

UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

LUCAS BEZERRA DE MATTOS BRITO

ECOLOGIA TRÓFICA DE *RHINELLA HOOGMOEDI* CARAMASCHI E POMBAL,
2006 (ANURA, BUFONIDAE) EM UMA FLORESTA ÚMIDA DO ESTADO DO
CEARÁ, BRASIL

FORTALEZA
2011

LUCAS BEZERRA DE MATTOS BRITO

ECOLOGIA TRÓFICA DE *RHINELLA HOOGMOEDI* CARAMASCHI E POMBAL,
2006 (ANURA, BUFONIDAE) EM UMA FLORESTA ÚMIDA DO ESTADO DO
CEARÁ, BRASIL

Dissertação submetida à
Coordenação do Programa
de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais
da Universidade Federal do
Ceará, como requisito parcial
para obtenção do título
Mestre em Ecologia e
Recursos Naturais.

Área de Concentração:
Ecologia e biologia da
macrofauna

Linha de Pesquisa:
Ecologia Terrestre

Orientador: Prof. Dr. Paulo
Cascon

FORTALEZA
2011

B876e Brito, Lucas Bezerra de Mattos
Ecologia trófica de *Rhinella hoogmoedi* Caramaschi e Pombal, 2006
(Anura, Bufonidae) em uma floresta úmida do estado do Ceará, Brasil /
Lucas Bezerra de Mattos Brito. – 2011.
45 p. : il. color., enc.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cascon
Área de concentração: Ecologia e Biologia da Macrofauna
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro
de Ciências, Departamento de Biologia, Fortaleza, 2011.

1. Anuros 2. Animais – Alimentos 3. Ecologia I. Cascon, Paulo (Orient.)
II. Universidade Federal do Ceará – Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais III. Título

CDD 577

LUCAS BEZERRA DE MATTOS BRITO

ECOLOGIA TRÓFICA DE *RHINELLA HOOGMOEDI* CARAMASCHI E POMBAL,
2006 (ANURA, BUFONIDAE) EM UMA FLORESTA ÚMIDA DO ESTADO DO
CEARÁ, BRASIL

Dissertação submetida à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para aquisição do título de Mestre no referido Programa. Área de Concentração: Ecologia e biologia da macrofauna.

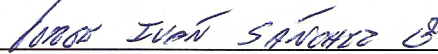
Orientador: Prof. Dr. Paulo Cascon

Aprovado em 09/maio/2011.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dr. Paulo Cascon - Orientador
Universidade Federal do Ceará - UFC



Prof. Dr. Jorge Iván Sánchez Botero
Universidade Federal do Ceará - UFC



Profa. Dra. Gilda Vasconcellos de Andrade
Universidade Federal do Maranhão - UFMA

Ao avô Hugo Varella de Mattos Brito, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço de alma e coração ao amigo-irmão Felipe “Ameba” pela ajuda e companhia essenciais na execução deste estudo. Pelas conversas e sabedorias transmitidas.

À menina-esposa, pelo “cotidiano” dançante do café ao jantar. Por sua paciência, percepção única, interminável humor e seu toque mágico que torna o lar um lugar sempre novo e encantador. Pelo sorriso.

Ao avô Hugo Varella de Mattos Brito. Seu saber e amor pela natureza resultaram na preservação de vastas florestas nas quais pude pesquisar, pensar, viver e crescer. À avó Arlene, por ser um eterno porto seguro e pelas confortáveis noites dormidas.

Ao Professor Paulo Cascon por ter aceitado o desafio de me orientar e pela confiança em muitas de minhas decisões.

Aos Profs. Dr. Jorge Botero e Dra. Gilda de Andrade por aceitarem participar da banca e, deste modo, contribuir para a melhora deste trabalho.

Aos membros da comunidade “sítio do Barba”, Yan, Caio, Denise, Raquel, Remi e Toin. Por tornarem o cotidiano sereno e agradável. Aos pais por mostrarem a futilidade de piscinas e gramados, principalmente frente à estocasticidade encantadora da natureza. Suas escolhas foram (e são) a felicidade de toda uma fauna e flora que diariamente tranqüilizam meu ser. À mãe pelo vício da leitura e o pensamento crítico arduamente transmitido. Ao pai pelos genes aventureiros e pela independência ensinada, ambos determinantes no meu traçar de vida. Pelas imagens de satélite e pela ajuda com os mapas e estadia na serra.

Aos Profs. Antonio “Baxin”, Lulu e Antonio Pires, por me ensinarem as essencialidades verdadeiras e por mostrarem que não há curso mais conceituado do que o “da vida”.

Ao Sr. Valdenor, pelas curtas e rápidas conversas do dia-a-dia e por evitar que a entropia laboratorial atinja níveis críticos.

Aos amigos e companheiros da Pós. Pelas burocracias e dificuldades passadas e ultrapassadas. A um determinado núcleo pelas boas e proveitosas conversas de bar.

Aos amigos e companheiros do surf, Rono, Ameba, Léo, Raquel, Caio, Diego, Vitor, Denise, Dedé, Pitoco, Allyson, Gerson e outros mais. Por entenderem que nem só as religiões nos deixam em contato com os deuses. Por dividirem comigo as ondulações naturais com as quais buscamos entrar em sintonia.

Ao professor sonoro Fernando Muito. Por musicar de modo tão eficiente a ecologia da vida, desde as bactérias aos “grandes desertos do mundo”.

Aos amigos que dividiram o ambiente de trabalho, Sidarta, Carlos, Hilton e Dudu. Por tornarem este ambiente um lugar bom de estar.

Aos amigos Igor Joventino e Paulo Thieres pelos ensinamentos de campo e suas contribuições fundamentais em minha formação como pesquisador e profissional.

À amiga-Maria pelas longas e freqüentes conversas. Que suas virtudes e conselhos auxiliem muitos outros a encontrarem um modo simples e feliz de se viver.

À coordenadora do Programa de Pós e ex-orientadora, Francisca de Araújo, pela iniciação nos caminhos do “método científico”.

Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Renováveis (IBAMA) pela concessão da licença para a realização do trabalho.

A Fundação Cearense de Apoio a Pesquisa (FUNCAP) pela bolsa concedida, essencial para que o trabalho pudesse ser executado.

RESUMO

O conhecimento sobre relações tróficas é essencial para a compreensão da ecologia evolutiva de espécies, assim como no entendimento de como as comunidades se estruturam. O uso de um mesmo alimento por duas ou mais espécies pode levar ao surgimento de mecanismos capazes de amenizar a competição inter-específica, como a diversificação dos itens consumidos. Dentro de populações, a competição elevada pode resultar em variações inter-individuais quanto ao consumo dos recursos tróficos disponíveis. Estudos sobre a ecologia trófica de anuros têm analisado: i) Itens alimentares que constam na dieta; ii) Variação sazonal na dieta e estratégia alimentares; iii) Variações ontogenéticas na dieta; e iv) Variações inter-individuais na dieta. No presente estudo, indivíduos de uma população de *Rhinella hoogmoedi* em Guaramiranga (remanescente de floresta úmida no nordeste brasileiro), foram coletados mensalmente de julho de 2009 até junho de 2010 para investigar os recursos tróficos consumidos pela espécie, utilizando o método de lavagem estomacal (“*stomach-flush*”). Foi caracterizada a dieta e sua variação em função do tamanho, da sazonalidade e entre indivíduos. Dentre os 130 indivíduos analisados foi encontrado um total de 2078 itens alocados em 16 categorias de presa. Tamanho (comprimento e volume) das presas esteve relacionado com tamanho (comprimento) do predador. Formicidae, Acari, Coleoptera e Isoptera foram os principais itens consumidos. Houve variação ontogenética nos padrões de alimentação, com indivíduos menores que 15 mm consumindo uma maior proporção de Acari e aqueles maiores que 15 mm consumindo uma maior proporção de Formicidae. Houve uma pequena variação na dieta de *R. hoogmoedi* entre as estações seca e chuvosa. Foi observada uma baixa tendência de *R. hoogmoedi* em apresentar especialização intra-específica. É provável que a especialização em determinados itens alimentares (Formicidae e Acari) por parte da espécie, limite, por meio de mecanismos de *trade-off*, o espectro de possíveis presas consumíveis, reduzindo as possibilidades de variações inter-individuais mais representativas. São necessários estudos que avaliem como o grau de especialização intra-específica varia em função dos hábitos alimentares das demais espécies de anuros presentes na comunidade, contribuindo para o entendimento de como relações alimentares podem atuar na ecologia evolutiva deste táxon. Além disso, é recomendável que estudos futuros busquem quantificar a disponibilidade de presas no ambiente, contribuindo para um melhor entendimento do fluxo de matéria entre níveis tróficos. O intenso desmatamento observado nas florestas úmidas de altitude do semi-árido nordestino, atrelado aos constantes relatos de declínio em populações de anuros e a escassez de dados sobre o elevado número de espécies evidenciam a urgência de pesquisas desta natureza.

