roraima (Amphibia, Anura)*. *Revista Brasileira de Biologia*, 48:969-977.
- MENIN, M. AND A. A. GIARETTA. 2003. Predation on foam nests of Leptodactylinae frogs (Anura, Leptodactylidae) by larvae of *Beckeriella niger* (Diptera, Ephydriidae). *Journal of Zoology (London)*, 26:1-5.
- MERCOLLI, C., A. A. YANOSKY AND J. R. DIXON. 1995. Natural history of *Adenomera hylaedactyla* (Anura: Leptodactylidae) in the Eastern Chaco of Argentina. *Bulletin of Maryland Herpetological Society*, 31:117-129.
- RODRIGUEZ, L. O. AND W. E. DUELLMAN. 1994. Guide to the frogs of the Iquitos Region, Amazonian Peru. *University of Kansas Natural History Museum, Special Publication*, 22:1-80.
- ROSSA-FERES, D. C., M. MENIN, AND T. J. IZZO. 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial em *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia*, 87:93-100.
- SILVA, W. R., A. A. GIARETTA, AND K. G. FACURE. 2005. On the natural history of the pepper frog *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 39(7):555-566.
- WELLS, K. D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25:666-693.

Submitted 18 August 2007
 Accepted 09 November 2007

Anexo 4.

Kokubum, M. N. C.; N. M. Maciel; R. H. Matsushita, A. Queirós Júnior & A. Sebben
(submetido). Reproductive biology of *Leptodactylus troglodytes* (Anura,
Leptodactylidae). Journal of Natural History.



Reproductive behaviour of *Leptodactylus troglodytes* (Anura: Leptodactylidae)

Journal:	<i>Journal of Natural History</i>
Manuscript ID:	draft
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Kokubum, Marcelo; Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia - I.B. Maciel, Natan; Laboratório de Toxinologia, Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas; Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas Matsushita, Rubens; Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas de Queiros Júnior, Armando; Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas Sebben, Antonio; Universidade de Brasília
Keywords:	<i>Leptodactylus fuscus</i> group, eggs, nests, underground chambers, vocalization



Reproductive behaviour of *Leptodactylus troglodytes* (Anura: Leptodactylidae)

Running head: Reproduction of *Leptodactylus troglodytes*

MARCELO N. DE C. KOKUBUM^{1,2}; NATAN M. MACIEL^{3,4}; RUBENS H. MATSUSHITA⁴, ARMANDO DE QUEIROZ JÚNIOR⁴ & ANTONIO SEBBEN⁴

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil

²Laboratório de Taxonomia, Ecologia Comportamental e Sistemática de Anuros Neotropicais, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brazil

³Laboratório de Toxinologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil

⁴Laboratório de Anatomia Comparativa de Vertebrados, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil

Abstract

We studied the reproductive biology of *Leptodactylus troglodytes* (reproductive site, courtship and territorial behaviour), recorded vocalizations (advertisement, territorial, courtship, and reciprocation), and characterized the architecture of underground chambers. Tadpoles were tested in the laboratory to evaluate the ability of tadpoles to generate foam independently. *L. troglodytes* were found breeding near temporary ponds in shaded places, laying their eggs in underground chambers. The underground

1
2
3
4 chambers (n=2) had a complex architecture, consisting of multiple internal spherical
5
6 chambers. The ability of the tadpoles to generate foam independent from the parentally
7
8 produced foam may represent a synapomorphy of species of the *Leptodactylus fuscus*
9
10 group. The reproductive pattern of this species corresponds to that known for other
11
12 species of the *L. fuscus* group.
13
14

15
16
17
18 **Keywords:** *Leptodactylus fuscus* group, eggs, nests, underground chambers,
19
20 vocalization, tadpoles.
21
22

23
24
25
26 **Correspondence:** Marcelo N. de C. Kokubum, Programa de Pós-graduação em
27
28 Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito
29
30 Federal, 70919-970, Brazil, Fax: +55 61 3273 4571. E-mail: mnckokubum@unb.br
31
32

33 34 35 **Introduction**

36
37 The essentially Neotropical genus *Leptodactylus* contains more than 60 species (Frost et
38
39 al, 2006) and there is controversy on the paraphyletic nature of previously delineated
40
41 species groups and evolution of its distinctive reproductive features (Heyer, 1998;
42
43 Kokubum and Giaretta, 2005; Frost et al., 2006; De Sá et al., 2006 (“2005”). All species
44
45 for which data are available for members of the *L. fuscus* group lay eggs in underground
46
47 chambers and complete their larval development in water (Heyer, 1969; Philibosian et
48
49 al., 1974; Giaretta and Kokubum, 2004); some of the small sized species (those
50
51 formerly in *Adenomera*) have endotrophic tadpoles (Kokubum & Giaretta, 2005 and
52
53 references there).
54
55
56
57
58
59
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

Leptodactylus troglodytes A. Lutz, 1926 is a member of the *L. fuscus* group which is distributed throughout northeastern Brazil (Frost, 2006). Basic information on its reproduction is known from the state of Paraíba (Cascon and Peixoto, 1985; Arzabe and Almeida, 1997). Herein we describe new features of its reproductive behaviour such as call types, courtship/territorial behaviours, and foam produced by tadpoles. We also present new data and discuss the differences we found with previously described underground chamber structures.

Material and Methods

We studied *Leptodactylus troglodytes* at Cocos (BA) (Santa Luzia Farm; 14°49'S; 45°58'W) and Buritizeiro municipalities (MG) (Jatobá Farm; 17°07'S; 44°52'W) in October 2004 and November 2005, respectively. The climate of both sites has two well-defined seasons, wet/warm from September to March, and dry/mild from April to August. In both sites we worked in “Veredas”, a type of Cerrado vegetation characterized by the occurrence of buriti palm (*Mauritia flexuosa*) that grow along small streams and water courses.

We scanned reproductive sites for calling males, courting pairs, and foam nests and made continuous observations of the most relevant behavioural events (Martin and Bateson, 1986). The daily calling pattern was determined opportunistically, throughout the 24 h period (n = 2 nights). We marked calling sites (n = 6) to establish distances among calling males.

Vocalizations were recorded with a digital recorder (MD Sony MZ 700) with a uni-directional microphone Audio-Technica; sample rate was set at 22,050 Hz, with 16 bit resolution. Audiospectrograms were prepared using Soundruler (Gridi-Papp, 2004)

1
2
3
4 and Audiospectrogram (Horne, 2001) software. For analysis we used a FFT (Fast
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
and Audiospectrogram (Horne, 2001) software. For analysis we used a FFT (Fast
Fourier Transformation) at 2,048 points, frequency resolution at 21.5Hz, and low and
high band limit at 1,500 and 7,000 Hz, respectively. We measured call length, call rate,
call rise time (time from beginning of call to peak amplitude), dominant frequency,
fundamental frequency, and frequency modulation (measured as the difference between
final and initial frequency). The dominant frequency is defined as the peak amplitude
of each call.

We made plaster moulds to determine the underground chamber shape and size
(see Giaretta and Kokubum, 2004 for further information).

We examined adult specimens for secondary sexual characters, such as snout
shape. The ovarian complement of a female collected in the field (Trijunção) and three
museum specimens (São Domingos and Chapada Gaúcha, both in Goiás State, housed
in Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília) was determined; only eggs with
 ≥ 2 mm diameter were considered to be mature. Measurements were made with digital
calipers (0.1 mm).

We kept tadpoles in the lab until they metamorphosed to confirm species
identification and determine size at metamorphosis. Larvae were staged following
Gosner (1960). We tested if nestling tadpoles could generate/renovate the original
(parentally produced) foam. Tested tadpoles measured between 8.4–13.4 mm (TL;
Gosner stages 26–27). Two samples with 30 and one with 40 tadpoles were tested.
Tadpoles were freed from the original foam by gently washing them in dechlorinated
tap water. Each set of tadpoles was put in plastic tubes, without free water, and where
the tadpoles could not swim. These tubes were kept in a wet and shaded place under
natural photoperiod (Kokubum and Giaretta, 2005). The temperature during the

1
2
3
4
5 experiment ranged from 23–29 °C. We checked for foam production at intervals of 2–4
6
7 hr, for a total of four days.

