



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

BIOLOGIA REPRODUTIVA E REDESCRIBÇÃO DO GIRINO DE *Leptodactylus knudseni* HEYER, 1972 (ANURA, LEPTODACTYLIDAE) NA AMAZÔNIA CENTRAL

Rebeca Mc Comb Pinto

Manaus
Novembro/2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

BIOLOGIA REPRODUTIVA E REDESCRIBÇÃO DO GIRINO DE *Leptodactylus knudseni* HEYER, 1972 (ANURA, LEPTODACTYLIDAE) NA AMAZÔNIA CENTRAL

Rebeca Mc Comb Pinto

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Orientador: Dr. Marcelo Menin

Manaus
Novembro/2015

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

P659b Pinto, Rebeca Mc Comb
Biologia reprodutiva e redescrição do girino de *Leptodactylus knudseni*, Heyer 1972 (Anura, Leptodactylidae) na Amazônia Central / Rebeca Mc Comb Pinto. 2015
42 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Marcelo Menin
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) - Universidade Federal do Amazonas.

1. comportamento reprodutivo. 2. grupo *L. pentadactylus*. 3. dimorfismo sexual. 4. história natural. I. Menin, Marcelo II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer ao programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas, aos coordenadores Maria Gracimar Araújo (Gal) e Tomas Hrbek pelo acolhimento caloroso e ajuda sempre que necessário.

Ao Programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBio (CNPQ 457545/2012-7) pelo apoio financeiro e à FAPEAM por conceder a bolsa de mestrado.

Ao meu orientador, Marcelo Menin, por mais essa etapa que juntos compartilhamos. Por aceitar me orientar, confiar, me oferecer amizade e por, acima de tudo, me oferecer apoio e compreensão.

Ao INPA por autorizar minha papelada permitindo minhas idas à Ducke sempre que necessário. E, também, a todos que fazem parte da Ducke que me dispensavam palavras de apoio em momentos nos quais o clima parecia não colaborar em nada com minha pesquisa.

Ao meu ajudante de campo, Osmildo, por me acompanhar desde o início colaborando com idéias viáveis visando o melhor para o meu trabalho e, principalmente, por cuidar de mim contra jararacas, onças, antas e tudo mais.

Ao Fabiano Waldez, Wagner Silva, Igor Kaefer, Thais Bilalba e Fabrício Baccaro, muito obrigada por terem criticado de forma positiva e colaborado com idéias boas, seja na correção do projeto ou durante a aula de qualificação. Isso tudo apenas me estimulou para que eu tentasse e fizesse o meu melhor.

À banca composta pelos professores Wagner Silva, Igor Kaefer e Ermelinda Oliveira que muito me ajudaram com suas críticas e sugestões.

Ao David por ter feito as fotos do girino presentes no trabalho.

Aos meus amigos Suellen e Rodrigo, que são pessoas únicas e que me acompanharam durante toda essa jornada.

À Reysi por ter me acompanhado em campo e por sempre ter uma mão amiga para ajudar, mesmo que longe.

Ao Sérgio que, apesar de tudo, foi uma das pessoas que estive ao meu lado no início e, principalmente, no fim desse período. Pessoa, esta, que buscava me incentivar, me direcionar uma palavra amiga em momentos de profundo desespero e me dizer que tudo ia dar certo. Obrigada.

E, claro, à minha família. Minha mãe, meu pai e meu irmão. Sem eles nada disso seria possível. Foi com o apoio e compreensão deles que se tornou viável ir a campo e terminar as coletas. Não sabemos o porquê das intercorrências da vida, mas, sei que alguma razão há para estarmos juntos nesse momento. Palavras nunca serão suficientes.

RESUMO

O grupo de *L. pentadactylus* possui algumas características reprodutivas apontadas como possíveis sinapomorfias para o grupo: construção de bacias escavadas, padrão de batimento da espuma, presença de ovos tróficos nos ninhos. *Leptodactylus knudseni* faz parte desse grupo e possui ampla distribuição pela Bacia Amazônica. As larvas de *L. knudseni* foram descritas anteriormente, mas não há informações morfométricas e dados sobre variação ontogenética. O presente estudo teve como objetivo descrever aspectos da biologia reprodutiva da espécie e redescrever a fase larval. O estudo foi realizado na Reserva Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, usando o método Animal Focal para descrever o comportamento reprodutivo. A redescrição da larva de *L. knudseni* foi baseada em indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento. Os casais depositaram os ninhos de espuma em bacias escavadas na margem de poças temporárias com fundo coberto por folhiço, localizadas em solo argiloso e distante de riachos. As desovas não apresentam ovos tróficos. Girinos dessa espécie não são capazes de gerar a própria espuma. O girino de *L. knudseni* possui corpo ovóide. Espiráculo único posicionado ao lado esquerdo. Fórmula dentária 2(2)/3(1). O uso de bacia escavada para a deposição dos ovos foi descrita para diversas espécies do grupo *L. pentadactylus*. A ausência de ovos tróficos e o comportamento de não produzir a própria espuma difere do que é encontrado para outras espécies do grupo. O girino de *L. knudseni* se assemelha ao que foi descrito para girinos de outras espécies do grupo de *L. pentadactylus*.

ABSTRACT

The group of *L. pentadactylus* is composed by species of large size which has some reproductive characteristics suggested as possible synapomorphies: deposition of foam nests in excavated basins, foam nest beating pattern, and the presence of trophic eggs in the nests. *Leptodactylus knudseni* is a member of this group and has wide distribution throughout the Amazon Basin. The larvae of *L. knudseni* were described briefly, but there is no morphological information and data on ontogenetic variation. This study aimed to describe aspects of reproductive biology of the species and redescribe the larval stage. The study was conducted in the Reserva Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, using the Focal Animal method to describe the reproductive behavior. The redescription of *L. knudseni* larva was based on individuals at different stages of development. Couples deposited foam nests in excavated basins on the edge of temporary ponds with bottom covered by leaf litter, located in clay soil and distant from streams. The clutches lack trophic eggs. Tadpoles are not able to generate the foam itself. The tadpole of *L. knudseni* has body ovoid in dorsal and lateral views. Spiracle single, sinistral. LTRF 2(2)/3(1). The use of excavated basin to deposition of eggs has been described for several species of *L. pentadactylus* group. The absence of trophic eggs and the production of foam by the tadpoles differ from that reported to some species of the group. The tadpoles of *L. knudseni* are similar to those described for other species of the group.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	08
2. OBJETIVOS	13
2.1. Objetivo Geral	13
2.2. Objetivos Específicos	13
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1. Área de Estudo	14
3.2. Coleta e Análise de dados	15
4. RESULTADOS	18
4.1. Aspectos reprodutivos e morfológicos	18
4.2. Descrição do girino	23
4.2.1. Coloração	24
4.2.2. Variação Ontogenética	24
5. DISCUSSÃO	27
6. CONCLUSÃO	33
7. REFERÊNCIAS	34

1. INTRODUÇÃO

História natural pode ser definida como descrições de ações feitas pelos organismos em seus ambientes naturais, como atividades de comportamento e movimentos, reprodução e alimentação (Vitt 2013). Estudos sobre a história natural dos organismos formam a base sobre a qual a pesquisa biológica avançada e as estratégias de conservação são construídas (Greene 2005), são essenciais para uma abordagem abrangente sobre questões biológicas fundamentais (Bury 2006). Por outro lado, a sistemática engloba as características, *status* genético e história evolutiva dos organismos (Greene & Losos 1988). Juntas, a história natural e a sistemática são importantes para a conservação a fim de definir limites e contornos na diversidade dos organismos além de fornecerem informações que tratam de questões ambientais críticas (Greene & Losos 1988; Bury 2006).

Estudos sobre a história natural de Lissamphibia permitiram, por exemplo, a elaboração de hipóteses quanto à diversidade e origem dos modos reprodutivos no grupo. Anfíbios anuros apresentam a maior diversidade de modos reprodutivos do que qualquer outro grupo de vertebrados tetrápodes (Haddad & Prado 2005). Algumas linhagens de anuros são conhecidas por depositar ovos em meio a ninhos de espuma formados pelos parentais durante o amplexo (Duellman & Trueb 1994).