Palavras-chave: Amphibia, especialização intra-específica, dieta, partição de recursos, serrapilheira.

ABSTRACT

The understanding of trophic relations among species is essential for the comprehension of their ecological evolutionary history, as well as in the understanding of how communities are structured. The consumption of the same food resource by two or more species may result in the evolution of mechanisms capable of reducing this inter-specific competition, with the diversification of the items consumed. In populations, high levels of competition may result in inter-individual variations related to the consumption of available resources. Studies on anuran trophic ecology have analyzed: i) food items present in the diet; ii) seasonal variation in diet and feeding strategies; iii) ontogenetic variation in diet; and iv) inter-individual variation in diet. In the present study, individuals from a population of *Rhinella hoogmoedi* Caramaschi e Pombal, 2006 from Guaramiranga (reminiscent of humid forest in northeastern Brazil) were collected monthly from July 2009 to June 2010 in order to investigate the trophic resources consumed by the species, using the stomach-flush method. Food items were identified and their variation according to size, season and between individuals verified. A total of 2078 items in 16 prey categories were found among the 130 analyzed individuals. Prey size (length and volume) were related to predator size (snout-vent length). Formicidae, Acari, Coleoptera and Isoptera were the most consumed items. Ontogenetic variation in diet was observed, with individuals smaller than 15 mm consuming mainly Acari and those above 15 mm consuming mainly Formicidae. Diet varied slightly seasonally, and a low tendency in individual specialization was observed. It is possible that the specialization in certain food items (Formicidae and Acari) might limit, through mechanisms of trade-off, the amount of available prey, reducing the occurrence of individual specialization. Studies that evaluate how the degree of intra-specific variation changes according to feeding habits among other anurans in the community may contribute to the understanding of how trophic relations might act in the evolution of these taxa. Besides this, it is recommended that future studies try to quantify the amount of prey available in the environment, contributing to the understanding of energy flux between trophic levels. Intense forest removal observed in the humid forests of Brazilian's northern semi-arid, associated with the constant reports on anuran declining and the lack of data on many species, points to the urgency for this type of study.

Key-words: Amphibia, intra-specific specialization, diet, resource partition, leaf-litter

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Correlações de Spearman entre abundância relativa de *Rhinella hoogmoedi* (No. de indivíduos/Horas de busca) e de temperatura e umidade relativa (UR).....27
- Tabela 2.** Valores das regressões entre comprimento rostro-cloacal de *Rhinella hoogmoedi* e o tamanho (volume e comprimento) e quantidade de presas consumidas em Guaramiranga, Ceará durante o período de julho de 2009 a junho de 2010.....28
- Tabela 3.** Valores das regressões entre a largura bucal de *Rhinella hoogmoedi* e tamanho (volume/comprimento) e quantidade das presas consumidas.....29
- Tabela 4.** Presas consumidas por *R. hoogmoedi* em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados; FA = Fragmentos animais não identificados. N = 130.....30
- Tabela 5.** Valores de amplitude do nicho trófico (Índice de Levins) para as diferentes classes de tamanho de *Rhinella hoogmoedi* em Guaramiranga, Ceará.....31
- Tabela 6.** Presas consumidas por *Rhinella hoogmoedi* na classe de recém-metamorfoseados (CRC < 15 mm) em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 39.....33
- Tabela 7.** Presas consumidas por *Rhinella hoogmoedi* na classe de jovens (CRC: 15 – 52,05 mm) em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 78.34
- Tabela 8.** Presas consumidas por *Rhinella hoogmoedi* na classe de adultos (CRC ≥ 52,06mm) em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 13.35
- Tabela 9.** Valores de sobreposição percentual de Renkonen (1938) para as classes de tamanho de *Rhinella hoogmoedi*. Legenda para tamanho de CRC dentro de cada classe: 1ª classe: < 10 mm; 2ª classe: 10 – 19,9mm; 3ª classe: 20 –

29,9mm; 4ª classe: 30 – 39,9mm; 5ª classe: 40 – 49,9mm; 6ª classe: ≥ 50 mm.....36

Tabela 10. Valores de especialização individual (IS) em *Rhinella hoogmoedi* nas diferentes classes de tamanho. Os valores p foram obtidos a partir do procedimento de bootstrap Monte Carlo (1,000 simulações). N: tamanho amostral. Legenda para tamanho de CRC dentro de cada classe. Recém-metamorfoseados ($CRC \leq 15$ mm); Jovens ($15 < CRC < 52,06$ mm); Adultos ($CRC \geq 52,06$ mm).....38

Tabela 11. Valores de especialização individual (IS) em *Rhinella hoogmoedi* nas estações seca e chuvosa. Os valores p foram obtidos a partir do procedimento de bootstrap Monte Carlo (1,000 simulações). N: número de indivíduos.....38

Tabela 12. Relação de algumas espécies do complexo *Rhinella margaritifera* mostrando o comprimento médio (CRC) dos indivíduos analisados e o número médio de itens encontrados por estômago. s.d. – Sem dado.....42

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Exemplar de *Rhinella hoogmoedi* sobre o folhiço em uma área de floresta úmida em Guaramiranga, Ceará. Foto: Lucas Bezerra.....6
- Figura 2.** Mapa do Sítio Guaramiranga (linha verde) mostrando as trilhas onde o estudo foi desenvolvido (linhas azuis) e os corpos d'água (CA) presentes na área de estudo. Fonte: Satélite Quick Bird em 2005.....17
- Figura 3.** Fotografias representativas das áreas 1 (A) e 2 (B) da Floresta subperenifolia tropical pluvio-nebular em Guaramiranga, Ceará. Foto: Lucas Bezerra.....17
- Figura 4.** Valores máximos e mínimos de temperatura e umidade relativa (UR), registrados durante as atividades de campo no município de Guaramiranga, Ceará entre julho 2009 e junho 2010. Colunas cinzas - temperaturas máximas; colunas brancas - temperaturas mínimas; ▲ - UR máximas; ■ - UR mínimas.....24
- Figura 5.** Pluviosidade no município de Guaramiranga, Ceará. As colunas pretas representam os índices de pluviosidade durante o período de estudo (Julho de 2009 a Junho 2010), enquanto as colunas cinzas representam a média histórica (1974 – 2008). Fonte: FUNCEME..... 25
- Figura 6.** Abundância relativa das espécies de anuros de folhiço em uma floresta ombrófila em Guaramiranga, Ceará. Apenas indivíduos visualizados foram contabilizados. Legenda: *R. hoog*: *Rhinella hoogmoedi*; *R. cru*: *R. crucifer*; *I. rama*: *Ischnocnema ramagii*; *P. cuv*: *Physalaemus cuvieri*; *O. car*: *Odontophrynus carvalhoi*; *L. mys*: *Leptodactylus mystaceus*; *A. bat*: *Adelophryne baturitensis*.....26
- Figura 7.** Relação entre pluviosidade e abundância relativa (No. de Indivíduos/Horas de Busca) de *Rhinella hoogmoedi* no município de Guaramiranga, Ceará entre Julho/09 e Junho/10. ($r_s = 0,3846$; $p = 0,2169$). Legenda: Colunas representam o volume de chuvas (mm); triângulos representam a abundância relativa. Dados de Pluviosidade: FUNCEME.....26
- Figura 8.** Distribuição das classes de tamanho de *Rhinella hoogmoedi* no município de Guaramiranga entre julho/09 e junho/10.....27
- Figura 9.** Proporção das principais presas na dieta das diferentes classes de tamanho em *Rhinella hoogmoedi* em Guaramiranga, Ceará durante o período de julho de 2009 a junho de 2010.....31

Figura 10. Amplitude no CRC de <i>Rhinella hoogmoedi</i> consumindo as principais presas.....	36
Figura 11. Proporções das principais presas de <i>Rhinella hoogmoedi</i> entre as estações seca (colunas cinza) e chuvosa (colunas pretas) em Guaramiranga, Ceará.....	37

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

CRC.....	Comprimento Rostro-Cloacal
FN.....	Frequência numérica
FO.....	Frequência de ocorrência
FUNCEME.....	Fundação Cearense de Meteorologia
FV.....	Frequência volumétrica
IPECE.....	Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará
IRI.....	Índice de Importância Relativa
IS.....	Índice de Especialização Intra-específica
LB.....	Largura Bucal
TNW.....	Amplitude de Nicho Populacional
UR.....	Umidade Relativa