8
9 Adult (AAG–UFU 3575, 3576, 3577, 3578) and tadpole (AAG–UFU 4208,
10
11 4209) voucher specimens are housed in Museu de Biodiversidade do Cerrado, at
12
13 Universidade Federal de Uberlândia and Coleção Herpetológica da Universidade de
14
15 Brasília (CHUNB 35417, 35418, 35419).
16
17

21 Results

22
23
24 At Santa Luzia Farm individuals of *L. troglodytes* were found breeding along
25
26 artificial, temporary, small (2.5 m wide x 1.5 deep) rivulets. A second species breeding
27
28 syntopically was *L. labyrinthicus*.
29

30
31 Males started calling in the late afternoon (ca. 17:00 h), maintaining calling
32
33 activity until 8:00–9:00h of the following morning. Males called from the margins (≤ 1.5
34
35 m) of the rivulets, hidden amidst sparse vegetation or in holes in bare soil.
36
37

38
39 We observed three partial sequences of courtship behaviour, as follows: a male
40
41 emitted advertisement calls; when a receptive female approached, a male would or
42
43 would not emit courtship calls; a female signalled receptivity by touching the male
44
45 (flanks or tympanum) with her snout; after the contact the male conducted the female to
46
47 a previously excavated chamber; the male entered first and was followed by the female;
48
49 the couple remained in the chamber for up to four hours; the female left the chamber
50
51 first and was followed by the male.
52
53

54
55 Just after the couple had entered the chamber the male either returned and
56
57 blocked the entrance from inside with his head (Fig. 1) or not. In one observation, the
58
59 male reconstructed the chamber using his snout and back.
60

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

In response to the male courtship call the female gave reciprocation calls (described below).

The distances between neighbouring advertisement-calling males were always greater than 2 m (2.0–4.8 m; SD = 3.45±1.26); if an intruder started calling closer (< 2 m), the resident responded with a territorial call. Territorial calls were also emitted to silent approaching females (N = 1). In one the night (ca. 20:00 h) we observed 11 males calling along a 30 m transect.

The advertisement call (figure 2) (n = 5) is a sequence of regular notes repeated about 65–96 times per minute. These notes last 290–446 ms, with inter-note intervals of 410–760 ms. Call without harmonic structure; call not pulsed; The fundamental and dominant frequencies are 1,528.85-1,571.92 and 3,057.71-3,143.84 Hz respectively. Call rise time is between 518-622 (585.33±36.23) ms and frequency modulation between 27-33 (30.2±2.77) Hz.

The aggressive (or territorial) call (figure 3) (n = 2) was heard when two males were close (< 60 cm) one another. The aggressive call rate is 145–240 notes per minute; the notes are about 320–340 ms in duration, and the dominant frequency modulated from 2,140 - 3,180 Hz.

The male courtship call (figure 4A, B, and C) (n = 2) was heard when a male perceived the presence of a female. The call rate is about 41 notes per minute; the notes are about 310–420 ms in duration, and the fundamental and dominant frequencies vary between 390–406 and 781–812 Hz, respectively.

The female reciprocation call (figure 4D, E, and F) (n = 1) was heard when the male was leading the female to the chamber. The call fundamental and dominant

1
2
3
4 frequencies were centered on 390 and 781 Hz respectively and the notes were about
5
6
7 290–320 ms in duration.
8

9
10 The underground chambers ($n = 2$) were constructed in muddy soil, amidst the
11
12 roots of herbs (grasses) and within 3.0 m of the water.
13

14
15 Both examined underground nests had multiple (2–4) chambers. One nest (figure
16
17 5a) had a 75 mm (38 mm wide) tunnel and two sequential spherical (70–75 mm)
18
19 internal chambers linked by shorter tunnels (about 40 mm long). The other nest (figure
20
21 5b) was similar, but had four chambers, three of which contained foam with eggs and
22
23 tadpoles. In each of them, the tadpoles were in different degrees of development.
24
25

26
27 The vitelinic portion of the eggs was cream colored and the egg diameters
28
29 measured between 2.3–2.7 (2.5 ± 0.20) mm. The three foam nests collected in the field
30
31 had 160 (150 eggs/10 tadpoles), 155 (143 eggs/12 tadpoles) and 164 (85 eggs/79
32
33 tadpoles) individuals. Tadpoles in stages 26–27 measured between 10.17–13.41mm
34
35 (mean = 11.77 ± 1.06).
36
37

38
39 Preserved females had 130, 261, 347, and 427 ($\bar{x} = 274 \pm 121.58$) eggs ranging
40
41 from 2.02 to 2.14 (mean = 2.09 ± 0.05) mm in diameter.
42
43

44
45 In laboratory egg clutches ($n = 3$) obtained on the field hatched between 83–93h.
46
47 A newly metamorphosed specimen measured 15.9 mm (SVL).
48
49

50
51 All three sets of tadpoles produced new foam within 3 hours. The new foam
52
53 consisted of little bubbles released from the mouths of the tadpoles.
54

55
56 Males (SVL = 48.4 and 51.65mm) have a more prominent and acuminate snout
57
58 than females (SVL = 53.60mm).
59
60

Discussion

As in other species of the *L. fuscus* group, *L. troglodytes* builds its underground chambers in open areas subject to inundation or rain flow washing (Martins, 1988; Lima et al., 2006) and its tadpoles are exotrophic.

In contrast to our observations, Arzabe (1995) reported on a male constructing the chamber in the presence of a receptive female; we also could not confirm the existence of a second entrance chamber for the species observed in another population of *L. troglodytes* (Arzabe, 1995; Arzabe and Almeida, 1997). With respect to both of these points, our results are in accordance to those known for most of the other known species of the group (Martins, 1988; Freitas et al., 2001; Giaretta and Kokubum, 2004). As reported for other species of the group, male *L. troglodytes* may or may not block the tunnel entrance after the female has entered the chamber (Martins, 1988; Giaretta and Kokubum, 2004). The female behaviour of touching the male during courtship was also observed in species such as *L. fuscus* (Freitas et al., 2001).

The underground chambers of species of the *L. fuscus* group vary in the presence/absence of an entrance tunnel (Giaretta and Kokubum, 2004) and in the number of internal chambers (Arzabe and Prado, 2006). The multiple chambered nests we report here were not observed for *L. troglodytes* by Arzabe and Almeida (1997). The presence of two or more chambers in these species are thought to allow accommodation of additional clutches (Toledo et al., 2005; and Arzabe and Prado, 2006) and may be related to the low availability of suitable places for nest digging and territorial defense.

The territorial, courtship and reciprocation calls are described here for the first time for *L. troglodytes*. The emission of courtship calls and physical contact during

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

courtship probably functions to avoid members of the pairs getting lost during their way to the chamber, as in *L. fuscus* (Freitas et al., 2001).

As in other frogs, the *L. troglodytes* reciprocation call probably provides information to the male that the approaching individual is a receptive female rather than an intruding, competitive male (Wells, 1977).

As observed in other species of the *L. fuscus*, *L. marmoratus*, and *L. pentadactylus* groups (Downie, 1984; 1989; Caldwell and Lopez, 1989; Kokubum and Giaretta, 2005), the foam-making behaviour of the tadpoles may avoid their standing at the bottom of the nest (Kokubum and Giaretta, 2005) and facilitate respiratory/excretory processes (Downie and Smith, 2003).

Acknowledgements

We are grateful to Carol Mayumi Vieira and Irene Barbosa for helping with the fieldwork. We thank Teodoro Machado and Neuber dos Santos of Trijunção Farm (recently holding Santa Luzia Farm) in the name of for use of the facilities in the field and Yago and Mariana Zatz for use of the facilities at Jatobá Farm. We thank Roberta S. Kokubum for the underground chamber drawings, Reuber Brandão for the motivation to develop the field work, and Guarino Colli for access to specimens in CHUNB. We are also grateful to Ariovaldo A. Giaretta, R.W. Heyer for the critical reading of the manuscript. We thank CAPES and CNPq for the fellowships to MNCK and NMM, respectively.