Anuros da família Leptodactylidae, em sua maioria, são exemplos de animais que constroem ninhos de espuma na superfície da água ou em depressões rasas na terra (Vitt & Caldwell 2009). Para essa família, as principais razões para que haja deposição dos ovos nesses ninhos de espuma

são a proteção dos ovos e dos girinos contra a dessecação (Heyer 1969; Downie 1988) e predação por predadores aquáticos (Menin & Giaretta 2003). Os leptodactílídeos se distribuem desde o sul do Texas (EUA) até o sul do Brasil, Argentina e Chile, com representantes nas Antilhas (Frost 2015). A família é composta por 199 espécies distribuídas em 13 gêneros e três subfamílias: Leiuperinae, Leptodactylinae e Paratelmatoquinae (Frost 2015).

O gênero *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 é o maior da família, compreendendo 74 espécies conhecidas (Frost 2015) e estão, tradicionalmente, divididos em cinco grupos de espécies [*Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799), *Leptodactylus marmoratus* (Steindachner, 1867) – atualmente realocados ao gênero *Adenomera* Steindachner, 1867 (Pyron & Wiens 2011) –, *Leptodactylus melanonotus* (Hallowell, 1861), *Leptodactylus latrans* (Steffen, 1815) e *Leptodactylus pentadactylus* (Laurenti, 1768)], reconhecidos por caracteres morfológicos e comportamentais (Heyer 1969). Todos os membros do gênero *Leptodactylus* depositam ovos em ninhos de espuma, contudo a escolha do sítio de deposição e o tempo que as larvas se desenvolvem no ninho variam entre as espécies (Shepard & Caldwell 2005).

A história sistemática do gênero *Leptodactylus* se mantém instável desde que foi proposto por Fitzinger em 1826 (Heyer 1970). Relações filogenéticas dentro do grupo de *L. pentadactylus* não são bem resolvidas e pouco se sabe sobre a ecologia da maioria das espécies (Shepard & Caldwell 2005). Desde os anos 70, pesquisadores procuram elucidar a classificação deste grupo de espécies (Heyer 1979, 2005).

De acordo com análises filogenéticas recentes, o grupo de *L. pentadactylus* é composto por 17 espécies (de Sá *et al.* 2014) e incluem rãs de porte moderado a grande (65 a 178 mm) (Heyer 1979). Este grupo é suportado por duas sinapomorfias: processos axilares da pré-maxila direcionados posterodorsalmente e por machos possuindo a crista umeral (membros anteriores) bem desenvolvida (Ponssa 2008). Em relação ao tamanho, machos e fêmeas são de tamanhos similares ou machos são ligeiramente maiores que as fêmeas (Heyer 1979, 2005; Silva *et al.* 2005; Silva & Giaretta 2009). Algumas características reprodutivas – como a construção de bacias escavadas, padrão de batimento de espuma – são sugeridas como possíveis sinapomorfias para o grupo e outras características – como presença de ovos tróficos nos ninhos – seria uma característica restrita a um subgrupo dentro do grupo *L. pentadactylus* (Silva & Giaretta 2009).

Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824), uma das espécies mais estudadas do grupo de *L. pentadactylus*, constroem os ninhos de espuma nas margens de corpos d'água lênticos em bacias escavadas no solo (Silva *et al.* 2005). O uso de bacias para deposição de ovos no grupo de *L. pentadactylus* é registrado para *L. fallax* Müller 1926, *L. knudseni* Heyer, 1972, *L. pentadactylus*, *L. turimiquensis* Heyer, 2005 e *L. vastus* Lutz, 1930 (Rivero & Esteves 1969; Muedeking & Heyer 1976; Hero & Galatti 1990; Hödl 1990; Gascon 1991; Kaiser 1994; Davis *et al.* 2000; Vieira *et al.* 2007; Silva & Giaretta 2009) demonstrando que possivelmente todas as espécies do grupo podem construir seus ninhos de espuma no interior de bacias escavadas (Silva *et al.* 2005).

Algumas espécies do grupo produzem ovos tróficos, tal como *L. fallax*, *L. labyrinthicus* e *L. pentadactylus* (Gibson & Buley 2004; Silva *et al.* 2005; Menin *et al.* 2010). Os ovos tróficos são ovos ou estruturas semelhantes a ovos que não irão se desenvolver e são produzidos para o consumo da prole (Crespi 1992). Esse comportamento não é visto em *L. syphax* Bokermann, 1969 – antigo membro do grupo *pentadactylus* e atualmente foi realocado para o grupo *fuscus* (de Sá *et al.* 2014) – o que sugere que a presença de ovos tróficos poderia estar associada com o tamanho dos adultos e dos girinos e ao comportamento e morfologia carnívora dos girinos (Silva & Giaretta 2009). A postura de ovos tróficos ocorre em diversos sistemas que possuem, ou não, cuidado parental e que podem possuir prole com comportamento canibal (Perry & Roitberg 2006).

Na literatura também é possível encontrar informações de que algumas espécies pertencentes ao grupo *L. fuscus* e *L. marmoratus* (atualmente *Adenomera*) possuem girinos que são capazes de produzir espuma durante o período que permanecem no ninho (Downie 1984; Giaretta & Kokubum 2004; Oliveira-Filho & Giaretta 2008; Menin *et al.* 2009; Silva & Giaretta 2009). A produção de espuma feita pelos girinos pode ajudá-los a manter a umidade e assim favorecer a sobrevivência; podem também ajudar na atividade respiratória e excretora (Downie & Smith 2003). Esse comportamento, para o grupo *L. pentadactylus*, é conhecido, até o momento, somente em *L. labyrinthicus* (Kokubum & Giaretta 2005).

Leptodactylus knudseni possui sua localidade tipo em Limoncocha, Equador e distribui-se pela Gran Sabana da Venezuela, sul da Bolívia, norte do

Brasil e se estende para o lesto do Equador, Colômbia, Peru, atravessando Guiana, Suriname e Guiana Francesa (de Sá *et al.* 2014). São animais terrestres e noturnos e as fêmeas depositam aproximadamente 1000 ovos em ninhos de espuma (Lima *et al.* 2012). Os ovos eclodem dentro do ninho e os girinos completam o desenvolvimento em corpos d'água lênticos adjacentes (Lima *et al.* 2012). As larvas de *L. knudseni* foram descritas por Heyer & Heyer (2006), mas não há informações morfométricas e dados sobre variação ontogenética. Adicionalmente, essa espécie foi incluída na chave de identificação de girinos da Amazônia Central por Hero (1990), com uma ilustração e informações sobre coloração e disco oral. Duellman (2005) utiliza a chave de Hero para fazer uma descrição dos girinos para o Cuzco Amazônico, no Peru.

O grupo de *L. pentadactylus* possui, até o momento, girinos de nove espécies descritos: *L. knudseni*, *L. labyrinthicus*, *L. lithonaetes* Heyer, 1995, *L. pentadactylus*, *L. rhodomystax* Boulenger, 1884, *L. rhodonotus* (Günther, 1869), *L. rugosus* Noble, 1923, *L. savagei* Heyer, 2005 e *L. vastus* (Vizotto 1967; Heyer 1979, 1995; Heyer & Thompson 2000; Heyer & Heyer 2006; Rossa-Feres & Nomura 2006; Rodrigues *et al.* 2007; Vieira *et al.* 2007; Heyer *et al.* 2010; Menin *et al.* 2010). Os girinos dessas espécies são exotróficos, bentônicos, com o corpo geralmente ovalado (ou deprimido) em vista lateral, com disco oral, em sua maioria, posicionado anteroventralmente e fórmula dentária variando de 1/2(1) a 2(2)/3(1) (Vizotto 1967; Hero 1990; Heyer 1979, 1995; Heyer & Thompson 2000; Heyer & Heyer 2006; Rossa-Feres & Nomura

2006; Rodrigues *et al.* 2007; Vieira *et al.* 2007; Heyer *et al.* 2010; Menin *et al.* 2010).

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivos Gerais

Descrever aspectos da história natural de *L. knudseni*, com ênfase em caracteres reprodutivos, e a interpretação dessas informações em contexto evolutivo para o grupo *L. pentadactylus*;

Redescrever a larva e descrever os estágios larvais de *L. knudseni*.

2.2. Objetivos Específicos

- Descrever o sítio reprodutivo e as características morfológicas dos ninhos de espuma;
- Determinar a presença ou ausência de bacias escavadas pelos parentais para a deposição dos ninhos de espuma;
- Determinar as dimensões das desovas, as características dos ovos e a presença/ausência de ovos tróficos;
- Determinar a capacidade dos girinos de gerar a própria espuma dentro do ninho;
- Realizar comparação de caracteres morfológicos de machos e fêmeas para determinação de dimorfismo sexual;
- Redescrever a morfologia externa da larva de *Leptodactylus knudseni*;

- Descrever as variações morfológicas ao longo do desenvolvimento larval.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva Floresta Adolpho Ducke - RFAD (02° 55' e 03° 01'S, 59° 53' e 59° 59'W), localizada na cidade de Manaus, Amazonas e possui uma área de 10.000 ha de floresta tropical úmida de terra-firme (Figura 1).