SUMÁRIO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	x
LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIATURAS.....	xii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	7
3. OBJETIVOS.....	15
3.1. Objetivo Geral.....	15
3.1. Objetivos Específicos.....	15
4. HIPÓTESES.....	15
5. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
5.1 Área de Estudo.....	16
5.1 Dados de Abundância e Morfometria de <i>Rhinella hoogmoedi</i> e sua variação anual.....	18
5.3 Dados de Dieta.....	19
5.4 Análises Estatísticas.....	22
6. RESULTADOS.....	24
6.1 Dados abióticos.....	24
6.2 Dados de Abundância Relativa da Fauna de Anuros de Folhicho.....	25
6.3 Morfometria de <i>Rhinella hoogmoedi</i>	27
6.4 Dieta de <i>Rhinella hoogmoedi</i>	28
7. DISCUSSÃO.....	43
8. CONCLUSÕES.....	54
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	55

1. INTRODUÇÃO

Ecologia é o estudo da distribuição e abundância de espécies, assim como dos fatores e interações (bióticas e abióticas) que contribuem para esta distribuição e abundância (MARGALEF, 1977; PIANKA, 1994; BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Ecólogos têm tido como uma de suas metas centrais, compreender os mecanismos que permitem explicar a coexistência de espécies e como estas se estruturam em diferentes ecossistemas (HERDER; FREYHOF, 2006). Duas correntes principais de pensamento têm buscado explicações para estes mecanismos de coexistência e estruturação de ecossistemas. Iniciada por Gleason (1926), uma destas correntes defende que comunidades naturais seriam estruturadas por meio de eventos ao acaso e dependentes de “coincidências” ambientais, como dispersão e estabelecimento aleatórios (LORTIE *et al.* 2004), considerando as espécies como “ecologicamente semelhantes” (DE MARCO, 2006). A outra corrente, iniciada por Clements (1916), apresenta uma visão holística e integrada das comunidades, que são vistas como “super organismos” compostos por espécies “ecologicamente distintas” e que apresentam diferentes graus de interações umas com as outras. Enquanto a corrente “de Gleason” tem como defensores MacArthur e Wilson (1967), Tilman (2004), Hubbell (1997) e as teorias neutras, a corrente “de Clements” é representada por Grinnell (1917), Paine (1966), Bruno, Stachowicz e Bertness (2003) e as teorias de nicho.

Dentre os primeiros pesquisadores a trabalhar o conceito de nicho está Grinnell (1917), que o define como o papel funcional que um organismo apresenta em sua comunidade. Hutchinson (1957) redefine o mesmo conceito como um hipervolume n-dimensional constituído por fatores físicos e bióticos responsáveis pela sobrevivência e reprodução da espécie. O mesmo autor faz, ainda, a separação entre nicho fundamental, aquele que existe na ausência de outras espécies, e nicho realizado, este uma redução do nicho fundamental causada pelas interações negativas com outros organismos, como predação, competição e parasitismo (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Por outro lado, Bruno, Stachowicz e Bertness (2003) apresentam o nicho realizado como uma expansão do nicho fundamental, possibilitado por interações positivas (facilitação e protocooperação). Fica claro que o nicho realizado irá expandir ou contrair em relação ao nicho fundamental de acordo com o total de relações nas quais a espécie em questão está envolvida. Em termos práticos, o nicho de uma espécie pode ser dividido em três dimensões principais: espacial, temporal e alimentar (PIANKA, 1994).

De acordo com a teoria de nicho, comunidades apresentariam uma determinada “disponibilidade de nicho” que, uma vez preenchida, impossibilitaria o estabelecimento de

outras espécies (BEGON, TOWNSEND; HARPER, 2007). Estudos teóricos sugerem que a amplitude de nicho e a sobreposição de nicho são dois grandes determinantes da diversidade de espécies e da estrutura das comunidades (PETRAITS, 1979). Portanto, para que possam coexistir mais espécies com determinado recurso é necessário que: i) as espécies se especializem em nichos menores e/ou ii) as espécies apresentem (e tolerem) maior sobreposição de nicho. Desta maneira haveria maior riqueza de espécies em comunidades com maior oferta de recursos (maior disponibilidade de nicho) ou em comunidades cujos organismos apresentassem maior sobreposição ou especialização de nicho (PIANKA, 1974).

De acordo com o “princípio da exclusão competitiva” descrito por Gause, duas espécies com a mesma “identidade ecológica” (ocupando o mesmo nicho) não poderiam ocupar o mesmo ambiente ao mesmo tempo, sendo que a utilização de um mesmo recurso por duas espécies acaba por gerar uma interação de competição em tal escala que uma das espécies será competitivamente excluída (PIANKA, 1994). Ou seja, para que duas espécies possam coexistir é necessário que elas apresentem certo grau de diferenciação quanto ao seu respectivo nicho, de tal maneira que estes não apresentem completa sobreposição (GRINNELL, 1917). Assim, espécies que se diferenciam fortemente em uma dimensão do nicho (p. ex. temporal) não precisam se diferenciar em outra (p. ex. alimentar) (SCHOENER, 1970). Deste modo, a natureza e extensão da segregação de nicho necessárias para coexistência entre espécies têm sido tema de grande interesse pelos ecólogos (SZILAGYI; MESZENA, 2009), com vários mecanismos descritos para reduzir a competição interespecífica (GUNZBURGER, 2007).

Por outro lado, a utilização de um mesmo recurso por dois ou mais indivíduos de uma mesma população pode resultar em um alto nível de competição intra-específica, favorecendo, também, o surgimento de mecanismos capazes de amenizar essa competição (BOLNICK, 2004; ARAÚJO *et al.*, 2008). Portanto, para reduzir a competição por alimento, algumas espécies podem apresentar variações na dieta relacionadas com a faixa etária, sexo, morfologia ou algum outro fator residual não relacionado com os citados (SHINE, 1991; DÍAZ, 1994; BOLNICK *et al.*, 2003; FERREIRA; DANTAS; TEIXEIRA, 2007; MENDOZA-ESTRADA; LOPEZ; CASTRO-FRANCO, 2008). Esta variação trófica causada por competição intra-específica, que pode ter a mesma base ecológica da existente entre espécies competidoras (POLIS, 1984), permite uma maior diversidade na utilização dos recursos disponíveis (SVANBÄCK; BOLNICK, 2007). É importante salientar que variações tróficas relacionadas com faixa etária e sexo podem não necessariamente estar relacionadas com competição intra-específica, mas sim com diferentes requerimentos fisiológicos inerentes

a cada idade e/ou sexo (DONOHUE *et al.*, 2000; FINKLER; CULLUM, 2002; WELLS, 2007).

Uma das grandes falhas nos modelos teóricos atuais é considerar que todos os indivíduos de uma mesma população são ecologicamente similares, ocupando os mesmos habitats e apresentando a mesma dieta (BOLNICK *et al.*, 2003). Na realidade, em ambientes naturais é possível encontrar populações que apresentam variações fisiológicas, morfológicas e comportamentais (POLIS, 1984; WERNER; SHERRY, 1987; SVANBÄCK; BOLNICK, 2007) de modo tal que algumas populações “generalistas” são compostas por indivíduos “especialistas” que utilizam pequenas parcelas do nicho populacional (BOLNICK *et al.*, 2002). Esses “polimorfismos de recursos” se revelaram mais comuns e de maior importância evolutiva do que se imaginava (SMITH; SKULASON, 1996), inclusive podendo levar a uma seleção disruptiva (BOLNICK, 2004) e, em última instância, a um processo de especiação simpátrica (DARWIN, 1859; VIA, 2001; RUFFLER *et al.*, 2006).