References

- 1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
- Arzabe, C, Almeida, CC. 1997. Life history notes on *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae) in Northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 18:211–215.
- Arzabe, C, Prado, CPA. 2006. Distinct architectures of subterranean nests in the genus *Leptodactylus* of the *fuscus* group. *Herpetological Review* 37:23–26.
- Caldwell, JP, Lopez, PT. 1989. Foam-generating behavior in tadpoles of *Leptodactylus mystaceus*, *Copeia* 1989:498–502.
- Cascon, P, Peixoto, OL. 1985. Observações sobre a larva de *Leptodactylus troglodytes* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 45:361–364.
- De Sá, RO, Heyer, WR, Camargo, A. 2006(“2005”). A phylogenetic analysis of *Vanzolinius Heyer, 1974* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae): Taxonomic and life history implications. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(4):707-726.
- Downie, JR, Smith, J. 2003. Survival of larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of water: developmental differences and interspecific comparisons. *Journal of Herpetology* 17:107–115.
- Downie, JR. 1984. How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. *Copeia* 1984:778–780.
- Downie, JR. 1989. Observations on foam-making by *Leptodactylus fuscus* tadpoles. *Herpetological Journal* 1:351–355.
- Freitas, EFL, Spirandeli-Cruz, EF, Jim, J. 2001. Comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia* 14:121–132.
- Frost, D, Grant, T, Faivovich, J, Bain, R, Haas, A., Haddad, CB, De Sá. RO, Channing, A., Wilkinson, M, Donnellan, SC, Raxworthy, CJ, Campbell, JA, Blotto, BL, Moler, P, Drewes, RC, Nussbaum, RA, Lynch, JD, Green, DM, Wheeler, WC.

1
2
3
4 (2006). The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural
5
6
7 History 297:1–370.

8
9 Frost, DR. 2006. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 4 (17
10
11 August 2006). Electronic Database accessible at [http://research.amnh.org/
12
13 herpetology/amphibia/index.php](http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php). American Museum of Natural History, New
14
15 York, USA.

16
17
18 Giaretta, AA, Kokubum, MNC. 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius*
19
20 Sazima & Bokermann, 1978 a frog that lay eggs in underground chambers (Anura,
21
22 Leptodactylidae). Herpetozoa 16:115–126.

23
24
25 Gosner, KL. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes
26
27 on identification. Herpetologica 16:183–190.

28
29
30 Gridi-Papp, M. 2004. Sound Ruler. V0941. <http://soundruler.sourceforge.net>.

31
32
33 Heyer, WR. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia:
34
35 Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. Contributions in Science of
36
37 the Natural History Museum of the Los Angeles County 25:1–46.

38
39
40 Heyer, WR. 1978. Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus*
41
42 (Amphibia, Leptodactylidae). Natural History Museum of Los Angeles County
43
44 Science Bulletin 29:1–85.

45
46
47 Heyer, W. R. 1998. The relationships of *Leptodactylus diedrus* (Anura,
48
49 Leptodactylidae). Alytes 16:1-24.

50
51
52 Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: Hanke W,
53
54 editor. Biology and Physiology of the Amphibians. Stuttgart and New York: G.
55
56 Fisher Verlag, p 41–60.
57
58
59
60

- 1
2
3
4
5 Horne, RS. 2001. Spectrogram, Version 6.0.7, [http://www. Monumental.com/ rshorne/
6
7 grandl.html](http://www.Monumental.com/rshorne/grandl.html).
- 8
9
10 Kokubum, MNC, Giaretta, AA. 2005. Reproductive ecology and behaviour of a species
11
12 of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematic
13
14 implications. *Journal of Natural History* 39:1745–1758.
- 15
16
17 Lima, AP, Magnusson, WE, Menin, M, Erdtmann, LK, Rodrigues, DJ, Keller, C, Hödl,
18
19 W. 2006. Guide to the frogs of Reserva Adolpho Ducke: central Amazonia.
20
21 Manaus: Áttema Design Editorial. 168 p.
- 22
23
24 Martin, P, Bateson, P. 1986. *Measuring Behavior: an Introduction Guide*. Cambridge:
25
26 Cambridge University Press. 200 p.
- 27
28
29 Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima
30
31 (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48:969–977.
- 32
33
34 Philibosian, R, Ruibal, R, Shoemaker, VH, McClanahan, LL. 1974. Nesting behavior
35
36 and early larval life of the frog *Leptodactylus bufonius*. *Herpetologica* 30:381–386.
- 37
38
39 Wells, KD. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*
40
41 25:666–693.
- 42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

List of figure captions

Figure 1. Male *Leptodactylus troglodytes* blocking the opening of the underground chamber.

Figure 2. Oscillograms of the call (first row), spectrogram (second row) and power spectrum (third row) of two notes of the advertisement call of *Leptodactylus troglodytes*. Recording file: *Leptodactylus troglodytes* canto 063 Fazenda Jatobá_Buritizeiro_MG (23 November 2005, 23:12h, 24°C, individual not collected).

Figure 3. Oscillogram (above) and audiospectrogram (below) of seven notes of the territorial call of *Leptodactylus troglodytes*. Trijunção-Santa Luzia Farm, Cocos Municipality, Minas Gerais State, Brazil (November 1, 2004; air temperature 18°C; 23:00h). Recording file: L-troglodytes_territorial2_1-11-04_18°C_100%_Trijunção-SantaLuzia.

Figure 4. Oscillograms of the section of the courtship and reciprocation call of *Leptodactylus troglodytes*. A-B-C: courtship call of the male. D-E-F: reciprocation call of the female. A and D: oscillogram of the call. B and E: audiospectrogram of the call. C and F: power spectrum. Recording file: L-troglodytes _recíproco_1-11-04_18°C_100%_Trijunção-SantaLuzia.

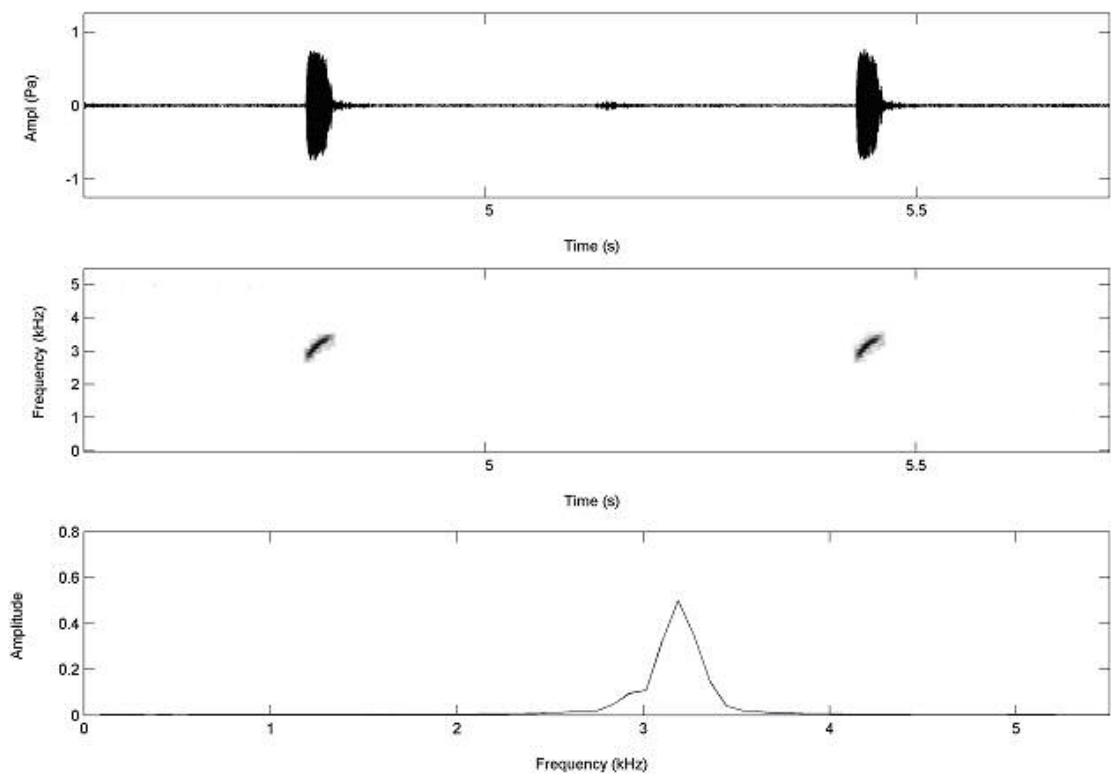
Figure 5. The structure of the underground chamber: a) underground chamber with two internal chambers, the second chamber (below) contained a foam nest; b) an underground chamber with four internal chambers, of which the three chambers on the lower portion of the figure contained foam nests.