A vegetação dessa região é caracterizada por um dossel fechado tendo 30-37 metros de altura, com árvores emergentes com 40-45 metros e sub-bosque com pouca luz, caracterizado pela abundância de palmeiras, como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. (Ribeiro *et al.* 2002). O clima da região é classificado como tropical úmido, com umidade relativa de 75-86% e precipitação anual de 1.750 a 2.500 mm (Baccaro *et al.* 2008). A estação chuvosa ocorre geralmente de novembro a maio, com uma estação seca entre junho e outubro (Marques Filho *et al.* 1981).

A RFAD é caracterizada, ainda, pela presença de poças temporárias que se formam nos baixios próximos a córregos podendo reter água por alguns dias até um ano (Pazin *et al.* 2006), e poças isoladas que se formam em áreas planas e distantes de córregos (Rodrigues *et al.* 2010), o tempo de duração depende do tipo de solo e volume de chuvas (Hodnett *et al.* 1997). Em sistemas tropicais, como a Floresta Amazônica, poças são formadas durante a

estação chuvosa e a maioria é temporária, em alguns casos podendo permanecer até a próxima estação chuvosa (Pazin *et al.* 2006).

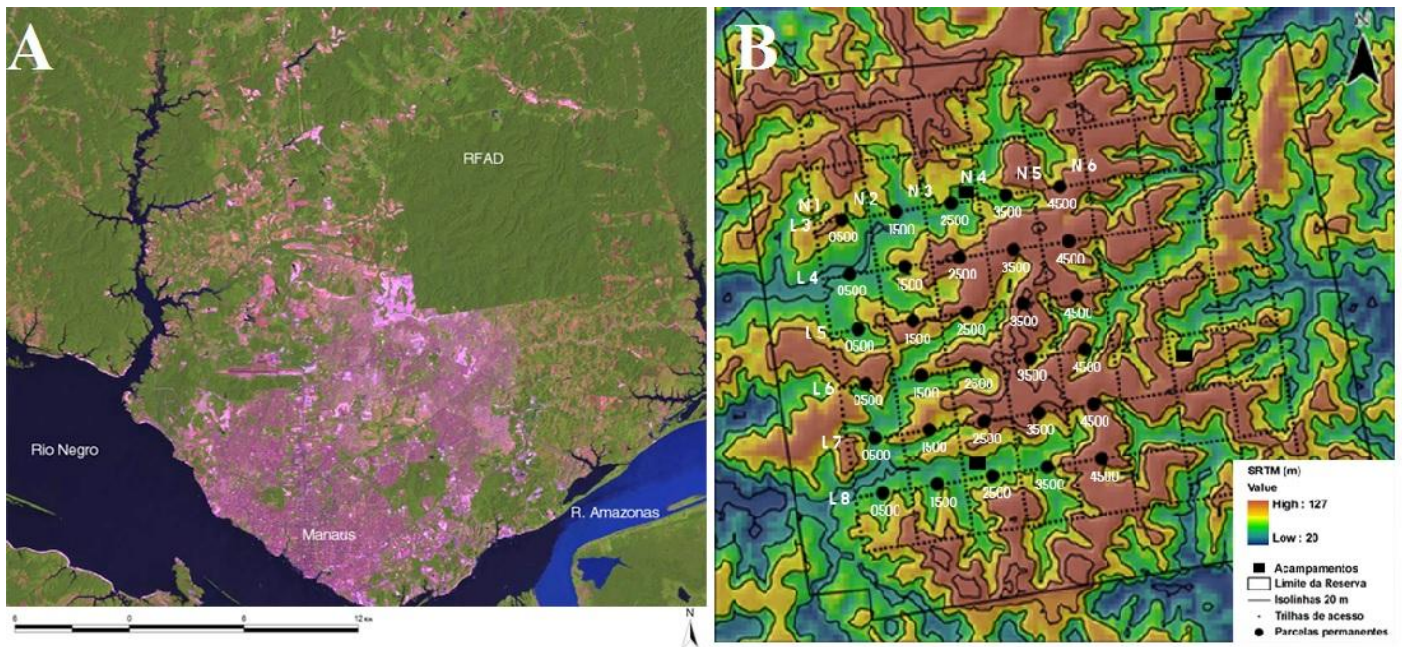


Figura 1. A) Imagem Landsat com a localização da RFAD a nordeste da cidade de Manaus. B) Sistema de trilhas da RFAD, indicando a posição de algumas parcelas de amostragem permanentes (círculos negros). Fonte: ppbio.inpa.gov.br/sítios/ducke

3.2. Coleta e Análise de Dados

As amostragens foram realizadas durante o período chuvoso na região, entre novembro e dezembro de 2013 e de novembro de 2014 a maio de 2015 (n = 117 dias, 552h). As visitas foram semanais, com duração de 2 a 3 dias e realizadas entre 16:00h e 00:00 horas. Durante o período não chuvoso, foram realizadas visitas esporádicas para a determinação da presença ou ausência de atividade reprodutiva.

O sítio de oviposição e ambiente de desenvolvimento das larvas foram descritos avaliando as características do corpo d'água: lótico ou lântico,

temporário ou permanente, largura, comprimento e profundidade. Para determinar a presença/ausência de ovos tróficos foi seguido o método usado por Silva & Giaretta (2009) onde foi quantificada a proporção de girinos em estágio inicial de desenvolvimento e de ovos em sete desovas preservadas alguns dias após a postura das mesmas. As desovas foram protegidas com malha fina para evitar a predação. Sete desovas não protegidas foram coletadas para avaliar a presença de larvas de moscas *Beckeriella willistoni* (Diptera, Ephydriidae), predador conhecido por infestar e consumir ovos e larvas de Lepodactylidae (Menin & Giaretta 2003). Foram realizados três experimentos, seguindo o método utilizado por Kokubum & Giaretta (2005), com grupos de girinos (estágio 25) de três diferentes desovas, os quais foram retirados dos ninhos, lavados com água destilada (para remover a espuma parental), realocados em tubos plásticos umedecidos (30 ml) e observados por seis horas, em condições normais de temperatura e luminosidade, com a finalidade de determinar a capacidade de gerar a própria espuma,

Machos e fêmeas adultos foram capturados e medidos quanto ao comprimento rostro-cloacal (CRC) e diâmetro do antebraço com o uso de paquímetro digital. Adultos também foram pesados com o uso de um dinamômetro de mola de 500g para determinar a massa corporal. Foi avaliada, ainda, a presença/ausência de caracteres sexuais secundários. Para avaliar eventual dimorfismo sexual no CRC, antebraço e massa corporal foi usado o test-t (Zar 1999) no programa MYSTAT 12. Foram considerados machos adultos aqueles que apresentarem atividade de vocalização e/ou caracteres sexuais secundários; foram consideradas fêmeas adultas aquelas com

tamanho igual ou maior daquelas com a presença de óvulos no abdômen e/ou desovando.

Foram realizadas amostragens de girinos nas poças onde foram encontrados os ninhos de espuma. As amostragens foram realizadas com peneira em toda a extensão das poças e os girinos de *L. knudseni* foram coletados para se determinar o menor estágio de desenvolvimento em que esses girinos estão no ambiente aquático.

Foram coletadas 24 larvas de *Leptodactylus knudseni*, os quais foram anestesiados e mortos em solução de eugenol e preservados em formalina 10%. Os girinos foram depositados na Coleção Zoológica Paulo Bührnheim da Universidade Federal do Amazonas—CZPB-UFAM. Outros 12 indivíduos da RFAD (INPA-H 1542, INPA-H 1544, INPA-H 16900) e 8 indivíduos do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), norte de Manaus (INPA-H 1278, INPA-H 8154, INPA-H 8227, INPA-H 8242) foram obtidos da Coleção de Anfíbios e Répteis do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA-H) e usados na descrição da morfologia externa e morfometria.

Os estágios de desenvolvimento foram identificados de acordo com a tabela de Gosner (1960) e a redescrição da larva de *L. knudseni* foi baseada em indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento. Os nomes das estruturas morfológicas e suas posições, o formato do corpo, focinho, cauda, espiráculo, tubo anal, formato do disco oral, papilas, dentículos e bico córneo seguiram as definições de Altig & McDiarmid (1999).