Variações de dieta intra-populacionais podem resultar em um nicho alimentar mais estreito em indivíduos e mais amplo em populações (ARAÚJO *et al.*, 2009). Assim, espécies com nicho alimentar mais amplo poderiam apresentar uma maior variação individual quanto à utilização do nicho total. Estudos mostram que essa variação intra-específica na dieta pode estar relacionada com “trade-offs” morfológicos, onde a morfologia de um dado indivíduo favorece a captação de determinado recurso ao mesmo tempo em que restringe o espectro de recursos consumíveis por aquele indivíduo (BERNSTEIN, 1979; SMITH; SKULASON, 1996). Svanbäck e Bolnick (2007) estudando peixes, observaram que indivíduos de *Gastoreuteus aculeatus* submetidos à alta densidade populacional, se dividiam em dois grupos alimentares distintos de acordo sua morfologia inerente, sendo que aqueles com o corpo mais alongado e lamelas branquiais menores se alimentavam principalmente de cladóceros pelágicos, enquanto que aqueles com corpo mais robusto e lamelas branquiais maiores se alimentavam de outros invertebrados da zona litorânea. Na espécie de ave *Pinaroloxias inornata* em ilhas da Costa Rica, indivíduos consomem apenas uma parcela dos recursos utilizados pela população como um todo, sendo esta variação independente de sexo, idade ou morfologia (WERNER; SHERRY, 1987). A diferença quanto ao uso dos recursos pode, ainda, ter um determinante neurológico, em que a capacidade limitada de aprendizagem atuaria como um “trade-off”, levando indivíduos distintos a “aprenderem” a usar recursos distintos e, portanto, limitando os recursos efetivamente disponíveis (LEWIS, 1986; WERNER; SHERRY, 1987).

Teoricamente, a variação individual, ou plasticidade ecológica, em uma população

permite um tamanho populacional maior do que seria possível na ausência desta variação (VAN VALEN, 1965). Espera-se ainda, que, entre populações de mesmo tamanho, aquelas que apresentarem maior variação individual serão mais estáveis demograficamente pois, diante de algum estresse ambiental, terão uma maior “variabilidade” de estratégias a serem “testadas” por esse estresse (DARWIN, 1859). Este conhecimento por sua vez passa a ser indispensável para a elaboração de modelos ecológicos mais precisos, assim como estratégias de conservação e manejo adequadas.

De acordo com a teoria de forrageamento ótimo (OFT – *Optimal Foraging Theory*) a ampliação de nicho em uma determinada espécie seria favorecida na ausência de restrições competitivas por outras espécies. Assim, este fenômeno estaria *a priori* restrito a comunidades com poucas espécies, onde a falta de competidores interespecíficos permitiria a uma dada espécie ocupar os nichos “vazios” existentes (SMITH; SKULASON, 1996).

Dentre os fatores mais relevantes na história de vida das espécies, estão os recursos alimentares utilizados (CUELLO *et al.*, 2006). O modo como determinada comunidade utiliza os recursos disponíveis pode ser o resultado de restrições filogenéticas das espécies envolvidas, de interações ecológicas recentes ou ambas (AFONSO, 2005; DAMASCENO, 2005). A utilização desses recursos pode ainda variar de acordo com a distribuição geográfica da espécie ou mesmo em função do status de conservação da área na qual ela está inserida (BONANSEA; VAIRA, 2007; SUAZO-ORTUÑO *et al.*, 2007). Levando isso em consideração, percebe-se a importância de saber como uma mesma espécie (ou complexo de espécies) se comporta em diferentes comunidades para, a partir daí, compreender quais fatores são realmente determinantes no “desempenho ecológico” da espécie em questão.

Muitas vezes a falta de dados ecológicos sobre a grande maioria das espécies impede que modelos teóricos existentes possam ser testados, tornando-os ferramentas de pouca aplicabilidade prática. Os conhecimentos básicos de como espécies interagem em seu ambiente natural passam então a ser altamente relevantes para testar as teorias existentes e seus modelos, permitindo que as mesmas possam ser refutadas ou corroboradas e as ajustando para que melhor representem a “realidade” (WEST, 1986; CRUMP; HENSLEY; CLARK, 1992; BOLNICK *et al.*, 2003).

Em ambientes terrestres, os anuros têm sido considerados historicamente como predadores generalistas, com hábitos de forrageio oportunistas e dieta composta por alimentos disponíveis no ambiente e de tamanho adequado para ingestão (GIARETTA *et al.* 1998; SANTOS; ALMEIDA; VASCONCELOS, 2004; WELLS, 2007). Todavia, pesquisas têm

apontado para diversos padrões de alimentação nesses anfíbios, desde indivíduos generalistas até aqueles especializados em determinados táxons de presa, havendo, inclusive, casos de frugivoria e até mesmo geofagia (TOFT, 1980a,b; HIRAI; MATSUI, 2000; SOLÉ *et al.*, 2002; McCracken; Forstner, 2006; SILVA; BRITTO-PEREIRA, 2006; LÓPEZ *et al.*, 2009; VALDERRAMA-VERNAZA; RAMÍREZ-PINNILA; SERRANO-CARDOZO, 2009). Estudos mais detalhados sobre a dieta destes organismos têm sido úteis para a compreensão das estratégias de forrageamento, hábito alimentar, aspectos relacionados à sua história de vida e mecanismos de coexistência e especiação (TOFT, 1980a, 1991; ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2007; MENDOZA-ESTRADA; LOPEZ; CASTRO-FRANCO, 2008; SABAGH; CARVALHO-E-SILVA, 2008).

No Brasil, estudos sobre dieta de anuros têm analisado os hábitos alimentares em épocas de reprodução, variações ontogenéticas da dieta, relação da dieta com uso de microhabitat e de ambientes impactados, sobreposição de nicho alimentar e especialização intra-específica (GIARETTA *et al.*, 1998; LIMA, 1998; RODRIGUES; UETANABARO; PRADO, 2004; VAZ-SILVA *et al.*, 2005; ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2007; ARAÚJO *et al.*, 2007; FERREIRA; DANTAS; TEIXEIRA, 2007; SOLÉ; PELTZ, 2007; SABAGH; CARVALHO-E-SILVA, 2008; ARAÚJO *et al.*, 2009; SOLÉ *et al.*, 2009; LIMA; RÖDDER; SOLÉ, 2010). Entretanto, a grande maioria destes estudos tem sido realizada na Amazônia ou na região centro-sul da Floresta Atlântica (LIMA, 1998; LIMA; MAGNUSSON, 1998; VAN SLUYS; ROCHA, 1998; TEIXEIRA; COUTINHO, 2002; TEIXEIRA; VRCIBRADIC, 2003; ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2007; SANTANA; JUNCÁ, 2007; SOLÉ; PELTZ, 2007), havendo pouco conhecimento sobre a ecologia trófica de anuros na região de domínio semi-árido do país (SANTOS; ALMEIDA; VASCONCELOS, 2004), sendo que nenhum estudo desta natureza foi realizado nas florestas úmidas localizadas em meio à caatinga no Estado do Ceará.

O Ceará está localizado no nordeste do Brasil, uma região caracterizada por apresentar altas temperaturas, precipitação reduzida e vegetação adaptada para as condições de seca (AB'SABER, 1974). Este estado está inserido no bioma caatinga, cuja formação vegetal característica cobre a maior parte de seu território. Entretanto, dispersos nesse “mar de caatinga” estão formações geográficas que permitem a ocorrência de uma fauna e flora diferenciada, como os maciços cristalinos residuais distribuídos pelo Estado. A altitude elevada nesses maciços proporciona condições locais que permitem a existência de um ambiente com temperaturas amenas, umidade elevada e índice pluviométrico maior em relação aos ambientes circundantes (LIMA, 2005), tornando possível a sustentação de uma

mata exuberante e perene. Um desses é o Maciço de Baturité, com uma área de 20.567,47 ha ocupada originalmente por floresta úmida, dos quais 15.848,36 ha estão dentro de uma APA estadual (TABARELLI; MELO; LIRA, 2006).

Até o momento foram registradas 28 espécies de anuros no Maciço de Baturité, fragmento natural de floresta tropical de altitude em meio ao semi-árido nordestino (BORGES-NOJOSA, 2007). Dentre estas, está *Rhinella hoogmoedi* Caramaschi & Pombal, 2006 pertencente à família Bufonidae e habitante do folhiço de áreas florestadas (Figura 1). *R. hoogmoedi* pertence ao complexo *R. margaritifera*, composto por 15 espécies, das quais 12 ocorrem em áreas de domínio Amazônico, uma no Pantanal e uma no Cerrado, enquanto *R. hoogmoedi* é a única presente nas florestas pluviais da vertente Atlântica (ÁVILA; PANSONATO; STRUSSMAN, 2010). Essa espécie, com distribuição do Ceará ao Paraná (CARAMASCHI; POMBAL, 2006), está classificada na IUCN como sendo de “pouca preocupação”, apesar de suas tendências populacionais serem desconhecidas (ÂNGULO, 2008).

O presente estudo tem como objetivo analisar a ecologia trófica da espécie *Rhinella hoogmoedi* em uma área de floresta tropical úmida em meio ao semi-árido nordestino, buscando responder às seguintes perguntas: i) em que consiste a dieta de *Rhinella hoogmoedi*? ii) existe variação na dieta entre as estações seca e úmida? iii) existe variação ontogenética da dieta? iv) a espécie tem tendência em apresentar especialização intra-específica?



