

## BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *LEPTODACTYLUS FUSCUS* EM BOA VISTA, RORAIMA (AMPHIBIA: ANURA)\*

MARCIO MARTINS

Departamento de Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia,  
Caixa Postal 478, 69083 Manaus, AM \*\*

(Com 4 figuras)

### RESUMO

São apresentadas informações sobre a biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em uma lagoa semipermanente em região de cerrado, a 10 km de Boa Vista, Roraima. Durante os meses de março a junho de 1986, foram realizadas observações e coletas em 34 noites na lagoa estudada. Machos de *L. fuscus* construíam tocas subterrâneas nas margens da lagoa e vocalizavam próximos às suas entradas. Ao aproximar-se uma fêmea, o macho a guiava para a toca onde eram depositados os ovos em ninho de espuma. Após a eclosão, os girinos permaneciam no ninho de espuma até que a toca fosse inundada pela água da lagoa ou por enxurradas em dias de chuvas fortes. Na lagoa, os girinos tinham atividade diurna e não apresentavam comportamento gregário. Não foi observada marcante diferença entre a reprodução de *L. fuscus* observada em Boa Vista e a conhecida para outras regiões, fato que, associado aos dados morfológicos apresentados por outros autores, confirma a existência de pouca variabilidade entre as diferentes populações desta espécie, ao longo de sua ampla distribuição.

*Palavras-chave:* *Leptodactylus*; grupo *fuscus*; reprodução; comportamento; Amphibia.

### ABSTRACT

#### Reproductive Biology of *Leptodactylus fuscus* in Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura)

The reproductive biology of *Leptodactylus fuscus* was observed in a large semi-permanent pond in savanna region 10 km from Boa Vista, Roraima, Brazil. Observations and collections were made on 34 nights between March and June, 1986. *L. fuscus* males built subterranean chambers at the pond margins and vocalized near the hole entrances. When a female approached, the male guided her to the chamber where eggs were deposited in a foam nest. After eclosion, the

---

Recebido em 12 de agosto de 1987

Aceito em 27 de abril de 1988

Distribuído em 30 de novembro de 1988

\* Estudo parcialmente financiado pelo Convênio  
CNPq/INPA/Governo de Roraima.

\*\* Endereço atual: Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, UNICAMP, Cx Postal 6109, 13081 Campinas, SP.

tadpoles stayed in the foam nest until the chamber was flooded by rising pond water or heavy rains. In the pond, tadpoles presented diurnal activity and did not form aggregations. There was no apparent difference between the reproductive biology of *L. fuscus* observed in Boa Vista and that observed in other regions; this fact associated with morphological data presented by other authors confirms the existence of little variability among different populations of this species along its distribution.

**Key words:** *Leptodactylus*; *fuscus* group; reproduction; behaviour; Amphibia.

## INTRODUÇÃO

O grupo *fuscus*, do gênero *Leptodactylus*, é caracterizado por espécies de porte médio que constroem tocas subterrâneas, no interior das quais depositam seus ovos em ninho de espuma.

*Leptodactylus fuscus* possui distribuição ampla, ocorrendo desde o Panamá até a Argentina (Heyer, 1978). Kenny (1969) apresentou alguns dados sobre *L. sibilatrix* (= *L. fuscus*) de Trindade; Lescure (1972) realizou algumas observações sobre *L. fuscus* na Guiana Francesa; Sazima (1975) estudou em detalhes a reprodução da espécie em Campinas, Estado de São Paulo; Hoogmoed and Gorzula (1979) apresentaram alguns dados sobre a espécie na Venezuela; e Solano (1987) apresentou dados detalhados sobre as fases imaturas e algumas observações sobre adultos, levantando o problema da falta de observações detalhadas sobre o comportamento reprodutivo da espécie. Heyer (1978), em sua revisão do grupo *fuscus*, apresentou diversos dados morfológicos de diferentes populações de *L. fuscus*, além de esclarecer o status taxonômico da espécie.

As observações contidas no presente trabalho fazem parte de estudos sobre reprodução de anfíbios realizados em uma lagoa natural da região de Boa Vista, Roraima, durante a estação de chuvas de 1986. São apresentados dados sobre o comportamento reprodutivo de *L. fuscus*, incluindo vocalizações e observações sobre estágios imaturos.

## MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado em uma lagoa semipermanente, de forma aproximadamente circular e diâmetro de cerca de 120 m, próxima à rodovia BR 174, a 10 km ao sul de Boa Vista, Roraima (2°48' N e 60°12' W, alt. 100m). A vegetação da região é caracterizada por cerrados da sub-região dos "campos"

do Rio Branco (DNPM, 1975). A cobertura vegetal das margens da lagoa estudada consiste predominantemente de gramíneas baixas. A única vegetação flutuante consistia de pequenas concentrações de *Salvinia* sp. (Salviniaceae). O clima da região é caracterizado por dias curtos e secos, temperaturas médias mensais superiores a 15°C e chuvas torrenciais (precipitação anual média de 1750 mm) bem delimitadas por período seco (DNPM, 1975). Em 1986 as chuvas se concentraram de maio a setembro, com temperaturas mínimas de 22 a 25°C e máximas de 28 a 35°C (Fig. 1). Os dados contidos na Fig. 1 foram obtidos na estação meteorológica do Ministério da Agricultura situada em Boa Vista. O solo das margens da lagoa estudada é constituído predominantemente de areias argilosas.

De março a junho de 1986, realizei observações (a cada três dias aprox.) em 34 noites na lagoa descrita acima, que começavam pouco antes de machos de *L. fuscus* começarem a vocalizar (ca. 18:00 h) e terminavam quando diminuía sensivelmente o número de indivíduos vocalizando (após as 21:00). A cada 15 dias aproximadamente, realizei coletas e observações de girinos de *L. fuscus* durante as tardes precedentes às noites de observações.

As medidas de comprimento rostro-anal (CRA) de adultos e das dimensões das tocas foram realizadas com paquímetro de plástico com precisão de 0,1 mm. Os ovos foram medidos em microscópio estereoscópico com ocular micrométrica. Os estágios de desenvolvimento dos girinos foram determinados segundo a tabela de Gosner (1960).

As gravações das vocalizações foram realizadas em fitas "cassete" em aparelho Sony TCM-2 com o microfone interno do gravador, e posteriormente transferidas no Laboratório de Bioacústica do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas, para fitas de rolo em aparelho Nagra III. As análises das gravações foram realizadas em

audioespectrógrafo Voice Identification Series 700 com filtro na faixa de 300 Hz ("wide band filter"), no Instituto de Estudos da Linguagem da mesma universidade.

## RESULTADOS

### Época de Reprodução

Machos de *Letodactylus fuscus* foram ouvidos na região de Boa Vista a partir da primeira chuva forte do ano (42 mm em 22 de fevereiro; Fig. 1). Em 15 de março, vários machos vocalizavam na lagoa estudada e em 18 do mesmo mês, observei as primeiras tocas. Durante as primeiras chuvas de maio, centenas de machos vocalizavam e já havia centenas de tocas nas margens da lagoa. Em 7 de maio observei 105 tocas ao longo de 200 m de margem, e destas, 11 (10%) continham desovas. Em 9 de maio encontrei pela primeira vez uma toca com embriões e, no dia 14 do mesmo mês, de 81 tocas examinadas, 33 (41%) continham desovas e embriões. E, 23 de maio observei as primeiras tocas com girinos em estágios 25 e, no dia 28, de 42 tocas examinadas, 21 (50%) continham girinos em estágio 25 e apenas 2 (5%) continham desovas. Em 1º de junho encontrei os primeiros girinos na lagoa e várias tocas se encontravam sob a água que havia avançado vários metros sobre a margem. Neste mesmo dia, o número de machos vocali-

zando começou a diminuir e, nos dias seguintes, a quantidade de machos continuou decrescendo. Progressivamente, os machos restantes vocalizavam a distâncias cada vez maiores da margem, até que, em 21 de junho *L. fuscus* havia virtualmente desaparecido das margens da lagoa. Esta diminuição de atividade coincidiu com o começo ou aumento de atividade de outras sete espécies de anfíbios que se reproduziram na mesma lagoa (*Hyla rubra*, *Hyla* cf. *fuscumarginata*, *Hyla* sp., *Leptodactylus* cf. *macrosternum*, *Pseudopaludicola* sp., *Echistocleis* sp. e *Pseudis paradoxa*).

### Vocalizações

Machos de *L. fuscus* vocalizam a distâncias variáveis (0-10 m aprox.) da margem, isolados ou em grupos de 2-5 indivíduos separados por curta distância (20-30 cm), antes de construir suas tocas. A partir do momento em que construía as tocas, vocalizavam a alguns centímetros da entrada. Em apenas duas ocasiões observei machos vocalizando no interior de suas tocas.