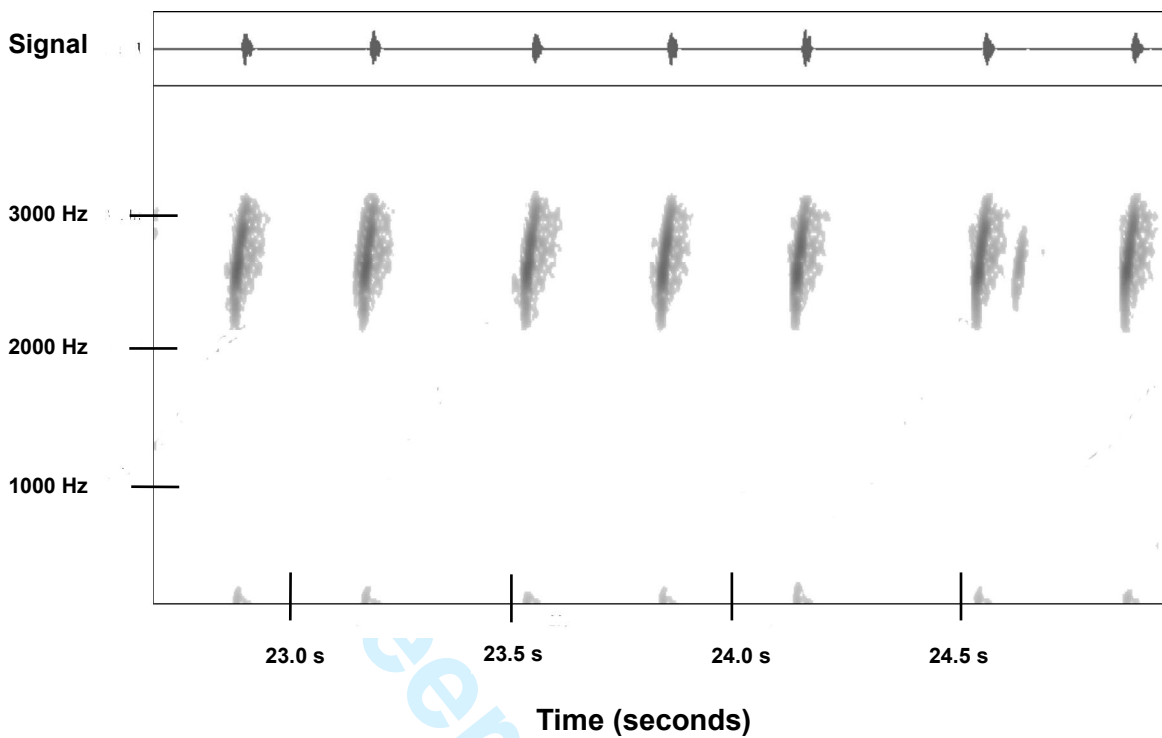
or Peer Review Only

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60

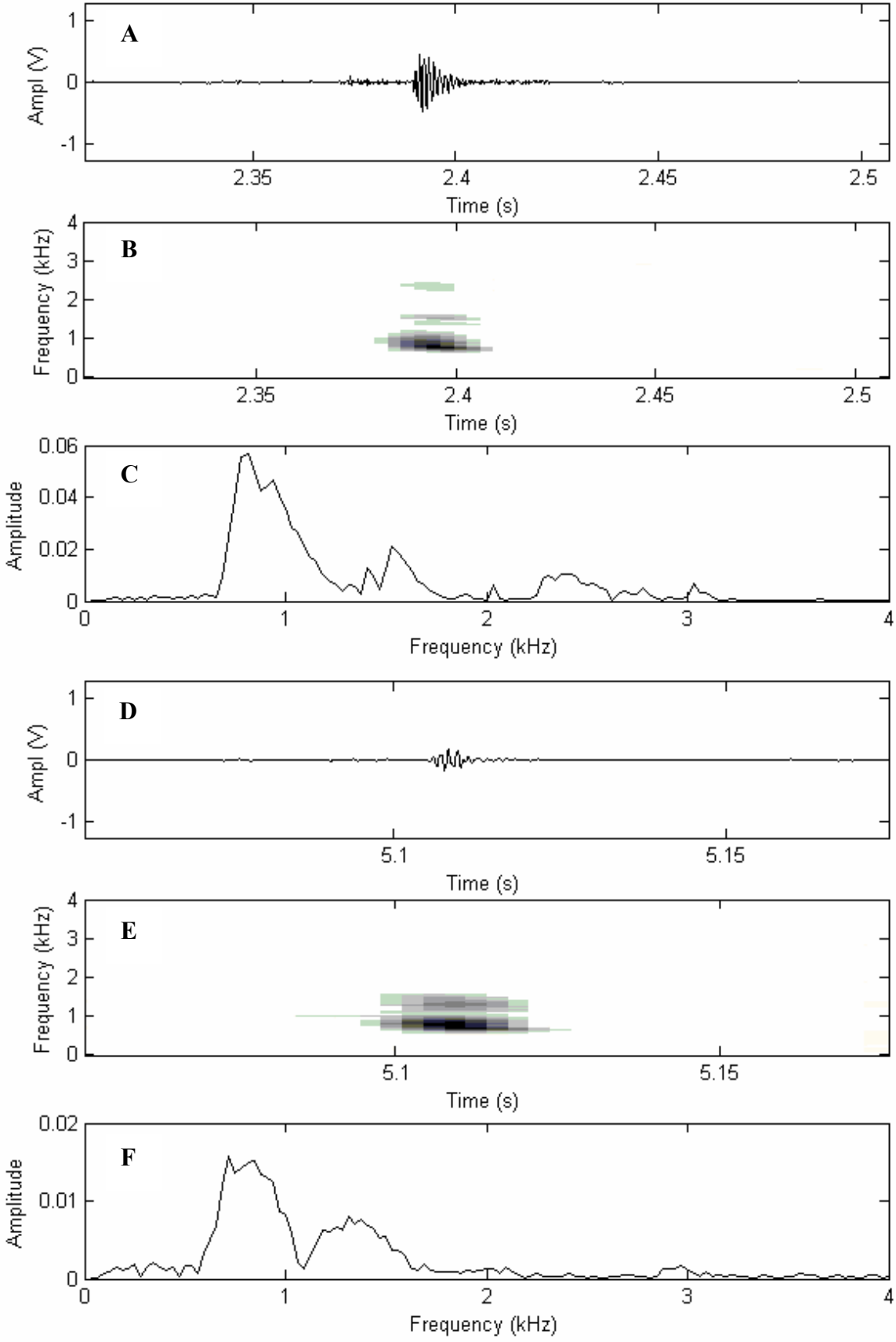
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



Review Only



1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60



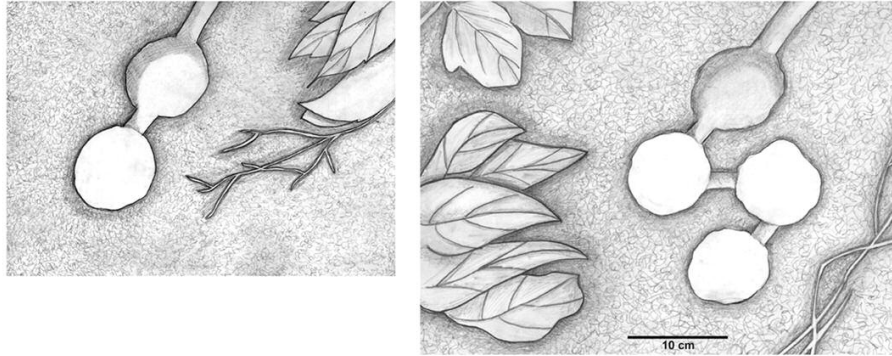


Figure 5. The structure of the underground chamber: a) underground chamber with two internal chambers, the second chamber (below) contained a foam nest; b) an underground chamber with four internal chambers, with the three chambers on the lower portion of the figure contained foam nests.
49x30mm (600 x 600 DPI)

Anexo 5.

Bernarde, P. S. & M. N. C. Kokubum (submetido). Seasonality, age structure and reproduction aspects of *Leptodactylus (Lithodytes) lineatus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae) in Rondônia state, southwestern Amazonian, Brazil. Iheringia.