Figura 1 – Exemplar de *Rhinella hoogmoedi* sobre o folhiço em uma área de floresta úmida em Guaramiranga, Ceará. Foto: Lucas Bezerra

2. REVISÃO DE LITERATURA

O termo ecologia foi utilizado pela primeira vez por Ernest Haeckel em 1869 para definir a ciência responsável pelo estudo das interações entre organismos e o meio em que vivem (MARGALEF, 1977). Begon, Townsend e Harper (2007), após avaliarem os conceitos de diversos autores sobre o tema, definem ecologia como uma ciência que estuda não apenas a distribuição e abundância das espécies, mas também as interações (bióticas e abióticas) que determinam essa distribuição e abundância. Os dados referentes às espécies presentes em uma determinada área e suas respectivas abundâncias passaram então a ser reunidos em índices de riqueza, diversidade, equabilidade e outros, facilitando a comparação de padrões em diferentes regiões (MARTINS; SANTOS, 1999). Dentre os índices mais comuns, estão os de diversidade, sendo estes, em geral, o resultado da junção entre riqueza de espécies e abundância relativa de cada espécie (KREBS, 1989; PIANKA, 1994; MARTINS; SANTOS, 1999). Denomina-se riqueza de espécies o número absoluto de espécies que coexistem em um dado limite espacial, enquanto que abundância relativa é a proporção de indivíduos da espécie “i” sobre o total de todas as espécies de uma dada área (PIANKA, 1994). Esses índices e o estudo de suas interpretações acabaram por revelar padrões globais de distribuição da biodiversidade (PIANKA, 1966; GASTON, 2000), sendo que um dos padrões mais consolidados hoje é o aumento da diversidade ao longo do gradiente latitudinal no sentido polo – equador (DUELLMAN, 1988; PIANKA, 1966; KLAMAR; CURRIE, 2006).

A manutenção da biodiversidade em determinado ambiente pode ser vista em uma escala evolutiva, por meio de processos dinâmicos de extinção e especiação, ou em uma escala ecológica, através de mecanismos de coexistência (GIACOMINI, 2007). Diversas hipóteses e teorias têm sido propostas para explicar os processos por meio dos quais comunidades se estruturam em ambientes com uma baixa ou alta riqueza de espécies gerando, assim, os padrões de biodiversidade observados. Teorias neutras interpretam estes padrões como o resultado de eventos aleatórios, tendo como determinantes da diversidade as taxas de migração, extinção, especiação e a disponibilidade de recursos no ambiente (MACARTHUR; WILSON, 1957; HUBBELL, 1997; TILMAN, 2004). Estas teorias assumem que as espécies são similares, considerando suas diferenças apenas quando conveniente para explicar os dados observados (HUBBELL, 2006). Ou seja, de acordo com estas teorias, as diferentes espécies apresentariam o mesmo “desempenho” ou “equivalência” ecológica (MacARTHUR, 1969; DE MARCO, 2006). A implicação disso é que, uma vez que indivíduos de diferentes espécies apresentam a mesma “equivalência per capita” (HUBBELL, 2006), o uso de um mesmo recurso por duas ou mais espécies, independente de quais sejam, supostamente não faria

diferença na estruturação da comunidade. Volkov *et al.* (2003), no entanto, são cautelosos e concluem o artigo em que desenvolvem um modelo teórico para a teoria neutra, dizendo que “são necessários dados dinâmicos sobre nascimento, mortalidade, dispersão e imigração para avaliar as premissas da teoria neutra e determinar o papel da diferenciação de nicho na estrutura de comunidades”. Por outro lado, as teorias de nicho apresentam, como propostas para explicar a coexistência entre espécies e os padrões de diversidade resultantes, hipóteses como as de predação e de competição, tendo como base os nichos específicos de cada espécie (PIANKA, 1994; BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Em outras palavras, os autores defensores desta teoria (CLEMENTS, 1916; PAINE, 1966; BRUNO; STACHOWICZ; BERTNESS, 2003) acreditam que é o conjunto das interações (bióticas e abióticas, benéficas e maléficas) entre as espécies que explica o modo como as comunidades se estruturam.

O conceito de nicho está ligado à competição interespecífica e aos padrões de utilização de recursos pelas espécies em condições naturais (PIANKA, 1994). O estudo das relações de nicho entre espécies têm como um de seus pioneiros Grinnell (1917), que define “nicho” pela primeira vez como o papel funcional que uma espécie apresenta em sua comunidade. Após estudar a distribuição de pássaros do gênero *Toxostoma* na Califórnia, Estados Unidos, Grinnell (1917) conclui seu trabalho afirmando que “está claro que duas espécies regularmente estabelecidas em uma mesma fauna (comunidade) não podem apresentar as mesmas relações de nicho”. Hutchinson (1957) reavalia o conceito de nicho e o define como um hipervolume n-dimensional, em que cada dimensão seria um dos requerimentos (bióticos e abióticos) necessários para a sobrevivência, reprodução e conseqüente perpetuação da espécie. Quase uma década depois, Paine (1966) fortalece a teoria de nicho ao demonstrar a importância de relações como predação e competição na estruturação de comunidades marinhas. Desde então, vários estudos teóricos e empíricos buscam compreender como as espécies utilizam e compartilham os recursos disponíveis e a implicação disto e das interações resultantes, na estruturação de comunidades (CASE; GILPIN, 1974; HUEY; PIANKA, 1977; PETRAITS, 1979; KNIGHT; JACKMAN, 1984; VAN SLUYS; ROCHA, 1998; LEHTINEN, 2005).

A exclusão competitiva tem sido considerada por muitos pesquisadores, como um dos processos capazes de explicar a “opção” por diferentes estratégias de vida e conseqüente divergência de nicho entre espécies de uma mesma comunidade (ZARET; RAND, 1971). Por outro lado, quando a competição entre indivíduos de uma mesma espécie torna-se bastante intensa, em geral sob circunstâncias de alta densidade populacional, estes podem “atuar como espécies”, apresentando divergências quanto a seus nichos realizados (POLIS, 1984). De

acordo com a teoria de variação de nicho (VAN VALEN, 1965), espera-se que espécies com nicho mais amplo (“mais generalistas”) apresentem um maior grau de variação intra-específica. A consequência desta variação, dado tempo e intensidade suficientes, pode ser um processo de especiação simpátrica (VIA, 2001; BOLNICK, 2004; BOLNICK; FITZPATRICK, 2007), sendo assim, de fundamental importância na manutenção da biodiversidade (GIACOMINI, 2007). A variação individual de nicho (ou especialização intra-específica) pode ocorrer de acordo com o sexo, ontogenia, morfotipo, comportamento, “status” ou mesmo, outros fatores ainda não compreendidos (SWANSON *et al.*, 2003; HOBBS; MUNDAY, 2004; SVANBACK; BOLNICK, 2007; QUIROGA; SANABRIA; ACOSTA, 2009). Quando esta variação do nicho ocorre ao longo do desenvolvimento do indivíduo, o nicho das classes de menor tamanho é uma parcela do nicho das classes de maior tamanho (WERNER; GILLIAM, 1984; ARAÚJO *et al.*, 2010). Dentre os recursos pelos quais indivíduos de uma mesma população podem competir estão abrigos, parceiros sexuais, locais ou horários de forrageio e alimento (WILLSON, 1969; BERNSTEIN, 1979; POLIS, 1984; WERNER; SHERRY, 1987; WEBSTER; HIXON, 2000; ALANÄRÄ; BURNS; METCALFE, 2001; BOLNICK *et al.*, 2002; HOBBS; MUNDAY, 2004).

Estudos que constatarem a presença de variação intra-específica na utilização de determinado recurso vem sendo realizados a mais de meio século (VAN VALEN, 1965; WEST, 1986; DÍAZ, 1994; HOBBS; MUNDAY, 2004). Neste período, a ocorrência de especialização intra-específica tem sido demonstrada em dezenas de animais, dentre invertebrados e vertebrados, aquáticos e terrestres (BOLNICK *et al.*, 2003). No entanto, na última década uma série de pesquisas vem buscando compreender não apenas os mecanismos por trás desta variação intra-específica e sua consequente especialização inter-individual, mas também as implicações evolutivas destes processos (BOLNICK, 2004; SVANBÄCK; BOLNICK, 2005; BOLNICK; FITZPATRICK, 2007).