O canto nupcial de *L. fuscus* possui ritmo aproximado de 62-84 notas por minuto ( $\bar{X} = 73$ ,  $S = 6,7$ ,  $N = 10$  indivíduos), variando proporcionalmente à quantidade de machos vocalizando. O espaçamento entre as notas é de aproximadamente 600 ms. Estas notas (Fig.

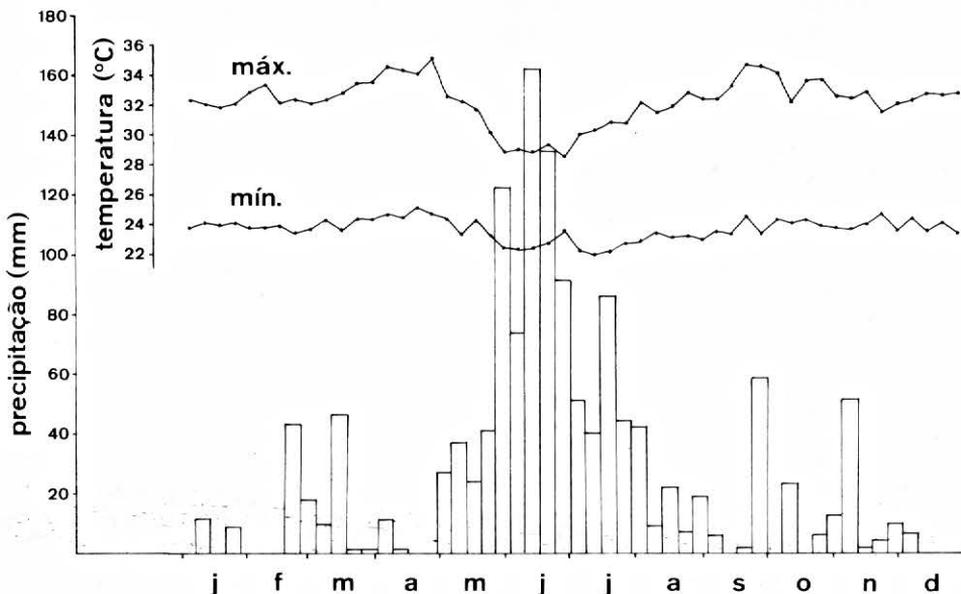


Fig. 1 - Totais semanais de pluviosidade e médias semanais das temperaturas máximas e mínimas para Boa Vista em 1986.

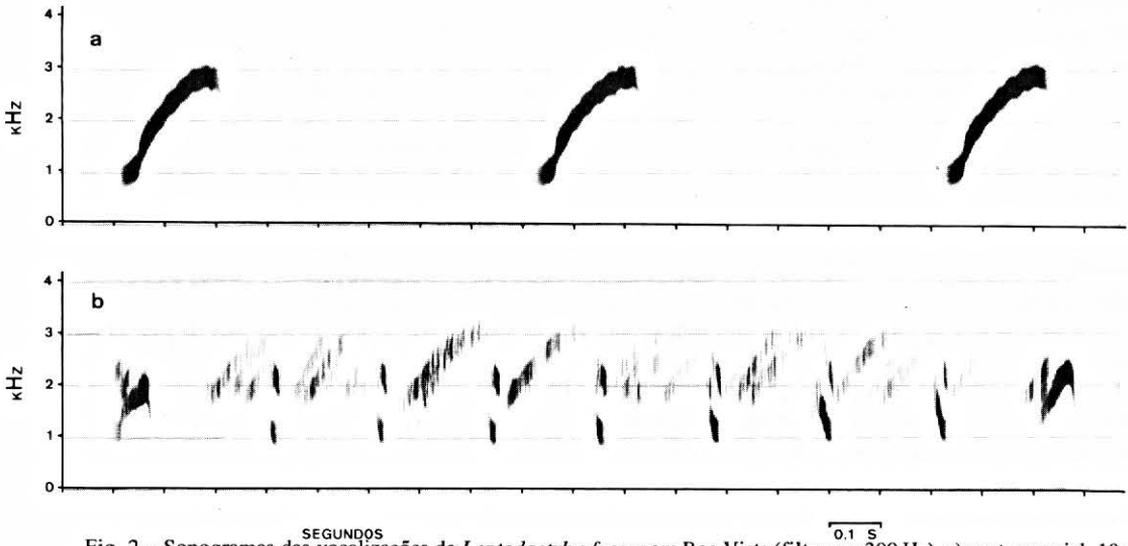


Fig. 2 – Sonogramas das vocalizações de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista (filtro em 300 Hz). a) canto nupcial, 10 de junho de 1986, ar 29°C, água 28°C, 19:15 h, controle MM 04/12; b) vocalização territorial, 09 de maio de 1986, ar 27°C, água 28°C, 20:15 h, controle MM 03/03 (as notas apagadas de fundo na faixa de 1500-3300 Hz representam cantos nupciais de outros indivíduos).