Foram aferidas dez medidas morfométricas de cada indivíduo em fase larval utilizando microscópio estereoscópico equipado com ocular com escala micrométrica e paquímetro digital. Essas medidas morfométricas foram: comprimento total; comprimento do corpo; comprimento da cauda; altura máxima da cauda; altura da musculatura caudal; largura da musculatura caudal; distância internasal; distância interocular; diâmetro do olho e largura do disco oral. Análises estatísticas exploratórias descritivas, como Média e Desvio Padrão, foram realizadas para as medidas morfométricas.

4. RESULTADOS

4.1. Aspectos reprodutivos e morfológicos

Machos em atividade de vocalização e desovas foram encontrados nos meses de novembro a março. A atividade de vocalização se iniciava aproximadamente às 17:00h e se estendia até aproximadamente 22:00h (n = 18 noites).

Fêmeas (CRC = 139,18 mm; desvio padrão (dp) = 8,70; mínimo = 129,98 mm; máximo = 156,83 mm; n = 8) são, em média, ligeiramente maiores que os machos (CRC = 137,48 mm; dp = 11,96; mínimo = 110,93 mm; máximo = 155,81 mm; n = 24), mas a diferença não foi significativa ($t= 0,369$; $df= 30$; $p= 0,715$) (Figura 2A, 2B). Machos (287,05 g; dp = 73,10; mínimo = 145 g; máximo = 405 g; n = 24) possuem maior massa corporal que as fêmeas (282,50 g; dp = 49,20; mínimo = 210 g; máximo = 380 g; n = 8); porém, a diferença também não foi significativa ($t= -0,163$; $df= 30$; $p=0,872$). Machos apresentaram os seguintes caracteres: 1) espinhos nupciais no pré-pólex (Figura 2C), 2)

espinhos peitorais formados ou em formação (Figura 2D), 3) braços hipertrofiados (diâmetro = 18 mm; dp = 6,83; mínimo = 9,61 mm; máximo = 32,91 mm; n = 24) significativamente maiores ($t = -3,379$; $df = 30$; $p = 0,002$) do que as fêmeas (diâmetro = 9,71 mm; dp = 1,17; mínimo = 8,46 mm; máximo = 11,47 mm; n = 8) (Figura 2E, 2F) e 4) coloração avermelhada na lateral do corpo e parte posterior das coxas. Não foram observadas interações agonísticas entre os machos.

Foram encontrados 23 ninhos de espuma de *L. knudseni*. Os casais depositaram esses ninhos em bacias escavadas do lado externo de poças temporárias, mas sempre próximas (média = 272 cm; dp = 572,39; mínimo = 10 cm; máximo = 2700 cm; n = 21) às margens das poças, as quais estavam localizadas em solo argiloso, distante de riachos (> 200 m de distância), possuíam o fundo coberto por folhiço em área sombreada (excetuando-se sete ninhos; Figura 3A). As bacias apresentaram formato aproximadamente circular com média de 20,77 cm no maior diâmetro (dp = 9,05; mínimo = 13 cm; máximo = 61 cm) e 18 cm no menor diâmetro (dp = 5,44; mínimo = 14 cm; máximo = 42 cm) e 5 cm de profundidade (dp = 1,99; mínimo = 3 cm; máximo = 9,5 cm) (Figura 3B). Durante o período não chuvoso (no mês de junho) foram encontradas, ocasionalmente, seis desovas adjacentes a poças artificiais criadas para coletar girinos de *Osteocephalus taurinus* e também nas margens de poças que continham lama formada por chuvas ocasionais.



Figura 2. *Leptodactylus knudseni*: A) fêmea; B) macho; C) espinho nupcial no pré-pólex; D) espinho peitoral formado; E) vista lateral da fêmea; F) vista lateral do macho. (Fotos: Rebeca M. C. Pinto).



Figura 3. A) Desova de *L. knudseni* próximo à margem externa de uma poça temporária em solo argiloso; B) bacia escavada de *L. knudseni* na margem de uma poça temporária. Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas (Fotos: Rebeca M. C. Pinto).

As desovas continham, em média, 400 ovos (dp = 159,23; mínimo = 153; máximo = 627; n = 11) embebidos em espuma, sem a presença de ovos tróficos. Os ovos apresentaram coloração amarelo claro e estavam envoltos por uma cápsula gelatinosa (Figura 4), possuem diâmetro com média de 4,46 mm (dp= 0,19; mínimo = 4,25 mm; máximo = 4,75 mm; n = 10) quando envoltos com a cápsula e média de 3,28 mm (dp = 0,23; mínimo = 3,00 mm; máximo = 3,75 mm; N = 10) sem a cápsula.



Figura 4. Ovos recém postos de *Leptodactylus knudseni*. (Foto: Rebeca M. Pinto).

Dos 23 ninhos coletados, sete apresentaram infestação por larva da mosca *Beckeriella willistoni*, contendo, em média, 467 larvas por ninho (dp = 607,23; mínimo = 14; máximo = 1810). Os girinos encontrados nas poças se

encontravam entre os estágios 27 e 31. Os girinos de *L. knudseni* em nenhum dos grupos dos experimentos foram capazes de gerar a própria espuma.

4.2. Descrição do girino

A descrição foi baseada em quatro girinos no estágio 36 (INPA-H1278, INPA-H1542, INPA-H8242). O corpo representa 33% do comprimento total enquanto a cauda representa 67%. Os girinos possuem corpo ovóide tanto em vista lateral quanto em vista dorsal (Figura 5A, 5B). Narinas pequenas com formato oval, posicionadas dorsolateralmente. O focinho é arredondado em vista dorsal e truncado em vista lateral. Olhos pequenos dirigidos e posicionados dorsalmente. Distância interorbital é 2,7 vezes maior que o diâmetro máximo dos olhos. Espiráculo único e translúcido, posicionado ao lado esquerdo, abertura larga e abaixo do nível médio do corpo, dirigida posterodorsalmente, visível em vista dorsal. Tubo anal mediano e fundido à nadadeira ventral. Altura máxima da cauda possui aproximadamente o dobro da altura do músculo da cauda. Musculatura caudal densa inicia-se de forma robusta e diminui gradualmente formando uma ponta aguda. Nadadeira dorsal se origina na junção do corpo com a cauda, com contorno em arco amplo. Nadadeira ventral origina-se na extremidade posterior ventral do corpo, em arco amplo e mantém aproximadamente a mesma altura ao longo da cauda. Linha lateral visível. Disco oral (Figura 5C) anteroventral, sem emarginação. Fileira única de papilas marginais, grandes e dispostas de forma intercalada, com um vasto espaço no lábio anterior. Não apresenta papilas submarginais. Mandíbula anterior larga em forma de arco; mandíbula posterior larga em forma de V. Ambas levemente serreadas. Fórmula dentária 2(2)/3(1), sendo a fileira

P1 de tamanho similar à P2 e a fileira P3 corresponde a 1/3 da fileira P2. As medidas dos girinos em outros estágios de desenvolvimento estão apresentadas na Tabela 1.

4.2.1. Coloração

Em vida o girino possui coloração do corpo bege clara no dorso, região ventral cinza escura. Íris cinza, com centro dourado. As nadadeiras são transparentes com manchas pretas que se iniciam no meio e se prolongam até a ponta da cauda. Musculatura da cauda possui cor laranja claro tornando-se mais clara ao longo da parte posterior. Quando preservado possui dorso marrom acinzentado, parte lateral do corpo e ventre acinzentados, musculatura da cauda bege clara e nadadeiras translúcidas; ventre opaco. Olhos pretos. Intestino visível através da pele.

4.2.2. Variação Ontogenética

Fórmula dentária variada no estágio 35: 2(2)/2(1) ou 2(2)/3(1). Nos estágios 26 e 27, fileira de dentículos A-2 e P-3 quase imperceptíveis. A partir do estágio 28 as fileiras tomam o tamanho similar que irá se seguir por todos os outros estágios de desenvolvimento. Nos estágios 26 a 35 os indivíduos apresentam corpo menos pigmentado possibilitando, assim, a visibilidade do intestino. A partir do estágio 36 o corpo apresenta uma pigmentação maior, tornando a visibilidade do intestino bem menor que os estágios anteriores. Tubo anal está presente em todos os estágios apresentados.