Estudos de ecologia evolutiva tratam as relações alimentares como um dos aspectos mais importantes em sistemas naturais (HUTCHINSON, 1959), já que conhecer as relações tróficas entre espécies simpátricas é de fundamental importância para se entender as interações interespecíficas (DURÉ; KEHR, 2001). Estudos sobre relações tróficas têm sido realizados em diversas espécies, tanto de vertebrados quanto de invertebrados e com variados graus de parentesco (KNIGHT; JACKMAN, 1984; SUTER, 1985; VAN SLUYS; ROCHA, 1998; SMITH, 2000; ESTEVES; LOBON-CERVIÁ, 2001; CROSS; BENKE, 2002; WISE, 2006; GUNZBURGER, 2007).

Anfíbios e répteis são constituintes essenciais da macrofauna presente no folhiceo

(= serrapilheira) de florestas tropicais (FAUTH; CROTHER; SLOWINSKI, 1989; ALLMON, 1991), sendo que este habitat vem sendo utilizado, em diversos locais, para se estudar padrões de diversidade em comunidades de anuros (INGER, 1980; TOFT, 1980a,b; GIARETTA *et al.*, 1999; VONESH, 2001; WATANABE; NAKANISHI; IZAWA, 2005; VAN SLUYS *et al.*, 2007). Por apresentarem, em geral, a fase larval aquática e a fase adulta terrestre, os anfíbios têm um papel importante na ligação dos ambientes aquáticos e terrestres (MANEYRO; ROSA, 2004). Os anuros, conhecidos popularmente como sapos, rãs, gias ou pererecas, são anfíbios que apresentam dietas tão variadas quanto seus hábitos e colorações. Em geral estes animais são considerados generalistas (DUELLMAN; TRUEB, 1994; WELLS, 2007), com suas dietas incluindo desde invertebrados, como moscas, mosquitos, aranhas, baratas, lagartas e pulgões até vertebrados, como outros anuros, serpentes e pequenos roedores, o que os torna importantes controladores biológicos de insetos que atacam plantações e insetos vetores de doenças (POUGH *et al.*, 1998). Anuros são, também, considerados como oportunistas, consumindo animais de tamanho adequado para ingestão que se encontrem no ambiente (GIARETTA *et al.*, 1998). Além do papel de consumidores, anuros são também presas (WATANABE; NAKANISHI; IZAWA, 2005), servindo como fonte de alimento para répteis, aves, mamíferos e até mesmo invertebrados (TOLEDO, 2005) sendo, portanto, importantes no transporte de energia ao longo da cadeia trófica. Estudos mostram que este grupo pode exercer controle “*top-down*” sobre a comunidade de invertebrados de folhço, podendo influir nas taxas de produtividade e decomposição, o que ressalta sua importância no funcionamento de ecossistemas florestais (BEARD *et al.*, 2003).

Existem atualmente em torno de 5.966 espécies (FROST, 2011) descritas de anuros ao redor do globo, distribuídas em 49 famílias. A família Bufonidae, composta por 48 gêneros e 558 espécies, apresenta distribuição cosmopolita, estando ausente apenas na Austrália, Nova Guiné, Madagascar e Antártida (PRAMUK *et al.*, 2007; FROST, 2011). Recentemente uma extensa revisão sistemática resultou na modificação e realocação de vários táxons, com algumas espécies do gênero *Bufo* sendo transferidas para o gênero *Rhinella* (FROST *et al.*, 2006). Dentre as espécies de *Rhinella*, estão as do complexo *R. margaritifera*, composto por sapos (comprimento rostro-cloacal, em geral, entre 30 e 60 mm) que habitam o folhço de florestas das Américas Central e do Sul (ÁVILA; PANSONATO; STRUSSMAN, 2010; FROST, 2011). Apesar das recentes descrições de novas espécies, o complexo continua apresentando complicações taxonômicas, havendo ainda espécies para serem descritas ao longo de sua distribuição, do Panamá ao norte da Bolívia (FOUQUET *et al.*, 2007; ÁVILA; PANSONATO; STRUSSMAN, 2010). Atualmente, 15 espécies são consideradas como

pertencentes ao complexo *R. margaritifera*: *R. acutirostris* (Spix), *R. alata* (Thominot), *R. castaneotica* (Caldwell), *R. dapsilis* (Myers e Carvalho), *R. lescurei* Fouquet, Gaucher, Blanc e Vélez-Rodriguez, *R. hoogmoedi* Caramaschi e Pombal, *R. magnussoni* Lima, Menin e Araújo, *R. margaritifera* (Laurenti), *R. martyi* Fouquet, Gaucher, Blanc e Vélez-Rodriguez, *R. paraguayensis* Ávila, Pansonato e Strüssmann, *R. proboscidea* (Spix), *R. roqueana* (Melin), *R. sclerocephala* (Mijares-Urrutia e Arends), *R. scitula* (Caramaschi e Niemeer) e *R. stanlaidi* (Lötters e Köhler) (FOUQUET *et al.*, 2007; ÁVILA; PANSONATO; STRUSSMAN, 2010). Entre essas espécies, 12 ocorrem na Amazônia (e florestas adjacentes), uma no Pantanal (*R. paraguayensis*) e uma no Cerrado (*R. scitula*), sendo *R. hoogmoedi* a única presente ao longo das florestas pluviais do leste brasileiro, compreendidas entre o Ceará e o Paraná (CARAMASCHI; NIEMEYER, 2003; CARAMASCHI; POMBAL, 2006; ÁVILA; PANSONATO; STRUSSMAN, 2010).

Para o Brasil, 849 espécies de anuros foram documentadas até o momento (SBH, 2010), o que o torna o país com maior riqueza de anuros no mundo (SILVANO; SEGELLA, 2005). Estudos ecológicos que compreendam a maneira como estes organismos se relacionam uns com os outros e com suas respectivas presas, passam a ter importância crescente quando se leva em consideração os constantes relatos de declínio em populações de anfíbios (FUNK; MILLS, 2003; DAVIDSON, 2004). Este conhecimento é também fundamental na elaboração de planos de manejo adequado que considerem não apenas as espécies alvo, mas também o conjunto de espécies com as quais se relacionam (CUELLO *et al.*, 2006; LUISELLI, 2006).

Estudos sobre dieta, comportamento alimentar e partição de recursos em anuros vêm sendo publicados há pelo menos 60 anos (SMITH; BRAGG, 1949; TOFT, 1980a,b; KOVACS; TOROK, 1997; LIMA, 1998; PELTZER; LAJMANOVICH; CACIVIO, 2000; MANEYRO; ROSA, 2004; SZEIBEL *et al.*, 2008). Diversas pesquisas ao redor do mundo têm buscado compreender em que consiste a dieta destes animais (MENIN; ROSSA-FERES; GIARETTA, 2005; CUELLO *et al.*, 2006; MENDONZA-ESTRADA *et al.*, 2008). Além de descrever qualitativamente os recursos alimentares utilizados por estes organismo, alguns pesquisadores têm analisado a sobreposição do nicho alimentar entre populações interespecíficas (ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2007) e entre indivíduos de uma mesma população (MANEYRO *et al.*, 2004; ARAÚJO *et al.*, 2007; MOLLOV, 2008) e como estas contribuem para a coexistência das espécies.

Em Bufonídeos, estudos ao redor do globo têm encontrado uma dieta composta por diversas categorias de presa, dentre as quais, pode-se citar Formicidae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Hemiptera, Isoptera, Lepidoptera, Acari, Isopoda e Diplopoda (SMITH;

BRAGG, 1949; LAJMANOVICH, 1994; HIRAI; MATSUI, 2002; BONANSEA; VAIRA, 2007; SUAZO-ORTUÑO *et al.*, 2007). Durante uma revisão sobre o tema, Clarke *et al.* (1974) encontraram que em 26 de 29 estudos realizados com 14 espécies de bufonídeos, Formicidae e Coleoptera foram as principais presas encontradas. Em *Bufo coccifer*, Formicidae representou em termos numéricos aproximadamente 18% da dieta, enquanto Coleoptera correspondeu a mais de 65% das presas ingeridas (GREDING-JR; HELLEBUYEK, 1980). Lajmanovich (1994) observou em *Bufo paracnemis*, Coleoptera como sendo a presa mais importante, seguido de Formicidae e sementes. *Bufo granulatus* no litoral do sudeste brasileiro e em ambientes temperados do Uruguai, consumiu principalmente Formicidae, que representou 92% e 79% de todas as presas, respectivamente (TEIXEIRA *et al.*, 1999; ROSA *et al.*, 2002). Em 4 de 5 espécies simpátricas de bufonídeos no nordeste da Argentina, Formicidae foi a presa mais consumida (DURÉ; KEHR; SCHAEFER, 2009). Estudos realizados em espécies do complexo *R. margaritifera* apontam para uma dieta composta, em sua maioria, por Formicidae (TOFT, 1981; MENENDEZ-GUERRERO, 2001; MARAGNO, 2008). Toft (1981), estudando a dieta de uma comunidade de anuros de folhiço no Panamá observou em *B. typhonius* (= *R. gr. margaritifera*), além de uma preferência por Formicidae, uma baixa eletividade por Orthoptera, Coleoptera e outros artrópodes em geral.