2a) possuem duração aproximada de 200 ms e modulação ascendente na faixa de 700-3100 Hz.

Várias vocalizações territoriais foram ouvidas nos dias de grandes concentrações de machos. Estas vocalizações consistem de diversas notas ( $\bar{X} = 8,5$ ,  $S = 1,9$ ,  $N = 10$  vocalizações de 4 indivíduos) e eram facilmente estimuladas por “play-back” do canto nupcial. A Fig. 2b apresenta uma destas vocalizações, que consiste de 9 notas na faixa de 900-

2500 Hz, tendo a inicial e a final duração de 70 ms, estrutura complexa e modulação ascendente; as demais notas são variáveis, com duração em torno de 10-20 ms e modulação descendente. O espaçamento entre as notas é de aproximadamente 220 ms e a duração total da vocalização é de 1,9 s.

#### Adultos

Na população estudada existe dimorfismo sexual em CRA de indivíduos adultos

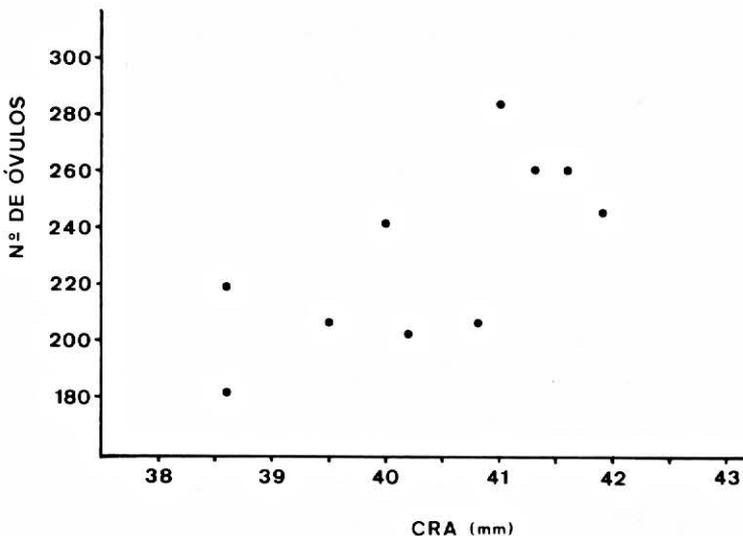


Fig. 3 – Relação entre comprimento rostro-anal (CRA) e número de óvulos em 10 fêmeas de *Leptodactylus fuscus* de Boa Vista.