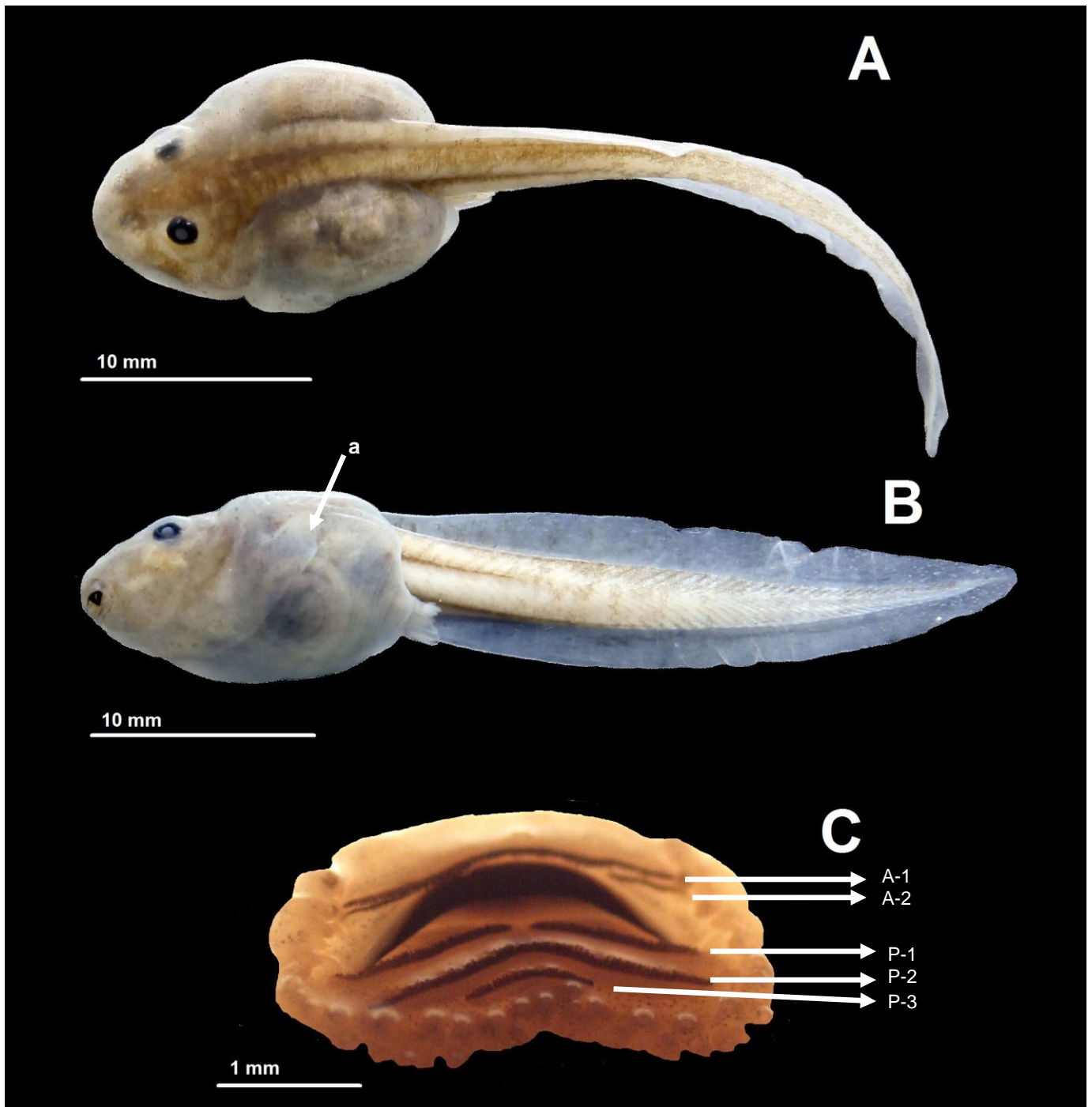


Figura 5. Girino de *Leptodactylus knudseni*. No estágio 36: (A) vista dorsal; (B) vista lateral. No estágio 37: (C) disco oral. a = abertura do espiráculo. A-1 e A-2: fileiras de dentículos do lábio anterior. P-1, P-2 e P-3: fileiras de dentículos do lábio posterior. (Fotos: A e B – David Telles; C – Rebeca M. C. Pinto).

Tabela 1. Medidas (em mm) para 44 girinos de *Leptodactylus knudseni* nos estágios 26 a 28, 31, 33 a 37 e 40 (Gosner 1960). CT = comprimento total; CC= comprimento do corpo; CCa = comprimento da cauda; ACa = Altura Máxima da Cauda; AMCa = Altura da Musculatura Caudal; LMCa = Largura da Musculatura Caudal; DI = Distância Internasal; DIO = Distância Interocular; DO = Diâmetro do Olho; LDO = Largura do disco oral; FD = Fórmula Dentária. Os valores representam a média \pm o desvio padrão, e os valores mínimo e máximo. Para estágios com um ou dois indivíduos, os valores são apresentados para cada indivíduo.

Caracteres	Estágios									
	26 (n=10)	27 (n=10)	28 (n=2)	31 (n=7)	33 (n=1)	34 (n=1)	35 (n=4)	36 (n=4)	37 (n=2)	40 (n=3)
CT	21,94 \pm 0,80 20,51 - 22,68	27,25 \pm 2,77 22,03 - 30,20	29,84 - 33,38	37,72 \pm 4,17 32,78 - 44,06	39,61	43,39	42,2 \pm 7,94 33,65 - 50,61	47,45 \pm 4,52 41,63 - 52,56	52,99 - 54,71	62,83 \pm 8,82 56,34 - 72,88
CC	6,98 \pm 0,21 6,76 - 7,39	8,95 \pm 0,59 7,72 - 9,71	11,05 - 11,09	13,14 \pm 1,33 11,45 - 15,43	14,07	14,52	14,59 \pm 1,17 13,11 - 15,74	15,65 \pm 1,11 14,13 - 16,75	20,4 - 20,49	20,3 \pm 1,48 19,39 - 22,00
CCa	14,96 \pm 0,71 13,73 - 16,06	18,30 \pm 2,33 13,61 - 20,58	18,79 - 22,29	24,58 \pm 3,48 21,59 - 29,88	25,54	28,87	27,61 \pm 6,79 20,54 - 34,87	31,79 \pm 3,67 27,50 - 36,47	32,59 - 34,22	42,53 \pm 7,39 36,84 - 50,88
ACa	3,62 \pm 0,15 3,36 - 3,84	4,59 \pm 0,27 4,00 - 4,96	5,76 - 6,08	6,97 \pm 1,12 5,92 - 8,96	7,36	6,56	7,08 \pm 0,72 6,08 - 7,68	7,60 \pm 0,84 6,88 - 8,80	11,04 - 11,20	10,99 \pm 1,28 9,76 - 12,32
AMCa	1,78 \pm 0,05 1,76 - 1,92	2,13 \pm 0,24 1,76 - 2,56	2,88 - 3,20	3,06 \pm 0,34 2,40 - 3,36	3,20	4,32	3,64 \pm 0,33 3,36 - 4,00	4,00 \pm 0,82 3,20 - 5,12	5,92 - 6,40	5,44 \pm 0,27 5,12 - 5,60
LMCa	1,62 \pm 0,16 1,28 - 1,76	1,87 \pm 0,15 1,06 - 2,08	2,56 - 2,88	3,02 \pm 0,39 2,40 - 3,52	3,84	4,00	3,36 \pm 0,22 3,20 - 3,68	3,60 \pm 0,10 2,40 - 4,80	5,44 - 5,6-	5,81 \pm 0,82 5,12 - 6,72
DI	1,4 \pm 0,04 1,36 - 1,44	1,82 \pm 0,15 1,60 - 2,16	2,24 - 2,40	2,54 \pm 0,27 2,24 - 2,80	2,48	2,80	2,54 \pm 1,89 2,40 - 2,80	2,76 \pm 0,17 2,56 - 2,96	3,20 - 3,28	2,48 \pm 0,08 2,4 - 2,56
DIO	1,64 \pm 0,26 1,28 - 1,92	2,72 \pm 0,14 2,56 - 3,04	3,76 - 3,84	3,99 \pm 0,52 3,06 - 4,48	4,96	4,40	4,34 \pm 0,26 4,00 - 4,64	4,90 \pm 0,38 4,40 - 5,20	5,60 - 5,92	6,00 \pm 0,69 5,60 - 6,80
DO	0,57 \pm 0,04 0,48 - 0,64	0,87 \pm 0,05 0,80 - 0,96	1,20 - 1,20	1,29 \pm 0,24 1,04 - 1,76	2,08	1,36	1,50 \pm 0,23 1,36 - 1,84	1,80 \pm 0,38 1,28 - 2,16	2,00 - 2,16	2,48 \pm 0,14 2,40 - 2,64
LDO	1,46 \pm 0,08 1,30 - 1,50	1,94 \pm 0,09 1,80 - 2,10	2,30 - 2,50	2,61 \pm 0,32 2,20 - 3,10	3,00	2,90	2,63 \pm 0,22 2,40 - 2,90	3,13 \pm 0,26 2,90 - 3,50	3,20 - 3,50	3,63 \pm 0,06 3,60 - 3,70
FD	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/2(1) 2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)	2(2)/3(1)