Manuscrito Iheringia Zoologia MISZ# 17/07 em: quinta-feira, 22 de fevereiro de 2007

Prezado(a) Sr(a). **Marcelo N. de C. Kokubum**

PPG em Ecologia
Instituto de Ciências Biológicas - UnB

70919-970 Brasília - DF
mnckokubum@unb.br

Acusamos o recebimento em **21/02/07** de seu manuscrito submetido à publicação na Revista Iheringia Série Zoologia, intitulado:

Seasonality, age structure and reproduction aspects of *Leptodactylus (Lithodytes) lineatus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae) in Rondônia state, southwestern

Autoria de: **Paulo Sérgio Bernarde, Marcelo N. de C. Kokubum, , ,**

Documentos recebidos Ofício encaminhamento
 Original
 Cópias
 Figuras originais
 Arquivos digitais

O manuscrito recebeu o número de protocolo MISZ# **17/07**

Pedimos a gentileza de informar o número de protocolo do seu manuscrito nas correspondências e no assunto das mensagens eletrônicas referentes ao mesmo.

Atenciosamente,

Márcio Borges Martins
Editor

Seasonality, age structure and reproduction aspects of *Leptodactylus (Lithodytes) lineatus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae) in Rondônia state, southwestern Amazonian, Brazil

Paulo Sérgio Bernarde¹ & Marcelo N. de C. Kokubum^{2,3}

1. Centro de Ciências Biológicas e da Natureza, Campus Floresta, Universidade Federal do Acre - UFAC, Cruzeiro do Sul, CEP: 69980-000, Brasil;
2. Laboratório de Taxonomia, Ecologia e Sistemática de Anuros Neotropicais, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, CEP: 38400-902, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil.
3. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília – UnB, C.P. 04457, CEP: 70919-970, Brasília – DF, Brasil ;
mnckokubum@unb.br

ABSTRACT

Leptodactylus (Lithodytes) lineatus is an Amazonian leaf litter frog considered rare or uncommon in several studies on anuran communities. Despite being a widely distributed frog in Amazonian forests, knowledge of the biology and ecology of this species is relatively scarce. This species has been reported to live in association with leaf-cutter ant nests (*Atta* spp.) during the breeding period. In this paper we present data on the seasonality of this species and some reproductive information pertaining to a locality of Rondônia state, northwestern Brazil. Field work was carried out between April 2001 and March 2002, with the use of pitfall traps with drift fences as a survey method. *Leptodactylus lineatus* had a

higher capture frequency in this locality compared to that of other studies carried out in other Amazonian localities, possibly because this species has secretive habits, such as calling and breeding from nests of leaf cutting ants, and are difficult to be found during visual encounter surveys. The breeding period occurs among october to march Calling males and egg-bearing females were found between September and February and juvenile recruitment occurred mainly during the end of rainy season to beginning of the dry season (February to June). Males and females show secondary sexual dimorphism in SVL, the females being significantly larger than the males. The number of ovarian eggs per female varies from 110 to 328 and analyses indicate that there is a significant correlation with SVL.

Key words: *Leptodactylus lineatus*,

INTRODUCTION

Leptodactylus (Lithodytes) lineatus (SCHNEIDER, 1799) is an Amazonian leaf litter frog uncommon in communities research, (SCHLÜTER & REGÖS, 1981; CALDWELL & ARAÚJO, 2005; LIMA *et al.*, 2006) despite being categorized like Least Concern (GAA) by present a widely distributed frog in the Amazonian forests of Eastern Peru, Ecuador, Bolivia, and Brazil through southern Venezuela to the Guianas (FROST, 2006). Knowledge of the biology and ecology of this species is relatively scarce (REGÖS & SCHLÜTER, 1984; HOOGMOED, 1986; ZIMMERMAN & RODRIGUES, 1990; LAMAR & WILD, 1995; SCHLÜTER & REGÖS, 1996).

This species has been reported to live in association with leaf-cutter ant nests (*Atta* spp.) (SCHLÜTER & REGÖS, 1981) during the breeding period (LAMAR & WILD, 1995).

Males call from subterranean burrows in these nests (SCHLÜTER & REGÖS, 1981; RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994; LAMAR & WILD, 1995); the species produces foam nests, where tadpoles possibly complete development in ponds (RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994; LAMAR & WILD, 1995; SCHLÜTER & REGÖS, 1996). Given its coloration and the diurnal activity of juveniles, this species is considered a mimic of some anrobatids (*Allobates femoralis*) and dendrobatids (*Ameerega* spp.) (LAMAR & WILD, 1995). Recently, FROST *et al.* (2006) placed *Lithodytes lineatus* and *Adenomera* species in the genus *Leptodactylus*, where *Lithodytes* was considered a subgenus of this species.

During a research study conducted on anuran communities in the municipality of Espigão do Oeste, State of Rondônia (Brazil), we captured several individuals of *Leptodactylus lineatus*. In this paper we present data on the occurrence of this species (males, females and juveniles) over the course of a year and some reproductive information (calling activity of males, number and diameter of ovarian eggs in females). Herein, we compare the abundance of this species at our study site with that of other Amazonian localities.

MATERIAL AND METHODS

This study was carried out at Jaburi Farm, municipality of Espigão d'Oeste (11°35' – 11°38'S; 60°41 – 60°45'W), southwest Amazonia, state of Rondônia, Brazil. The region's altitude oscillates around 280 meters. The vegetation is constituted by Amazonian Forest (mainly Open Rain Forest, see VELOSO *et al.*, 1991), where the following species are found (OLIVEIRA, 2002): Big Leafed Mahogany (*Swietenia macrophylla*), Cerejeira (*Torresia*

acreana), Lapacho (*Tabebuia serratifolia*), Rubber Tree (*Hevea brasiliensis*) and Brazil Nut Tree (*Bertholletia excelsa*). Several areas in this region have been deforested and transformed for cattle ranching and agricultural farming. The annual mean precipitation is 2100 mm, with a dry period normally taking place from April to September. The mean annual temperature is 26°C (climate data from city hall). Colonization in Rondônia state, mainly along highway BR 364, caused progressive deforestation of the Amazon rainforest during the 1980's (VANZOLINI, 1986).

Field work was carried out through April 2001 to March 2002 with the use of pitfall traps with drift fences (CAMPBELL & CHRISTMAN, 1982). In this method, plastic barrels (200 lt) were buried every 10 m in reta line and connected by a one meter high canvas fence. Six trap sequences were built with four barrels each and a 44 m long fence in each of the trap setups. The trap setups were positioned in three different habitats, with two traps in each habitat: a) inside the forest, away from permanent water bodies; b) inside the forest ca 100 m from a river (about 4 m wide and 0,80 m deep), and c) in pasture areas, far from permanent water bodies. Each trap sequence was built at least 1800 m away from the next sequence, and for each habitat both trap setups were separated by a minimum distance of 200 m. Traps remained open all year and were monitored from 3 to 4 times a week. Other data, such as calling activity and individuals observed in the leaf litter were also occasionally recorded. The senior author became familiar with the advertisement call of this species from calling males kept captive for two nights in November 2001.

Specimens captured were killed in 10% alcohol and fixed in 10% formalin. To describe the age structure of this population, specimens were classified as adult males, adult females and juveniles. The individuals were sexed by dissection or by reproductive condition (e.g. presence of ovarian eggs in females and extended vocal sacs or hypertrofied

gonads in males). The snout-vent length (SVL) of the smallest female with mature ovarian eggs was used to establish this category; data on male adult size in the literature (RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994; LIMA *et al.*, 2006) were used to set the lower size limit of the adult male category. The number and diameter of mature ovarian eggs were measured via the removal of ovaries, were measured taking the maximum diameter of five eggs for each ovarian female and the mean was obtained. Snout-vent length (SVL) and egg diameter were determined to the nearest 0.1 mm with a vernier calliper. The SVL data were used to separate females without ovarian eggs from juveniles. All specimens collected are housed in the “AAG-UFU” herpetological collection at the Museu de Biodiversidade do Cerrado, in the Universidade Federal de Uberlândia (MG), Brazil.

Spearman’s test (ZAR, 1984) was used to verify possible correlations between the capture frequency and rainfall and between SVL of the egg-bearing females and number of ovarian eggs. A Student’s t-test was used to compare the SVL of males and females. The computational analysis was performed in JMP 5.0.1 to PC (SAS Institute).