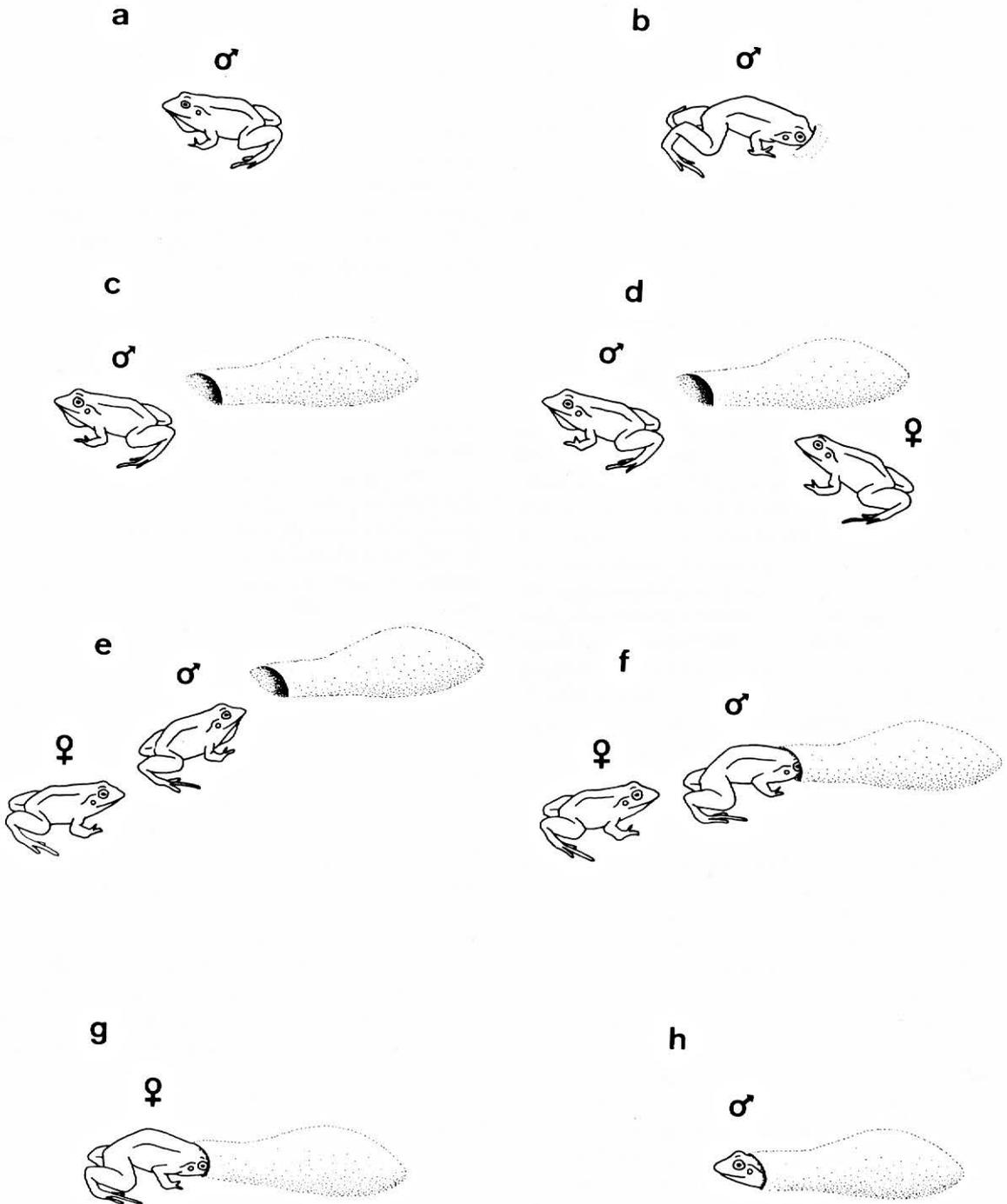


Fig. 4 – Representação esquemática das etapas na seqüência do comportamento reprodutivo de *Leptodactylus fuscus*. a) macho canta próximo à margem; b) macho escava a toca; c) macho canta próximo à entrada da toca; d) fêmea se aproxima do macho; e) macho guia a fêmea para a toca; f) macho entra na toca; g) fêmea entra na toca; h) macho obstrui a entrada da toca.

( $\delta\delta \bar{X} = 36,2$  mm,  $S = 1,3$ ,  $N = 25$ ;  $\text{♀♀} \bar{X} = 39,5$  mm,  $S = 1,3$ ,  $N = 25$ ;  $t_s = 8,873$ ,  $p < 0,001$ ) e na coloração da região gular que é lateralmente pigmentada nos machos (região do saco vocal) e branca nas fêmeas.

Dez fêmeas de *L. fuscus* (CRA 38,6-41,9 mm) continham 182-284 óvulos maduros ( $\bar{X} = 232,3$ ,  $S = 31,5$ ) e a relação entre CRA e número de óvulos apresentou correlação positiva significativa para  $p < 0,05$  (Fig. 3).

#### Corte e Acasalamento

O comportamento de corte de *L. fuscus* está resumido na Fig. 4. As etapas contidas na Fig. 4 e as descritas abaixo baseiam-se em observações de partes do comportamento de corte, já que em nenhuma ocasião foi observada a seqüência completa para um dado casal.

Após a construção da toca o macho vocalizava próximo à sua entrada. A fêmea atraída aproximava-se do macho e, quando bem próxima, era guiada por ele para a toca. O macho nesta ocasião avançava em pulos curtos enquanto vocalizava e era seguido a curta distância pela fêmea. O macho entrava na toca e em seguida entrava a fêmea. Em várias ocasiões observei machos obstruindo com o corpo as entradas das tocas nas quais havia uma fêmea dentro. Estes machos mantinham apenas a cabeça para fora da toca e dificilmente saíam desta posição quando cotucados. Em nenhuma ocasião observei um casal de *L. fuscus* em amplexo fora das tocas.