5. DISCUSSÃO

Vocalizações de machos de *L. knudseni* foram registradas entre novembro e março, e os ninhos de espuma foram encontrados principalmente na estação chuvosa e eventualmente nos meses mais secos. Contudo Lima *et al.* (2012) registraram machos em atividade de vocalização durante todo o ano, com maior frequência nos mesmos meses que o presente estudo. As desovas encontradas no período não chuvoso indicam que a espécie pode se reproduzir durante este período desde que haja um corpo d'água onde posteriormente os girinos possam completar seu desenvolvimento. A deposição de ovos em ninhos de espuma com girinos exotróficos foi registrada para outras espécies do grupo, como *L. labyrinthicus*, *L. savagei* (Breder 1946; Zina & Haddad 2005) e difere de espécies como *L. fallax* e *L. pentadactylus* em que os girinos irão completar seu desenvolvimento inteiro dentro do ninho (Hero & Galatti 1990; Davis *et al.* 2000)

Machos e fêmeas estudados apresentaram tamanho semelhante ao descrito por Heyer (2005) e Heyer & Heyer (2006). Distinguem-se sexualmente quanto ao diâmetro do braço, presença de espinhos peitorais e no pré-polex e coloração nos machos, mas não apresentam dimorfismo sexual quanto ao comprimento rostro-cloacal e massa corporal. Outras nove espécies do grupo apresentam espinho peitoral e no pré-polex: *L. flavopictus* Lutz, 1926, *L. labyrinthicus*, *L. paraensis* Heyer, 2005, *L. rhodomystax*, *L. rhodonotus*, *L. rugosus*, *L. savagei*, *L. turimiquensis* e *L. vastus* (Heyer 1979; Heyer & Thompson 2000; Duellman 2005; Heyer 2005), enquanto que espécies *L. fallax*, *L. lithonaetes*, *L. myersi* Heyer, 1995, *L. pentadactylus*, *L. peritoaktites*

Heyer, 2005 e *L. rhodomerus* Heyer, 2005 apresentam espinhos somente no pré-polex (Kaiser 1994; Heyer 1995; Heyer & Heyer 2001; Heyer 2005).

A ausência de dimorfismo no tamanho corporal (CRC) foi verificada para as espécies *L. labyrinthicus*, *L. myersi*, *L. paraensis*, *L. peritoaktites*, *rhodomerus* e *L. vastus* (Heyer 2005). No entanto, outras espécies do grupo de *L. pentadactylus* como o próprio *L. pentadactylus*, *L. savagei* e *L. turimiquensis* apresentam dimorfismo no tamanho (Heyer 2005). Braço hipertrofiado é uma característica sexual secundária descrita para machos em atividade reprodutiva de todas as espécies do grupo *L. pentadactylus* (Heyer 1979, 2005) indicando comportamento territorialista em machos desse clado. Apesar disso, não foram observadas interações agonísticas em *L. knudseni*. Lutas entre machos foram registrados na literatura para *L. labyrinthicus* (Silva *et al.* 2005) e *L. tumiriquensis* (como *L. pentadactylus* em Rivero & Esteves 1969).

O uso de bacias escavadas para deposição de ninhos já foi registrado para *L. knudseni* (Hero & Galatti 1990; Hödl 1990; Gascon 1991) e também para outras espécies do grupo *pentadactylus* (Rivero & Esteves 1969; Muedeking & Heyer 1976; Hero & Galatti 1990; Kaiser 1994; Davis *et al.* 2000; Vieira *et al.* 2007; Silva & Giaretta 2009; Menin *et al.* 2010). No entanto, não foi verificada se a construção da bacia foi realizada somente pelo macho ou iniciada pelo macho e concluída pelo casal como registrado para *L. labyrinthicus* (Silva *et al.* 2005). A construção de bacias na margem externa de poças pode manter a desova fora do alcance de predadores aquáticos ou mesmo de girinos carnívoros da própria espécie (Silva *et al.* 2005).

A presença de larvas da mosca *Beckeriella willistoni* em ninhos de espuma de *L. knudseni* já havia sido registrada na literatura (como *L. pentadactylus* em Lacey 1979; Gascon 1991). A presença das larvas pode gerar alta taxa de mortalidade em espécies de leptodactilídeos do gênero *Physalaemus* (Menin & Giaretta 2003). Apesar do impacto sobre as desovas de *L. knudseni* ainda não ter sido determinada, o grande número de larvas da mosca encontrados nas desovas indica que a taxa de mortalidade pode ser alta.

O número de ovos encontrado nos ninhos de espuma no presente estudo (153 a 627, com média de 400 ovos) é inferior ao citado por Lima *et al.* (2012) (em torno de 1.000 ovos) para a mesma área de estudo. Não foram encontrados ovos tróficos nas desovas de *L. knudseni*, contrariando a hipótese proposta por Silva & Giaretta (2009) de que a presença de ovos tróficos poderia estar associada com o tamanho dos adultos e dos girinos, ou seja, aquelas rãs consideradas de grande porte possuiriam ovos tróficos nos ninhos. Segundo hipóteses filogenéticas recentes (de Sá *et al.* 2014), *L. knudseni* possui maior proximidade com *L. fallax* e *L. labyrinthicus*, duas espécies que possuem ovos tróficos em suas desovas (Gibson & Buley 2004; Silva *et al.* 2005). Outras espécies possuem girinos que se alimentam de ovos dentro dos ninhos de espuma como *L. pentadactylus* (Menin *et al.* 2010; Heyer *et al.* 2011), comportamento também sugerido para *L. stenodema* Jiménez de la Espada, 1875 (Hero 1990; Menin *et al.* 2008), *L. myersi* (de Sá *et al.* 2014) e *L. vastus* (Schulze & Jansen 2012), indicando que a oofagia pode ser uma característica do grupo de *L. pentadactylus*; no entanto, é obrigatória somente

para *L. fallax* e pode ser facultativa para as outras espécies de *Leptodactylus* (de Sá *et al.* 2014).

Os girinos de *L. knudseni* não são capazes de produzir a própria espuma quando no ninho. Este comportamento é descrito para girinos de *L. labyrinthicus* (Kokubum & Giaretta 2005) e para algumas espécies do grupo de *Leptodactylus fuscus* e também para espécies de *Adenomera* (antigo grupo de *Leptodactylus marmoratus*) (Downie 1984; Caldwell & Lopes 1989; Giaretta & Kokubum 2004; Oliveira-Filho & Giaretta 2008; Menin *et al.* 2009; Silva & Giaretta 2009). Por outro lado, de acordo com de Sá *et al.* (2014), *L. knudseni* está no clado que inclui *L. labyrinthicus* e *L. vastus*. Como a produção de espuma pelos girinos foi demonstrada somente para *L. labyrinthicus* (Kokubum & Giaretta 2005) o mapeamento desse comportamento dentro da filogenia é inconclusivo. Nas amostragens realizadas nas poças encontramos girinos de *L. knudseni* a partir do estágio 27 da tabela de Gosner (1960), sugerindo que a dispersão do ninho para a poça acontece precocemente, a partir da inundação das bacias com os ninhos pela água das poças durante as chuvas. Assim, concluímos que a produção da própria espuma não seria necessária, uma vez que sua função consiste em evitar a aglomeração dos girinos na parte inferior da bacia aumentando a eficiência respiratória e excretora (Downie & Smith 2003; Kokubum & Giaretta 2005), evitando a dessecação (Downie 1984) e também a predação (Menin & Giaretta 2003). Os resultados do presente estudo não corroboram a predição de Kokubum & Giaretta (2005) de que este comportamento estaria muito difundido entre as espécies do grupo *L.*

pentadactylus e, provavelmente, também entre espécies dos grupos *L. fuscus* e *Adenomera*.