A análise de conteúdo alimentar em anuros tem sido realizada, tradicionalmente, através do método de dissecação, que consiste em fazer uma incisão no ventre de espécimes mortos para, a partir daí, examinar seu trato digestivo (GIARETTA *et al.*, 1998; KOVACS; TOROK, 1997; TOFT, 1980). Apesar de ser um método tecnicamente mais fácil, este vem tornando-se, cada vez mais, eticamente questionável devido ao elevado número de indivíduos sacrificados (SOLÉ; RÖDDER, 2009). Um método alternativo, que vem sendo cada vez mais comum, é a análise de dieta através do método de “lavagem estomacal” (SOLÉ *et al.*, 2005; SZEIBEL *et al.*, 2008). O método é usado desde os anos 70, mas só recentemente começou a ser adotado mais amplamente em estudos de dieta (STRUSSMANN *et al.*, 1984; MEASEY, 1998; YILMAZ; KUTRUP, 2006; SOLÉ; PELTZ, 2007; SUAZO-ORTUÑO *et al.*, 2007; MENDOZA-ESTRADA *et al.*, 2008; SZEIBEL *et al.*, 2008; WANG *et al.*, 2008; BULL; HAYES, 2009; SOLÉ *et al.*, 2009). Este método apresenta a vantagem de ser menos invasivo, uma vez que não é preciso sacrificar o indivíduo cuja dieta se deseja conhecer. Estatisticamente, os dois métodos apresentam resultados similares (ZHENG-JUN; YI-MING; YAN-PING, 2007).

Desde o final dos anos 70, populações de anfíbios de todos os continentes, vêm apresentando declínios populacionais, sendo esta tendência observada em aproximadamente

2.468 (43,2%) das espécies de anfíbios catalogadas (STUART *et al.*, 2004). Por outro lado, 1661 espécies encontram-se classificadas como tendo “tendência desconhecida” devido à ausência de estudos apropriados que analisem seus aspectos ecológicos e suas dinâmicas populacionais. Para conhecer os fatores que influenciam as tendências populacionais é necessário saber, além de dados quantitativos como densidade e abundância, aspectos da história de vida do organismo em estudo, como seleção de habitat, períodos de atividade, sítios de reprodução, época de reprodução, seus predadores e suas presas. Portanto, o conhecimento sobre como os recursos alimentares utilizados pelas espécies e sobre como esses recursos são compartilhados entre espécies de hábitos similares, além de esclarecer mecanismos de coexistência, pode ser útil na elaboração de planos de manejo adequados que levem em consideração mais de um nível trófico (CUELLO *et al.*, 2006; LUISELLI, 2006). Apesar disso, mesmo com o crescente número de estudos, o conhecimento ecológico sobre anuros no nordeste brasileiro continua defasado, principalmente quando comparado com outras regiões do país (RODRIGUES, 2003).

O nordeste do Brasil se caracteriza por apresentar altas temperaturas, precipitação pluviométrica reduzida e estocástica e vegetação adaptada para as condições de seca (xeromórfica) (AB'SABER, 1974). Em meio a esse quadro de condições semi-áridas, encontram-se áreas de elevada altitude espalhadas por alguns estados da região. Nestes locais a altitude elevada proporciona condições como temperaturas amenas, umidade elevada e índice pluviométrico maior em relação aos ambientes circundantes (LIMA, 2005). Essas condições específicas tornam possível a sustentação de florestas exuberantes e perenes, que formam verdadeiras “ilhas” inseridas em um domínio semi-árido que limita a capacidade de dispersão de vários organismos entre estas ilhas e outros fragmentos de florestas (CONSTANTINO, 2003).

Estas “ilhas verdes” em meio ao “oceano” de caatinga permitem um isolamento da fauna e flora, proporcionando um afastamento geográfico importante na geração da biodiversidade (CONSTANTINO, 2003). Esse histórico evolutivo faz com que essas regiões apresentem uma biota diversificada composta por espécies também encontradas em outros biomas, além de espécies endêmicas (BORGES-NOJOSA; CARAMASCHI, 2003), sendo as serras de altitude do nordeste um dos cinco centros de endemismo no bioma mata atlântica (TABARELLI; MELO; LIRA, 2006).

Neste contexto, o Ceará possui 187.286,41 ha de bioma “mata atlântica” distribuídos em “ilhas verdes” por seu território, sendo que deste total, 20.567,47 ha estão localizados no Maciço de Baturité, com 15.848,36 ha de vegetação dentro de uma APA

estadual (TABARELLI; MELO; LIRA, 2006). Até o momento, foram registradas 28 espécies de anuros para a região (BORGES-NOJOSA, 2007), dentre as quais *Rhinella hoogmoedi* Caramaschi and Pombal, 2006, pertencente à família Bufonidae e que habita o folhiço da floresta e apresenta atividade no período diurno. Esta espécie (grupo *R. margaritifera*) apresenta distribuição ao longo da floresta pluvial atlântica desde o Ceará até o Paraná (CARAMASCHI; POMBAL, 2006). Desde sua descrição há 5 anos, pouca atenção tem sido dada a *R. hoogmoedi*, sendo as informações ecológicas publicadas para a espécie restritas ao trabalho original de descrição, a descrição do girino e algumas observações breves sobre locais de ocorrência (CARAMASCHI; POMBAL, 2006; BECKER *et al.*, 2007; MERCÊS; JUNCÁ; CASAL, 2009).

Apesar do crescente esforço por parte dos pesquisadores, dados referentes à dieta de anuros nos fragmentos naturais de floresta úmida inseridas no domínio semi-árido no Ceará, são inexistentes. A abundância local elevada de *R. hoogmoedi* proporciona condições ideais para se estudar as relações tróficas da espécie e investigar como essas relações variam ontogeneticamente e temporalmente.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo Geral

- Avaliar aspectos da ecologia trófica de *Rhinella hoogmoedi* (Anura: Bufonidae) em uma floresta úmida do estado do Ceará, Brasil.

3.2 Objetivos Específicos

- Identificar os itens que compõe a dieta de *Rhinella hoogmoedi* em uma área de floresta úmida em Guaramiranga, Ceará.
- Comparar a dieta de *R. hoogmoedi* sazonalmente.
- Avaliar a existência de variação ontogenética na dieta de *R. hoogmoedi*.
- Verificar em cada classe de tamanho na população estudada e o grau de variação intra-específica na utilização dos recursos tróficos em *R. hoogmoedi*

4. HIPÓTESES

i) A dieta de *Rhinella hoogmoedi* é composta, em sua maioria, por formigas (Hymenoptera: Formicidae).

ii) A dieta de *R. hoogmoedi* apresenta variação ontogenética, com indivíduos maiores consumindo presas maiores, variando também sazonalmente, supondo-se variação na oferta de recursos.

iii) O índice de especialização intra-específica é menor do que aquele encontrado em espécies de anuros generalistas.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Área de Estudo

O presente estudo foi realizado no Sítio Guaramiranga (04°16'S - 38°56'W, altitude de aproximadamente 880m), município de Guaramiranga, Maciço de Baturité, Ceará, que faz parte de um conjunto de maciços residuais inseridos dentro do bioma de caatinga. Guaramiranga apresenta clima tropical quente úmido com temperaturas médias entre 24°C e 26°C e pluviosidade média anual de 1.676,89 mm (Anos de: 1974 – 2008), concentrada entre janeiro e maio. Considerando (arbitrariamente) mês seco como aquele em que a pluviosidade é abaixo de 100 mm, tem-se uma estação chuvosa de janeiro a julho e uma estação seca de agosto a dezembro. A vegetação é do tipo floresta subperenifolia tropical pluvio-nebular e o solo predominante do tipo podzólico vermelho-amarelo (IPECE, 2009). O sítio Guaramiranga (110 km de Fortaleza) abrange uma área de 114 ha dos quais mais de 50% está coberto por floresta em estágio avançado de regeneração (Figura 2). Para a execução do trabalho foram escolhidas duas áreas (Figura 3). Área 1 possui características de floresta primária, com árvores de grande porte, multi-estratificadas, com alta diversidade de espécies arbóreas, copas mais ou menos contínuas (com altura de 10 a 12 metros), distribuição esparsa de árvores com 15 metros de altura e ausência de espécies vegetais características de mata secundária, como torém (*Cecropia* sp.) ou limãozinho (*Zanthoxylum rhoifolium*) (QUINET; HITES; BISEAU, 2007). A Área 2 também encontra-se em estágio avançado de regeneração com características semelhantes à área 1, exceto por haver árvores de menor diâmetro e clareiras esparsas ocupadas por helicônias. De acordo com o proprietário, nenhuma das áreas foi utilizada com fins agro-pastoris, tendo havido apenas o corte seletivo de madeira (mais intenso na área 2). Uma vez que os dados de abundância e dieta não diferiram estatisticamente entre as duas áreas, estes foram agrupados em todas as análises de modo a reduzir a variabilidade durante os testes estatísticos. Cinco corpos d'água localizados nas proximidades das áreas florestas estudadas (Figura 2) foram visitados mensalmente (durante as mesmas expedições) no intuito de realizar observações referente a atividade reprodutiva de *Rhinella hoogmoedi*.