#### Tocas

Na lagoa estudada, machos de *L. fuscus* contruíam tocas subterrâneas (Fig. 4) contendo túnel com cerca de 5 cm e câmara oval com eixo maior de 5-7 cm e altura de 4-6 cm. A distância entre as tocas e a margem variava de 1 m a pouco mais de 10 m, estando a maioria (91,5% em 105 tocas examinadas) concentrada na faixa de 1-5 m. Em apenas uma ocasião observei a escavação da toca por um macho. Este macho vocalizava a cerca de 1 m da margem, quando interrompeu as vocalizações e começou a pressionar o solo com o focinho (Fig. 4b). Progressivamente introduzia o corpo na cavidade que ia se formando pela pressão exercida pelo focinho e posteriormente pelo corpo. Não observei remoção de solo, apenas pressão exercida contra o substrato. Em alguns

segundos o animal desapareceu dentro da cavidade, reaparecendo depois de cerca de 40 minutos. Neste intervalo, notava-se movimentos no solo sobre a toca e, progressivamente, formava-se uma semi-abóbada com o formato da câmara.

#### Desova

Em Boa Vista, casais de *L. fuscus* depositavam os ovos em ninho de espuma dentro das tocas. Este ninho, de tamanho aproximado ao da câmara, consistia de espuma branca, pouco friável, contendo ovos amarelados de 1,8-2,0 mm de diâmetro com cápsula de 0,4-0,6 mm de espessura.

A partir do aparecimento das tocas nas margens da lagoa, várias delas foram encontradas abertas a cada dia. Estas tocas apresentavam a semi-abóbada desmoronada e algumas continham restos de desovas no fundo da câmara. Em 7 de maio, de 105 tocas examinadas, 45 (43%) estavam abertas.

Em diversas ocasiões encontrei larvas de coleópteros (Hydrophilidae) em desovas de *L. fuscus*. Em cinco desovas examinadas, havia 2, 4, 11, 16 e 25 larvas de 12-15 mm de comprimento. Nestas desovas os ovos se encontravam em putrefação.

#### Girinos

Após a eclosão, os girinos de *L. fuscus* permaneciam no ninho de espuma até que as tocas fossem inundadas pela água da lagoa ou por enxurradas em chuvas fortes (em menos de uma semana). Girinos em estágio 25 foram encontrados diversas vezes dentro das tocas. Nestes casos, a espuma havia dissolvido quase por completo e os girinos concentravam-se no fundo da câmara, onde, invariavelmente, havia pequena quantidade de água, exceto nos dias seguintes a dias de chuvas fortes. Uma vez nas águas rasas da lagoa, os girinos encontravam-se dispersos e apresentavam atividade diurna. A quase totalidade dos girinos coletados encontrava-se sob "ilhas" de detritos flutuantes. À noite os girinos eram encontrados em repouso a alguns centímetros da margem.

## DISCUSSÃO

#### Época de reprodução

Em Boa Vista, *Leptodactylus fuscus* reproduz-se nos primeiros meses da estação de

chuvas, como observado em outras regiões (Kenny, 1969; Lescure, 1972; Sazima, 1975; Hoogmoed and Gorzula, 1979; mas ver Solano, 1987). Apesar das chuvas fortes do fim de fevereiro e meados de março (Fig. 1), somente os dias seguidos de chuvas fortes do começo de maio propiciaram a formação de poças e lagoas temporárias na região e, ao mesmo tempo, estimularam o início da reprodução de *L. fuscus* na lagoa estudada. Esta observação reforça a idéia contida na literatura de que esta espécie é adaptada para se reproduzir em corpos de água temporários (Kenny, 1969; Lescure, 1972; Sazima, 1975; Solano, 1987). Como sugerido por Sazima (1975), o êxito reprodutivo seria assegurado pela utilização das chuvas fortes seguidas como prognóstico de condições favoráveis, isto é, volume suficiente de água nas poças e lagoas, diminuindo o risco de que estes corpos de água secassem antes da metamorfose dos girinos.

#### Vocalizações

O canto nupcial de *L. fuscus* observado em Boa Vista é semelhante em estrutura, ritmo e duração aos descritos por Barrio (1965), Lescure (1972), Sazima (1975) e Heyer (1978). A formação de grupos de machos vocalizando já havia sido observada por Lescure (1972), Sazima (1975) e Hoogmoed and Gorzula (1979).

A constatação da existência de vocalização territorial em *L. fuscus* reforça a hipótese aventada por Sazima (1975), de que machos desta espécie defendem um território ao redor da toca que construíram. Defesa de território em locais apropriados para desova foi constatada em diversas famílias de anuros (Wells, 1977, 1978).