A maioria das características dos girinos de *L. knudseni* é semelhante às daquelas das outras espécies descritas para o grupo de *L. pentadactylus*, incluindo um corpo alongado e oval, focinho arredondado em vista dorsal, narinas pequenas e posicionadas dorsolateralmente, olhos dorsolaterais, espiráculo único e sinistro, visível em vista lateral e tubo anal mediano (Vizotto 1967; Heyer & Thompson 2000; Heyer & Heyer 2001; Duellman 2005; Rodrigues *et al.* 2007; Vieira *et al.* 2007; Heyer *et al.* 2010; Menin *et al.* 2010). As características descritas neste trabalho se assemelham ao que foi esquematizado por Hero (1990) e que serviu como base para a descrição de Duellman (2005), com exceção da coloração em vida e fórmula dentária que pode possuir intervalos nas fileiras P2 e P3 (Duellman 2005), variação não encontrada em nosso estudo. Nossa redescrição, também se assemelha com o que foi descrito por Heyer & Heyer (2006) com exceção da coloração e o tamanho da interrupção de A-2.

Os girinos de *L. knudseni* são menores que os girinos de *L. pentadactylus* (comprimento total 69,51-73,44 mm no estágio 36; Menin *et al.* 2010), *L. labyrinthicus* (80 mm no estágio 40; Vizotto 1967) e *L. savagei* (63,8 mm no estágio 36; Heyer *et al.* 2010), mas são maiores que os girinos de *L. lithonaetes* (28-36 mm entre os estágios 35 e 40; Heyer & Heyer 2001), *L. rhodomystax* (46,7 mm no estágio 37; Rodrigues *et al.* 2007), *L. rhodonotus* (42,7 mm no estágio 37; Duellman 2005), *L. rugosus* (32-37 mm entre os

estágios 38 e 40; Heyer & Thompson 2000) e *L. vastus* (49,3 mm no estágio 37; Vieira *et al.* 2007).

Os girinos de *L. knudseni* se diferem dos girinos de *L. labyrinthicus* pelo formato do corpo, disco oral sem emarginação, fórmula dentária e coloração (corpo globular quando em vista lateral, disco oral emarginado na porção ventral, fórmula dentária 1/2(1), coloração marrom acinzentado em girinos vivos de *L. labyrinthicus* Vizotto, 1967; Rossa-Feres & Nomura, 2006), de *L. lithonaetes* pela posição disco oral, espessura das nadadeiras e coloração (disco oral ventral e emarginado, nadadeiras dorsal e ventral finas, coloração marrom em girinos vivo de *L. lithonaetes*; Heyer & Heyer 2001), de *L. pentadactylus* pela posição do disco oral, fórmula dentária e coloração (disco oral terminal, fórmula dentária 1/2(1), e coloração cinza escuro ou preto quando em vida em girinos vivos de *L. pentadactylus*; Menin *et al.* 2010), de *L. rhodomystax* pelas papilas, fórmula dentária e coloração (presença de papilas submarginais, fórmula dentária 2/2(3), coloração do corpo preta em girinos vivo de *L. rhodomystax*; Rodrigues *et al.* 2007), de *L. rhodonotus* pelas papilas e fórmula dentária (fileira dupla de papilas marginais na parte lateral dos lábios anterior e posterior e fórmula dentária 2(2)/3 em girinos vivos de *L. rhodonotus*; Duellman, 2005), de *L. rugosus* pela posição do disco oral, espessura da nadadeira dorsal e coloração (disco coral ventral, nadadeira dorsal fina e coloração do corpo marrom em girinos vivos de *L. rugosus*; Heyer & Thompson 2000), de *L. savagei* pela posição do disco oral e coloração (disco oral anterior e coloração marrom em girinos vivos de *L. savagei*; Heyer *et al.* 2010), de *L. vastus* pela posição do disco oral, papilas, fórmula dentária e coloração (disco

oral anterior, presença de papilas submarginais, fórmula dentária 1/2(1) ou 1/3(1), e coloração marrom com tons de verde oliva em girinos vivos de *L. vastus*; Vieira *et al.* 2007).

A morfologia geral do girino de *L. knudseni* indica carnivorismo/oofagia, comportamento já relatado na literatura (Hero & Galatti 1990; Lima *et al.* 2012). Heyer (2005) atesta que girinos de espécies pertencentes ao grupo *L. pentadactylus* possuem morfologia única de serem ao menos carnívoros facultativos, com caudas longas e musculosas e disco oral orientado anteriormente. A ingestão de ovos tróficos, provavelmente, consiste de uma adaptação que favorece o crescimento do girino até a metamorfose (Silva *et al.* 2005; Prado *et al.* 2005). Como citado, para *L. knudseni* observou-se a ausência de ovos tróficos nos ninhos de espuma desta forma, os girinos dessa espécie seriam carnívoros facultativos.

6. CONCLUSÃO

Os resultados do presente estudo, de forma geral, condizem com aquilo que é descrito na literatura para membros do grupo *L. pentadactylus*. *L. knudseni* faz o uso de bacias escavadas para a deposição do ninho de espuma como já descrito, contudo se a bacia é construída pelo macho ou fêmea, ou por ambos como visto em *L. labyrinthicus*, ainda é desconhecido. A larva de *L. knudseni*, aqui descrita, se assemelha ao que é relatado na literatura apresentando uma morfologia carnívora, corroborando com a literatura pertinente de que os girinos das espécies do grupo *L. pentadactylus* seriam carnívoros facultativos. Apesar de algumas de nossas informações não corroborarem as hipóteses propostas na literatura, como a deposição de ovos

tróficos nos ninhos ou a produção de espuma pelo girino, os nossos resultados contribuem para preencher algumas lacunas da literatura voltada para o gênero *Leptodactylus* e assim compreender melhor a história evolutiva de caracteres reprodutivos no grupo *L. pentadactylus*.

7. REFERÊNCIAS

- Altig, R.; McDiarmid, R.W. 1999. Body plan: development and morphology, p. 24-51. In: McDiarmid, R.W.; Altig, R., (Eds). *Tadpoles: the biology of anuran larvae* The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Baccaro, F.B.; Drucker, D.P.; Vale, J.; Oliveira, M.L.; Magalhães, C.; Lepsch-Cunha, N.; Magnusson, W.E. 2008. *A Reserva Ducke*. Em: *Reserva Ducke A Biodiversidade Amazônica Através de uma Grade*. Oliveira, M.L.; Baccaro, F.B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. 2008. *Áttema*. p. 11-20.
- Breder Jr, C.M. 1946. Amphibians and reptiles of the Rio Chucunaque drainage, Darien, Panama, with notes on their life histories and habits. *Bulletin American Museum of Natural History*, 86:375–436.
- Bury, R.B. 2006. Natural history, field ecology, conservation biology and wildlife management: Time to connect the dots. *Herpetological Conservation and Biology*. 1:56-61.
- Caldwell, J.P.; Lopez, P.T. 1989. Foam-generating behavior in tadpoles of *Leptodactylus mystaceus*. *Copeia*, 1989:498-502.
- Crespi, B.J. 1992. Canibalism and trophic eggs in subsocial and eusocial insects. Em: Elgar, M.A.; Crespi, B.J.: *Canibalism: Ecology and Evolution among Diverse Taxa*. Oxford University Press, Oxford. p. 176-213.

- Davis, S.L.; Davis, R.B.; James, A.; Taly, B.C.P. 2000. Reproductive behavior and larval development of *Leptodactylus fallax* in Dominica, West Indies. *Herpetological Review*, 31:217–220.
- de Sá, R.O.; Grant, T.; Camargo, A.; Heyer, R.W.; Ponssa, M.L.; Stanley, E. 2014. Systematics of the Neotropical Genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the Relevance of Non-molecular Evidence, and Species Accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9:1-128.
- Downie, J.R. 1984. How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. *Copeia*, 1984:778–780.
- Downie, J.R. 1988. Functions of the foam in foam-nesting leptodactylid *Physalaemus pustulosus*. *Herpetological Journal*, 1:302-307.
- Downie, J.R.; Smith, J. 2003. Survival of Larval *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) out of Water: Developmental Differences and Interspecific Comparisons. *Journal of Herpetology*, 37:107-115.
- Duellman, W.E. 2005. *Cusco Amazónico – the lives of amphibians and reptiles in an Amazonian rainforest*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 251-261p.
- Duellman, W.E.; Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 670 pp.