RESULTS

A total of 112 individuals of *Leptodactylus lineatus* were captured in pitfall traps. Of these, 101 were analysed, belonging to the following sex and size classes: 46 juveniles, 32 females and 23 males (Table 1; Figure 1).

Less individuals (n=38) were captured during the six driest months (April to September; rainfall = 456mm) in relation to the six rainy months (n=74; October to March; rainfall = 1850 mm). A smaller number of individuals was captured between June and August 2001, which were the driest months (Figure 1). However, no positive correlation was found between the capture frequency and rainfall patterns ($r_s = 0.3184$; $p = 0.3213$; $n =$

12). Adults were more frequent during the months of September to December (Figure 1) and the egg-bearing females were captured only from September to February. Calling activity of the males was observed from November to January in forested areas. In all time spending on field, only in two occasions, a male was heard calling from inside a nest of the leaf-cutting ant (*Atta* sp.). The recruitment period of juveniles occurred mainly between February and March (see Figures 1 and 2).

The majority of individuals (n=84) were captured in the forest near a river environment; another 28 individuals were captured in a forest distant from permanent water bodies. No individuals were captured in pasture areas.

Insert Table 1

Insert Figure 1

The SVL of juveniles ranged from 19.6 to 35.85 mm (Figure 2), in males, from 34.9 to 47.0 mm, and in females it ranged from 38.1 to 52.0 (Table 2). Females are significantly larger (mean SVL=44.76 mm; $t=6.49$; $DF = 21$; $P<0.0001$) than males (mean SVL 38.51 mm).

Insert Figure 2

Insert Table 2

Females larger than 38.1 mm had mature ovarian eggs (Table 3). The egg number, estimated from ovarian eggs, varied from 110 to 328 (mean= 243; SD = 55.08; n = 17) and it was positively correlated to female size ($R=0.5172$; $p=0,0335$; n = 17) (Figure 3). Mature ovarian eggs measured 1.5 to 1.92 mm (mean=1.7; SD=0.11; n = 17 females).

Insert Table 3

Insert Figure 3

DISCUSSION

Leptodactylus lineatus was the fourth most abundant anuran species captured in pitfall traps (BERNARDE & MACEDO-BERNARDE, unpublished data). By comparison, during a snake community study, only four individuals (three juveniles amid the leaf litter in the

forest and one adult under a fallen tree trunk in pasture areas) were observed in 960 hours of visual encounter surveys (BERNARDE & ABE, 2006). Our abundance data for *L. lineatus* are greater than those from other studies conducted elsewhere in the Amazon (Table 4).

The capture frequency of *L. lineatus* was higher at Espigão do Oeste (RO) than in others studies carried out in various Amazonian localities possibly because of the use of pitfall traps as a means to assess anuran community diversity in our study. The species' secretive habits, such as calling from and breeding within to nestes of the leaf cutting ant (SCHLÜTER & REGÖS, 1981; LAMAR & WILD, 1995), make it difficult to detect individuals during visual encounter surveys,, at all times of day. The perceived lower abundance of this frog in anuran communities may be a result of the biases of the most common methods employed to assess communities (visual encounter surveys, plots), which are not necessarily designed to detect this species. Without the use of pitfall traps, we would have only recorded a total of four individuals. Pitfall traps are an efficient technique to detect some species that often times may not be detected by other methods (CECHIN & MARTINS, 2000). The results of our study indicate that this is the case for the leaf litter frog *L. lineatus*.

Only one individual was found in a pasture habitat. Despite having been found in pasture habitats (TOCHER, 1998), *L. lineatus* appears to be mostly a forest (primary and secondary forest) dweller (AICHINGER, 1991; RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994; CALDWELL & ARAÚJO, 2005). In the municipality of Espigão d'Oeste, the capture frequency for this species was greater with proximity to the river, possibly because it provided the most appropriate environment for breeding, especially for tadpole development (see RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994; LAMAR & WILD, 1995).

Insert Table 4

Egg-bearing females and calling males were found in the rainy season (September to February), and juvenile recruitment occurred mainly during the end of rainy season to beginning of the dry season (February to June). Although some species of anurans can breed throughout the year (DUELLMAN, 1978), in unstable environments (e.g. that have dry spells) the reproduction of some species is limited to the rainy season (AICHINGER, 1987; MOREIRA & LIMA, 1991). The seasonal recruitment pattern observed in *L. lineatus* is similar to that observed in other species that depend on standing water for larval development in Central Amazonia (MOREIRA & LIMA, 1991).

Our results for size ranges in *L. lineatus* (males 34.9 – 47 mm, females 38.1 – 52 mm, juveniles 19.6 – 35.8 mm) compare with those in the existing literature as follows: male 45 mm, female 56 mm (DUELLMAN, 1978); males 33.7 (average n = 3) (RODRÍGUEZ, 1992); males 33 – 45 mm, females 44 – 56 mm (RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994); males 33.1 – 37.5 mm, females 37.7 – 47.2 mm, juveniles 14.9 – 15.6 mm (DUELLMAN & MENDELSON, 1995); female 38.9 mm (DUELLMAN & THOMAS, 1996); juveniles 17.6 – 20.8 (CALDWELL & VITT, 1999); males 33 – 43 mm, females 48 – 56 mm (LIMA *et al.*, 2006). The locality with the smallest individuals (of all sexes and age structures) was Loreto, Peru (DUELLMAN & MENDELSON, 1995). The largest females were reported in Manaus, Brazil (LIMA *et al.*, 2006); Santa Cecília, Ecuador (DUELLMAN, 1978), and Iquitos, Peru (RODRÍGUEZ & DUELLMAN, 1994). The largest males were reported in Espigão do Oeste,

present study. As in other species of the genus *Leptodactylus* (MARTINS, 1988; GIARETTA & KOKUBUM, 2004), size-related secondary sexual dimorphism was also found in *L. lineatus*, being females significantly larger than males.

The ovarian egg numbers recorded for females of this species are 195 and 230 (DUELLMAN, 1978) and an average of 250 (LIMA *et al.*, 2006). In this study we recorded a mean of 243 eggs, with ranges from 110 to 328 eggs. There was a significant correlation between number of ovarian eggs and female size, a pattern which is also observed in other species of the genus *Leptodactylus* (MARTINS, 1988; PRADO *et al.*, 2000; GIARETTA & KOKUBUM, 2004).

CONCLUSIONS

Leptodactylus lineatus is one of the most abundant leaf litter frogs in the forests of Espigão do Oeste, Rondônia, Southwestern Amazonia (Brazil). The number of individuals detected in other studies may be a reflection of the methods used (visual encounter surveys and plots), and not necessarily a lower density. The secretive habits of this frog (males calling within nests of leaf cutting ants) do not facilitate visual detection.

The breeding period occurs during the rainy season. Calling males and egg-bearing females were recorded from September to February, and juvenile recruitment occurs mainly during the end of rainy season to the beginning of the dry season (February to June).

Males and females show size-related secondary sexual dimorphism, being females significantly larger than males.

The number of ovarian eggs per female varies from 110 to 328 and there is a significant correlation between number of eggs and body size.

ACKNOWLEDGEMENTS

To Lílian Cristina Macedo Bernarde for assistance in the field. To Reginaldo A. Machado and Ariadne Angulo for suggestions and comments on the manuscript. To Eduardo Garcia, Celso Garcia, Carlos A. Bernarde and their families, for logistic support. To Centro de Conservação e Manejo de Répteis e Anfíbios - RAN of IBAMA, for collecting permits (Process 02001.006649/00-60; Authorizations 246/2000-DIFAS/DIREC and 021/02-RAN). To CAPES for the fellowship granted to PSB.