#### Adultos

As médias de CRA encontradas para machos e fêmeas de *L. fuscus* em Boa Vista, são inferiores às apresentadas por Kenny (1969) para Trinidad (40 e 50 mm para machos e fêmeas, respectivamente), Lescure (1972) para a Guiana Francesa (40,6 e 42,9), Sazima (1975) para Campinas (44 a 47 mm), Solano (1987, Tabela I, mas ver p. 121) para a Venezuela (43 e 42 mm), e Heyer (1978) para uma amostra de diversas localidades da área de distribuição da espécie (42,8 e 43,6 mm). Heyer (1978), com base em caracteres morfoló-

gicos, salienta que as populações de *L. fuscus* mais distintas são aquelas das regiões periféricas da área de distribuição da espécie (Panamá e Colômbia ao Norte e Argentina ao sul). No entanto, os menores CRA da população de Boa Vista indicam a presença de certa variabilidade também em regiões não periféricas.

O número de óvulos em fêmeas de *L. fuscus* de Boa Vista é proporcional ao CRA destas fêmeas, como observado em outros anuros (e.g. Crump, 1974; mas ver Solano, 1987). Sazima (1975) apresenta números maiores de óvulos (298 e 304) para duas fêmeas analisadas, o que pode estar relacionado ao maior CRA destes indivíduos (CRA > 46 mm).

Solano (1987) não encontrou dimorfismo sexual em CRA para *L. fuscus* na Venezuela, o que pode ser devido ao tamanho das amostras utilizadas (não mencionado) ou a diferenças populacionais.

#### Corte e Acasalamento

O comportamento de corte ainda não havia sido descrito para *L. fuscus*. Como havia sido sugerido por Sazima (1975), os machos constroem suas tocas antes da atração das fêmeas, como também parece ocorrer em *L. mystaceus*, cujos machos vocalizam no interior de tocas já construídas (obs. pess.). Em *L. fuscus* o amplexo parece não ocorrer imediatamente após a entrada do casal na toca, já que encontrei machos obstruindo as entradas das tocas havendo fêmeas em suas câmaras. É possível que estes machos estivessem "guardando" as fêmeas atraídas até que estas tivessem disposição para oviposição, mas somente observações adicionais possibilitariam conclusões sobre a questão. Nenhuma evidência foi observada no presente estudo que reforçe a sugestão de que *L. fuscus* apresenta cuidado parental (Lescure, 1972; Heyer, 1978; Solano, 1987).

#### Tocas

As dimensões e formato das tocas de *L. fuscus* aqui apresentados assemelham-se aos apresentados por Lescure (1972) e Sazima (1975).

A escavação da toca observada no presente estudo é semelhante à descrita por Sazima (1975) para *L. mystacinus*, embora nesta espécie o macho escave a toca somente após a atração da fêmea. Kenny (1969) afirma que as

fêmeas de *L. fuscus* em amplexo constroem as tocas, observação provavelmente sem fundamento, pois as dimensões dos túneis das tocas (ca. 25x10 mm) não permitiriam a passagem de um casal em amplexo. Lescure (1972) questiona a autoria da construção da toca sem esclarecer o problema, Hoogmoed and Gorzula (1979) afirmam que o macho contrói a toca, e Heyer (1978) sugere que *L. fuscus* seria um bom candidato a depositar seus ovos em depressões naturais, já que nesta espécie não se observa dimorfismo sexual na morfologia do focinho, característica comum a outras espécies do grupo *fuscus*, nas quais o macho escava a toca (e. g. *L. mystacinus*, Sazima, 1975).

#### Desova

As características dos ninhos de espuma e dos ovos de *L. fuscus* de Boa Vista são semelhantes às apresentadas por Sazima (1975) e Solano (1987).

A presença de restos de desovas em diversas tocas encontradas abertas sugere predação de ovos de *L. fuscus* na lagoa estudada. Apesar da falta de evidências, mesmo indiretas (como p. ex. pegadas ao redor das tocas), observei diversas vezes indivíduos de *Gallinago gallinago* (Scolopacidae) introduzindo o bico inteiro no solo (como descrito por Sick, 1986) na faixa de margem onde se concentravam as tocas de *L. fuscus*, o que sugere que esta ave poderia ser o predador destas desovas.

A presença de Hidrofilídeos em desovas de Leptodactylídeos ainda não havia sido registrada (Villa *et al.*, 1982).