- Frost, D. R. 2015. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5. Disponível em: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gascon, C. 1991. Breeding of *Leptodactylus knudseni*: responses to rainfall variation. *Copeia*, 1991:248–252.
- 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.
- Gibson, R.C.; Buley, K.R. 2004. Maternal care and obligatory oophagy in *Leptodactylus fallax*: a new reproductive mode in frogs. *Copeia*, 2004:128–135.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- Greene, H.W. 2005. Organisms in nature as a central focus for biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20:23-27.
- Greene, H.W.; Losos, J.B. 1988. Systematics, Natural History and Conservation. *BioScience*. 37(8):458-462.
- Haddad, C.F.B.; Prado, C.P.A. 2005. Reproductive Modes in Frogs and Their Unexpected Diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3): 207-217.
- Hero, J.M. 1990. An illustrated key to tadpoles occurring in the Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. *Amazoniana*, 11(2): 201-262.

- Hero, J.M.; Galatti, U. 1990. Characteristics distinguishing *Leptodactylus pentadactylus* and *L. knudseni* in the Central Amazon Rainforest. *Journal of Herpetology*, 24(2):226-228.
- 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. 1970. Studies on the frogs of the genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). VI. Biosystematics of the *melanonotus* group. *Contributions in Science*. 191:1-48.
- Heyer, W.R. 1979. Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Smithson Contributions to Zoology*, 301:1-43.
- Heyer, W.R. 1995. South American rocky habitat *Leptodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) with description of two new species. *Proceedings of The Biological Society of Washington*, 108(4):695 – 716.
- Heyer, W.R. 2005. Variation and taxonomic clarification of the large species of the *Leptodactylus pentadactylus* species group (Amphibia, Leptodactylidae) from Middle America, northern South America, and Amazonia. *Arquivos de Zoologia*, 37:269–348.
- Heyer, W.R.; Heyer, M.M. 2001. *Leptodactylus lithonaetes* Heyer. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 723:1-3.
- Heyer, W.R.; Heyer, M.M. 2006. *Leptodactylus knudseni* Heyer Knudsen's Thin-toed Frog. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 807:1–12.

- Heyer, W.R.; Thompson, A.S. 2000. *Leptodactylus rugosus* Noble. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 708.1-708.5.
- Heyer, W.R.; Heyer, M.M.; de Sá, R.O. 2010. *Leptodactylus savagei* Heyer Savage's Thin Toed Frog. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 867.1–867.19.
- Heyer, M.M.; Heyer, W.R.; de Sá, R.O. 2011. *Leptodactylus pentadactylus* (Laurenti) Smoky Jungle Frog. *Catalogue of American Amphibians and Reptile*, 887.1-887.48.
- Hodnett, M.G.; Vendrame, I.; Marques-Filho, A.d.O.; Oyama, M.D.; Tomasella, J. 1997. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath Forest in central Amazonia. II. Floodplain water table behavior and implications for streamflow generation. *Hydrology and Earth System Sciences*. 1(2): 279-290.
- Hödl, W. 1990. Biology and physiology of Amphibians. Stuttgart and New York, Fotschritte der Zoologie: W Hanke, Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs, p. 41–60.
- Kaiser, H. 1994. *Leptodactylus fallax*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, 583.1-583.3.
- Kokubum, M.N.C.; Giaretta, A.A. 2005. Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematic implications. *Journal of Natural History*, 39:1745–1758.

- Lacey, L.A. 1979. Predação em girinos por uma vespa e outras associações de insetos com ninhos de duas espécies de rãs da Amazônia. *Acta Amazonica*, 9:755-762.
- Lima, A. P.; W. E. Magnusson; M. Menin; L. K. Erdtmann; D. J. Rodrigues; C. Keller & W. Hödl. 2012. *Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central = Guide to the frogs to Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia*. Manaus: Átemma, 177 pp.
- Marques-Filho, A.O.; Ribeiro, M.N.G; Santos, H.M.; Santos, J.M. 1981. *Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke – Manaus – AM. IV. Precipitação. Acta Amazônica*, 11:759-768.
- Menin, M.; Giaretta, A.A. 2003. Predation on foam nestes of leptodactylinae frogs (Anura: Leptodactylidae) by larvae of *Beckeriella niger* (Diptera: Ephydriidae). *The Zoological Society of London*, 261:239-243.
- Menin, M.; Waldez, F.; Lima, A.P. 2008. Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10,000 ha of a forest in Central Amazonia, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 3(1):68-81
- Menin, M.; Almeida, A.P.; Kokubum, M.N.C. 2009. Reproductive aspects of *Leptodactylus hylaedactylus* (Anura: Leptodactylidae), a member of the *Leptodactylus marmoratus* species group, with a description of tadpoles and calls. *Journal of Natural History*, 43:2257-2270.
- Menin, M.; Lima, A.P.; Rodrigues, D.J. 2010. The tadpole of *Leptodactylus pentadactylus* (Anura: Leptodactylidae) from Central Amazonia. *Zootaxa*, 2508:65-68.

- Muedeking, M.H.; Heyer, W.R. 1976. Description of eggs and reproductive patterns of *Leptodactylus pentadactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Herpetologica*, 32:137–139.
- Oliveira-Filho, J.C.; Giaretta, A. 2008. Reproductive behavior of *Leptodactylus mystacinus* (Anura, Leptodactylidae) with notes on courtship call of other *Leptodactylus* species. *Iheringia, Série Zoologia*, 98(4):508-515.
- Pazin, V.F.V.; Magnusson, W.E.; Zuanon, J.; Mendonça, F.P. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to “terra-firme” streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology*, 51:1025-1037.
- Perry, J.C.; Roitberg, B.D. 2006. Trophic egg laying: hypotheses and tests. *Oikos*, 112(3): 706-714.
- Ponssa, M.L. 2008. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46(3):249-266.
- Prado, C.P.A.; Toledo, L.F.; Zina J.; Haddad, C.F.B. 2005. Trophic eggs in the foam nests of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura, Leptodactylidae): an experimental approach. *Herpetological Journal*, 15:279–284.
- Pyron, R.A.; Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61:543–583.

- Ribeiro, J.E.L.S.; Hopkins, M.J.G.; Vicentini, A.; Sothers, C.A.; Costa, M.A.S.; Brito, J.M.; Souza, M.A.D.; Martins, L.H.P.; Lohmann, L.G.; Assunção, P.A.C.L.; Pereira, E.C.; Silva, C.F.; Mesquita, M.R. Procópio, L.C. 2002. Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra firme na Amazônia Central. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 816 pp.
- Rivero, J.A.; Esteves, A.E. 1969. Observations on the agonistic and breeding behaviour of *Leptodactylus pentadactylus* and other amphibian species in Venezuela. *Breviora Museum of Comparative Zoology*, 321:1–14.
- Rodrigues, D.J.; Menin, M.; Lima, A.P. 2007. Redescription of the tadpole of *Leptodactylus rhodomystax* (Anura: Leptodactylidae) with natural history notes. *Zootaxa*, 1509:61–67.
- Rodrigues, D.J.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E.; Costa, F.R.C. 2010. Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazonia. *Herpetologica*, 66(2): 124-130.
- Rossa-Feres, D.C.; Nomura, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 6(1):26p.
- Schulze, A.; Jansen, M. 2012. One species, two strategies? Oviposition site variation in a member of the *Leptodactylus pentadactylus* group (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 47:183–191.

- Shepard, D.B.; Caldwell, J.P. 2005. From foam to free-living: ecology of larval *Leptodactylus labyrinthicus*. *Copeia*, 4: 803-811.
- Silva, W.R.; Giaretta, A.A. 2009. On the natural history of *Leptodactylus sypfax* with comments on the evolution of reproductive features in the *L. pentadactylus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 43:191-203.
- Silva, W.R.; Giaretta A.A., Facure, K.G. 2005. On the natural history of the South American pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Natural History*, 39:555–566.
- Vieira, W.L.S.; Santana, G.G.; Vieira, K.S. 2007. Description of the tadpole of *Leptodactylus vastus* (Anura, Leptodactylidae). *Zootaxa*, 1529:61–68.
- Vitt, L.J. 2013. Walking the natural-history trail. *Herpetologica*, 69(2):105-117.
- Vitt, L.J.; Caldwell, J.P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 3ª edição. Academic Press, Burlington, USA.
- Vizotto, L.D. 1967. Desenvolvimento de anuros da região norte-ocidental do Estado de São Paulo. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São José do Rio Preto, 161 p.
- Zar, JH. 1999. Biostatistical analysis. 4ª edição. New Jersey: Prentice-Hall.
- Zina, J.; Haddad, C.F.B. 2005. Reproductive activity and vocalizations of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura: Leptodactylidae) in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 5(2):11p.