LITERATURE CITED

- AICHINGER, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal Neotropical environment. **Oecologia** **71**:583-592.
- AICHINGER, M. 1991. Faunal deficit of anurans in tropical farmland of Amazonian Peru. **Alytes** **9**(1):23-32.
- BERNARDE, P. S. & ABE, A. S. 2006. A snake community at Espigão do Oeste, Rondônia, Southwestern Amazon, Brazil. **South American Journal of Herpetology** **1** (2):102-113.
- CALDWELL, J. P. & ARAÚJO, M. C. 2005. Amphibian faunas of two Eastern Amazonian rainforest sites in Pará, Brazil. **Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History** **16**:1-41.
- CALDWELL, J. P. & VITT, L. J. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional northern Amazonian rain forest. **Oikos** **84**:383-397.
- CAMPBELL, H. W. & CHRISTMAN, S. P. 1982. Field techniques for herpetofaunal community analysis, In: SCOTT Jr., N. J. ed. *Herpetological communities: a Symposium of the*

- Society for the Study of Amphibians and Reptiles and the Herpetologists' League. Washington, U. S. Fish Wildlife Service. p.193-200.
- CECHIN, S. Z. & MARTINS, M. 2000. Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 17(3):729-740.
- DUPELLMAN, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **University of Kansas, Museum of Natural History Miscellaneous Publications** 65:1-352.
- DUPELLMAN, W. E. 1995. Temporal fluctuations in abundances of anuran amphibians in a seasonal Amazonian rainforest. **Journal of Herpetology** 29:13-21.
- DUPELLMAN, W. E. & MENDELSON III, J. R. 1995. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. **The University of Kansas Science Bulletin** 55:329-376.
- DUPELLMAN, W. E. & SALAS, A. W. 1991. Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazonico, Peru. **Occasional Papers of the Museum of Natural History of Kansas** 143:1-13.
- DUPELLMAN, W. E. & THOMAS, R. 1996. Anuran amphibians from a seasonal dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon basin. **Occasional Papers of the Natural History Museum The University of Kansas** 180:1-34.
- FROST, D. R. 2006. **Amphibians species of the world 3.0 - an online reference**. American Museum of Natural History. Disponível em <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>> Accessed in 20.11. 2006.
- FROST, D.R.; GRANT, T.; FAIVOVICH, J.; BAIN, R.H.; HAAS, A.; HADDAD, C. F.B.; DE SÁ R.O.; CHANNING, A.; WILKINSON, M.; DONNELLAN, S.C.; RAXWORTHY, C.J.; CAMPBELL, J.A.; BLOTTO, B.L.; MOLER, P.; DREWES, R.C.; NUSSBAUM, R.A.; LYNCH, J.D.; GREEN, D.M. & WHEELER, W.C. 2006. The Amphibian tree of life. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 297:1-370.
- 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.

- HOOGMOED, M. S. 1986. Ergänzende Beobachtungen an *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (Salientia: Leptodactylidae). **Salamandra** 22(2-3):215-217.
- LAMAR, W. W. & WILD, E. R. 1995. Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae), with description of the tadpole. **Herpetological Natural History** 3:135-142.
- LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E.; MENIN, M.; ERDTMANN, L. K.; RODRIGUES, D. J.; KELLER, C. & HÖDL, W. 2006. **Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central**. Áttema Design Editorial, Manaus.
- MARTINS, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). **Revista Brasileira de Biologia** 48:969-977
- MOREIRA, G. & LIMA, A. P. 1991. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazônia. **Herpetologica** 47:295-300.
- OLIVEIRA, O. A. 2002. **Geografia de Rondônia – espaço e produção**. Dinâmica Editora e Distribuidora Ltda, Porto Velho, RO.
- PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M. & LOPES, F. S. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. **Journal of Herpetology** 34:135-139.
- REGÖS, J. & SCHLÜTER, A. 1984. Erste Ergebnisse zur Fortpflanzungsbiologie von *Lithodytes lineatus* (SCHNEIDER, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae). **Salamandra**, 20 (4): 252-261.
- RODRIGUEZ, L. O. 1992. Structure et organization du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. **Revue Ecology** 47:151-197.
- RODRIGUEZ, L. O. & DUELLMAN, W. E. 1994. **Guide to the Frogs of the Iquitos Region, Amazonian Peru**. Lawrence, Kansas. Asociación de Ecología y Conservación, Amazon Center for Environmental Education and Research, and Natural History Museum, The University of Kansas. 80p.

- SCHLÜTER, A. & REGÖS, J. 1981. *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Attini). **Amphibia-Reptilia** 2: 117-121.
- SCHLUTER, A. & REGÖS, J. 1996. The tadpole of *Lithodytes lineatus* - with notes on the frog resistance to leaf-cutting ants (Amphibia: Leptodactylidae). **Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde**. 4:1-4.
- TOCHER, M. 1998. Diferenças na composição de espécies de sapos entre três tipos de floresta e campo de pastagem na Amazônia central. In: C. GASCON & MOUTINHO, P. (eds.). **Floresta Amazônica: Dinâmica, Regeneração e Manejo**. Manaus, AM. Ministério da Tecnologia e Ciência, Instituto de Pesquisas da Amazônia. p. 219-232.
- VANZOLINI, P. E. 1986. **Levantamento herpetológico da área do Estado de Rondônia sob a influência da rodovia BR 364**. Programa Pólo-noroeste, Subprograma Ecologia Animal, Relatório de Pesquisa nº 1, CNPq, Brasília.
- VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE, Rio de Janeiro.
- ZAR, J. H. 1984. **Biostatistical analysis**. New Jersey, Prentice-Hall International, Inc. 2. Ed., 718p.
- ZIMMERMANN, B. L. & RODRIGUES, M. T. 1990. Frogs, snakes, and lizards of the INPA/WWF reserves near Manaus, Brazil. Pp. 426-454 In: A. H. Gentry (ed.), **Four Neotropical Rainforests**. Yale University Press, New Haven.

Table 2 – Sizes (SVL) of individual juveniles (n = 46), males (n = 23) and females (n = 32) of *Leptodactylus lineatus* at Espigão do Oeste, Rondônia (Brazil). Measurements given in mm. SVL= mean snout-vent length; Range=SVL range; SD = Standard deviation.

	SVL	RANGE	SD
Juveniles	24.98	19.6 – 35.85	4.07
Males	38.51	34.9 – 47	2.72
Females	44.76	38.1 – 52	2.94

Table 3 – SVL of egg-bearing females (n=17), mean of the number of five mature ovarian eggs/female and egg diameter of *Leptodactylus lineatus* from municipality of Espigão d'Oeste, Rondônia state (Brazil). All measurements in mm.

Female SVL	Number of mature ovarian eggs	Egg diameter
38.10	195	1.6
40.25	110	1.80
40.40	267	1.7
42.60	237	1.6
42.95	201	1.55
43.10	275	1.65
43.30	294	1.52
44.20	169	1.74
45.90	273	1.88
46.00	220	1.92
46.50	218	1.65
46.55	281	1.76
47.30	267	1.78
47.30	307	1.70
48.00	216	1.63
48.55	274	1.73
52.00	328	1.78

Table 4 – Relative abundance of *Leptodactylus lineatus* published in studies on herpetofauna communities carried out in different Amazonian localities. Abundance=Number of individuals detected or assessments on relative abundance by the respective authors. VES= Visual Encounter Surveys.

Locality	Abundance	Method and sampling effort	Literature
Espigão do Oeste, RO (Brazil)	116 Abundant	Pitfall (365 days) VES(960 person-hours)	This study
Along highway BR 364, RO (Brazil)	1	VES (80 days)	Vanzolini (1986)
Rio Xingu, PA (Brazil)	3 Uncommon	VES (54 days)	Caldwell & Araújo (2005)
Manaus, AM (Brazil)	Rare	Not mentioned	Lima <i>et al.</i> (2006)
Caracará, RR (Brazil)	3 Rare	VES (60 days)	Caldwell & Vitt (1999)
Loreto (Peru)	13	VES (93 days) Pitfall	Duellman & Mendelson (1995)
Cusco Amazónico (Peru)	2 Rare	VES (887 person days)	Duellman & Salas (1991) Duellman (1995)
Balta, Ucayali (Peru)	1	VES (420 days) Pitfall	Duellman & Thomas (1996)
Cocha Cashu (Peru)	4	80 plots (5 x 5 m)	Rodríguez (1992)