As evidências de desovas predadas em diversas tocas abertas, aliadas à presença de larvas de coleópteros em várias desovas, sugerem que em certas populações de *L. fuscus*, o hábito de depositar os ovos em tocas fora da água, ao mesmo tempo que protege as formas imaturas (até estágio 25) de predadores aquáticos (Heyer, 1969; Lescure, 1972), expõe as desovas a predadores terrestres que, em certas situações, podem comprometer sensivelmente a sobrevivência destas formas imaturas nestas populações.

#### Girinos

As observações contidas no presente estudo sugerem que o desenvolvimento pré-metamórfico de *L. fuscus* em Boa Vista tem du-

ração de cerca de três semanas, sendo menos de uma semana dentro das tocas (até estágio 25) e cerca de 15 dias na lagoa (estágio 25 até metamorfose). Esse desenvolvimento rápido, característico de espécies que se reproduzem em ambientes temporários, reforça a suposição de que *L. fuscus* seja adaptado para se reproduzir nestes ambientes (Sazima, 1975; Solano, 1987). Outro fator que reforça esta suposição é a alta palatabilidade dos girinos desta espécie a diversos predadores aquáticos (J.-M. Hero, com. pess.). Solano (1987) obteve 50 dias para o desenvolvimento pré-metamórfico de *L. fuscus* em laboratório (a 22°C), mas sugeriu que na área por ela estudada (média de 34°C) este período deve ser de 20 a 22 dias.

A semelhança entre os dados sobre reprodução de *Leptodactylus fuscus* aqui apresentados e aqueles descritos por Lescure (1972), Sazima (1975), Hoogmoed and Gorzula (1979) e Solano (1987), confirmam a identidade desta espécie ao longo de sua ampla distribuição, como sugerido por Heyer (1978) com base em caracteres morfológicos. Além disso, esta semelhança sugere que *L. fuscus* apresenta pouca plasticidade no modo de reprodução.

*Agradecimentos* – Sou grato a C. Morato de Carvalho pela possibilidade de trabalhar em Roraima e por sugestões durante o trabalho de campo; a G. Andrade, A. Cardoso, S. Egler, C. Haddad e I. Sazima pela leitura crítica do manuscrito; a J.-M. Hero pela revisão do "Abstract" e sugestões; a J. Vielliard pela elaboração dos sonogramas; e a V. Py-Daniel pela identificação das larvas de coleópteros.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARRIO, A., 1965, Afinidades del canto nupcial de las especies cavícolas del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Physis* 25:401-410.
- CRUMP, M.L., 1974, Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas* 61:1-68.
- DNPM, 1975, *Radambrasil, Levantamento de recursos naturais*. Vol. 8. Rio de Janeiro. 428 pp.
- GOSNER, K.L., 1960, A simplified table for standing anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologia* 16:183-190.
- HEYER, W.R. 1969, The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23:421-428.
- HEYER, W.R. 1978, Systematics of the *fuscus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Coun. Sci. Bull.* 29:1-85.
- HOOGMOED, M.S. and GORZULA, S.J., 1979, Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and description of a new species of treefrog (Hylidae, anura). *Zool. Meded.* 54:183-216.

- KENNY, J.S., 1969, The Amphibia of Trinidad. *Stud. Fauna Curaçao ad other Caribbean Islands* 29:1-78.
- LESCURE, J., 1972, Contribution a L'étude des amphibiens de Guyane Française II. *Leptodactylus fuscus* (Schneider). Observations écologiques et ethologiques. *Ann. Mus. Hist. Nat. Nice* 1:91-100.
- SAZIMA, I., 1975, *Hábitos reprodutivos e fase larvária de Leptodactylus mystacinus e L. sibilatrix (Anura, Leptodactylidae)* Universidade de São Paulo. Dissertação de mestrado não publicada. 71 pp.
- SICK, H., 1986, *Ornitologia brasileira, uma introdução*. Brasília, Editora Universidade de Brasília. 2 vol. xx + 82 pp.
- SOLANO, H., 1987, Algunos aspectos de la biología reproductiva del sapito silbador *Leptodactylus fuscus* (Schneider) (Amphibia: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 8:111-128.
- VILLA, J., McDIARMID, R.W. and GALLARDO, J.M., 1982, Arthropod predators of leptodactylidae frog foam nest. *Brenesia* 19/20:577-589.
- WELLS, K.D., 1977, The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25:666-693.
- WELLS, K.D., 1978, Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. *Anim. Behav.* 26:1051-1063.