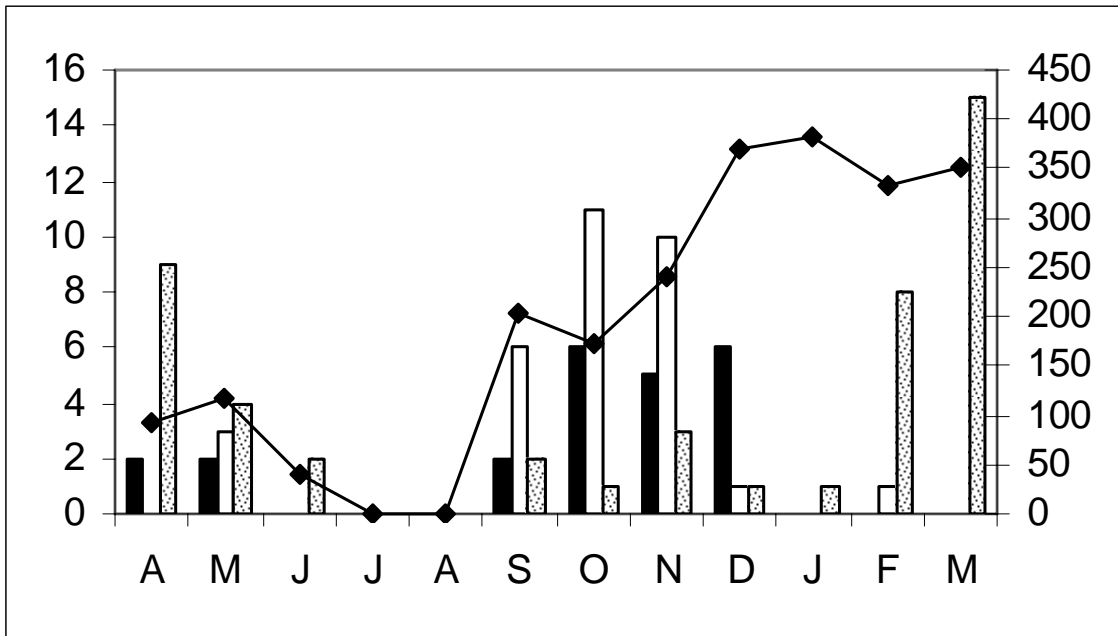


Figure 1 – Frequency of males (black bars), females (white bars), juveniles (grey bars) and rainfall (line) from April 2001 to March 2002 in Espigão do Oeste, Rondônia, Brazil. Left axis shows number of captured individuals, right axis shows rainfall (mm), x-axis depicts months. N = 101.

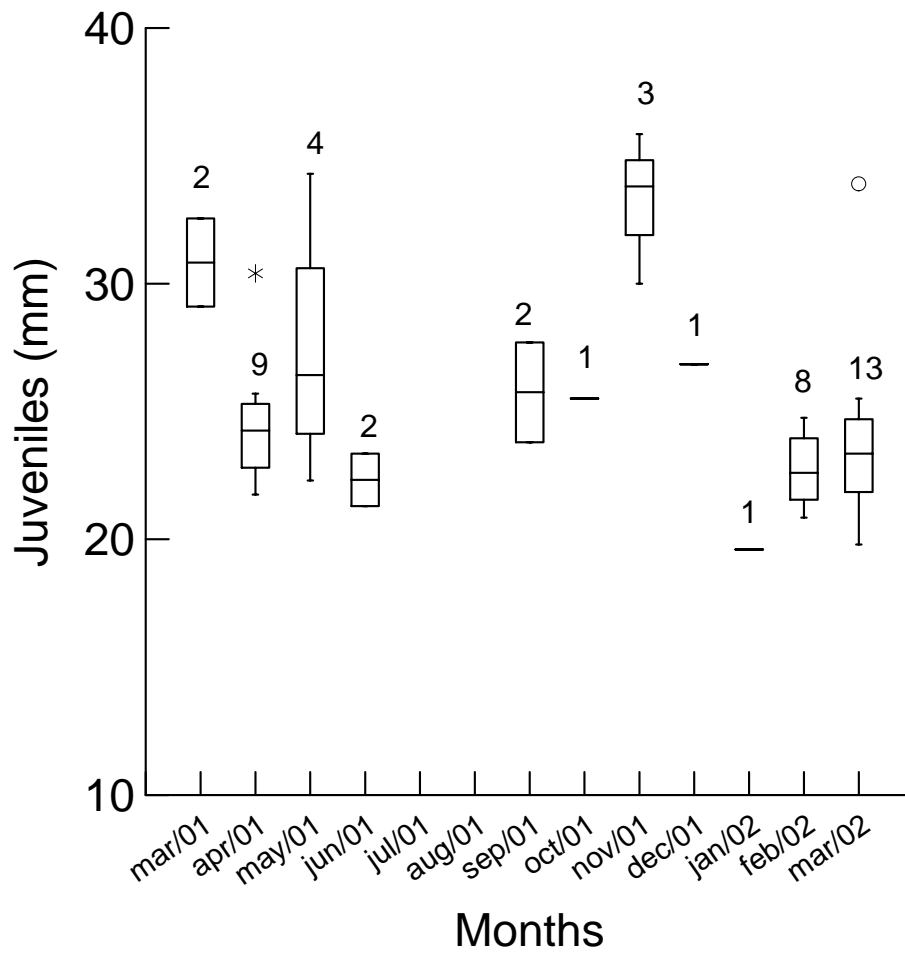


Figure 2. Seasonal variation in the abundance and size (SVL, in mm) of juvenile *Leptodactylus lineatus* (n= 46) trapped at Espigão do Oeste, Rondônia (Brazil) from April 2001 to March 2002. No individuals were trapped in July/August 2001. The number above each plot represents the sample sizes. Plots show minimum, maximum, median and quartiles. The asterisk and empty circle represent outliers.

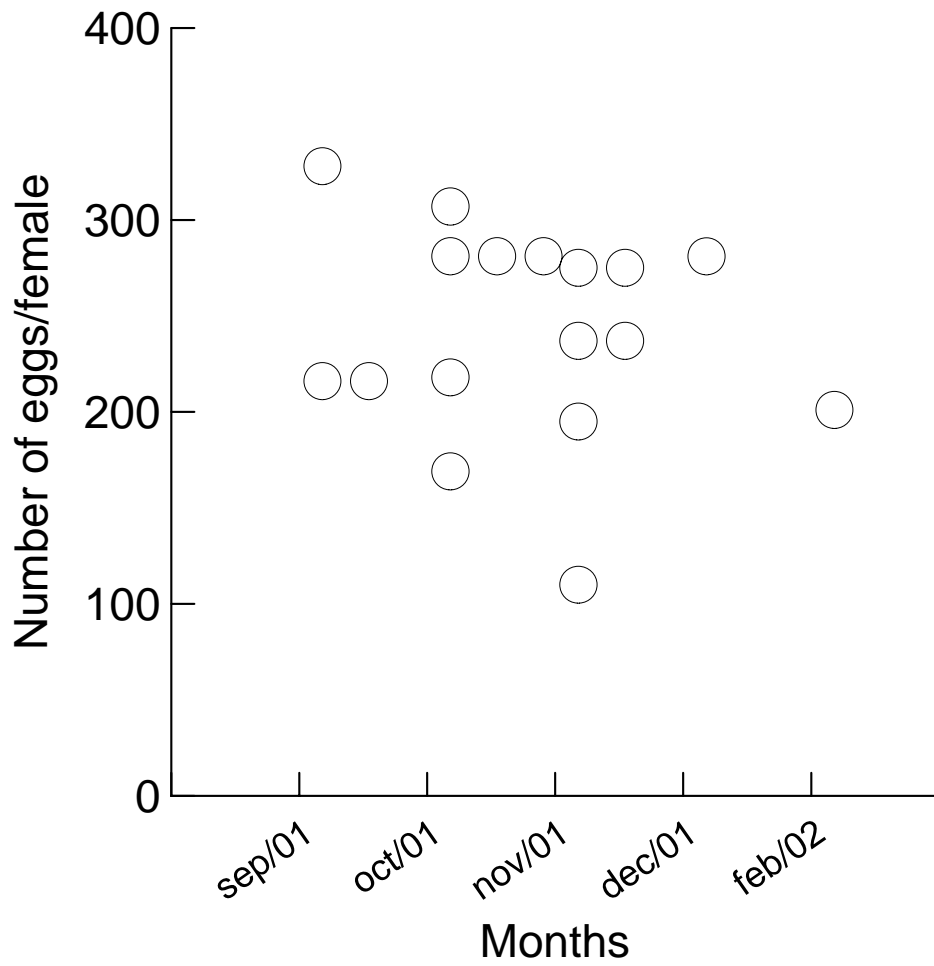


Figure 3. Number of mature ovarian eggs in 17 females of *Leptodactylus lineatus*. Specimens trapped at Espigão do Oeste, Rondônia (Brazil), from September 2001 to February 2002. Individuals with a similar number of eggs are displayed next to each other.