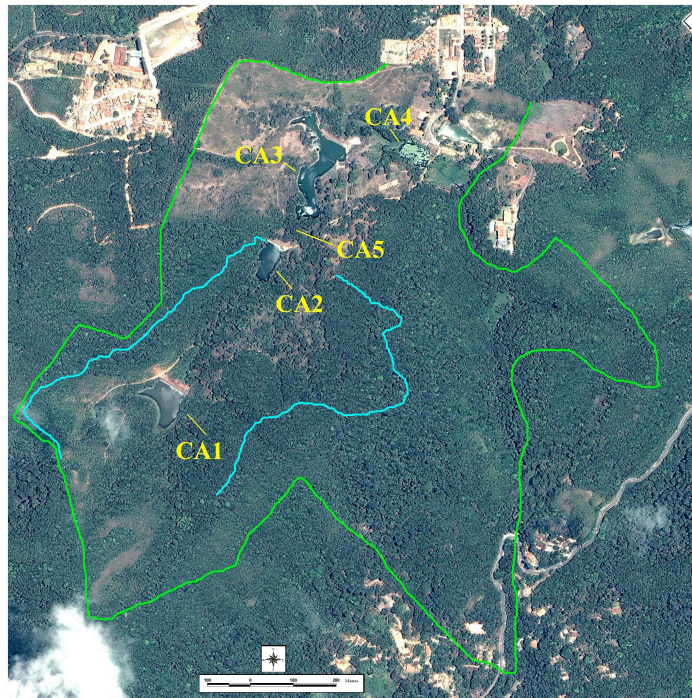


Figura 2 - Mapa do Sítio Guaramiranga (linha verde) mostrando as trilhas onde o estudo foi desenvolvido (linhas azuis) e os corpos d'água (CA) presentes na área de estudo. Fonte: Satélite Quick Bird em 2005.



Figura 3 - Fotografias representativas das áreas 1 (A) e 2 (B) da Floresta subperenifolia tropical pluvio-nebular em Guaramiranga, Ceará. Foto: Lucas Bezerra.

5.2 Dados de abundância, morfometria e variação anual de *Rhinella hoogmoedi*

As atividades de campo foram realizadas de julho/2009 a junho/2010 em expedições mensais com dois dias de duração cada. A captura e coleta dos exemplares de anuros foram autorizadas pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Renováveis (IBAMA), através da licença nº 19331-1. Para coletar os indivíduos de *R. hoogmoedi* foi utilizado o método de amostragem por encontro visual (CRUMP; SCOTT-JR, 1994). Este método consistiu em caminhar ao longo de duas trilhas de aproximadamente 900 metros cada (uma em cada área; A1 e A2), buscando ativamente por anuros desde o nível do solo até a vegetação a dois metros de altura (durante coleta piloto foi observado que esta espécie pode se abrigar na vegetação arbustiva). Foi dada maior ênfase aos microhabitats onde pudessem ocorrer espécies de solo, tais como: sob pedras, troncos ou folhiço. Além das trilhas pré-estabelecidas, sempre que possível era realizado um desvio adentrando na floresta até um máximo de 100 metros de distância da trilha. O esforço amostral consistiu em 4 horas de busca nos períodos diurno e noturno pelas mesmas duas pessoas, somando 8 horas-homem de busca por turno em cada trilha a cada mês (32 horas de busca por mês), e totalizando 384 horas-homem de busca.

Os indivíduos encontrados foram identificados em nível de espécie, tiveram o comprimento rostro-cloacal (CRC) e de largura bucal (LB) medidos com auxílio de paquímetro digital (precisão 0,01 mm), fotografados e devolvidos para seus respectivos locais. O material testemunho e alguns indivíduos (N = 43) de *R. hoogmoedi* com CRC menor que 20 mm foram imediatamente sacrificados utilizando-se métodos apropriados (McDIARMID, 1994) e depositados na coleção herpetológica da Universidade Federal do Ceará. O sacrifício imediato dos indivíduos se deu devido à influência do tempo na perda de dados de dieta em anuros (CALDWELL, 1996; SOLÉ; RODDER, 2010). Os espécimes de *R. hoogmoedi* foram marcados através do método de corte de falange (DONNELLY *et al.*, 1994), evitando que um mesmo indivíduo tivesse seu conteúdo analisado duas ou mais vezes em um mesmo mês e, impedindo, assim, a ocorrência de pseudo-replicação amostral durante a análise de dados.

Concomitantemente a este processo foi anotado, para cada indivíduo encontrado, o tipo de substrato no qual estava, distância da trilha principal, altura em relação ao solo, atividade aparente (ativo/inativo) e as variáveis abióticas de temperatura e umidade relativa do ar e do substrato utilizando um termo-higrômetro digital. Os tipos de substratos foram classificados de acordo com as seguintes categorias: folhiço, areia, tronco de árvore, herbáceas e encosta rochosa. Dados referentes aos índices pluviométricos foram obtidos junto

à Fundação Cearense de Meteorologia (FUNCEME, 2010).

5.3 Dados de dieta

Os espécimes de *R. hoogmoedi* encontrados durante a busca ativa tiveram o conteúdo alimentar coletado *in loco* através do método de lavagem estomacal (SOLÉ *et al.*, 2005). Apenas os indivíduos com mais de 20 mm de comprimento foram submetidos a este método devido à fragilidade dos espécimes menores. O método de lavagem estomacal consiste em injetar por meio de uma sonda, utilizando uma seringa de 20 a 50 ml, água no estômago do espécime analisado, forçando, desta maneira, a saída do conteúdo pela boca. O indivíduo é posicionado de tal modo que o conteúdo expelido seja direcionado para uma peneira coberta com gaze. O conteúdo expelido em seguida é retirado cautelosamente com pinça e pincel e armazenado em recipiente adequado devidamente etiquetados com álcool isopropílico 70%. O procedimento, realizado sempre por duas pessoas, foi repetido até que a saída de conteúdo cessasse. Indivíduos que após três tentativas não expeliram conteúdo algum foram considerados sem conteúdo alimentar naquele instante. O número de repetições (seringas completas) variou de 3 a 10 por indivíduo. Foi utilizada água de um dos corpos d'água locais previamente filtradas em uma peneira forrada com gaze. No laboratório os conteúdos foram identificados ao menor nível taxonômico possível, com auxílio de microscópio estereoscópio e chaves de identificação apropriadas. Cada item de presa teve seu comprimento e largura medidos com o auxílio do programa ImageJ (ABRAMOFF; MAGELHÃES; RAM, 2004), sendo estas medidas utilizadas no cálculo do volume utilizando a fórmula de volume elipsóide (ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2007; MAGNUSSON *et al.*, 2003; MANEYRO *et al.*, 2004):

$$Volume = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{c}{2}\right) \left(\frac{l}{2}\right)^2$$

, em que c = comprimento da presa e l = largura da presa. Apesar da maioria dos estudos de dieta ser realizado dissecando-se indivíduos previamente sacrificados (FRANÇA; FACURE; GIARETTA, 2004; SILVA; BRITTO-PEREIRA, 2006; VALDERRAMA-VERNAZA *et al.*, 2009; LÓPEZ *et al.*, 2009), o método de análise de conteúdo alimentar por lavagem estomacal foi utilizado por haver estudos que mostram sua eficácia mesmo quando comparado com a análise em indivíduos fixados (ZHENG-JUN *et al.*, 2007) e ser um método que permite

adquirir bastante informação sem a necessidade de sacrificar uma grande quantidade de indivíduos, algo eticamente questionável em tempos atuais. Os indivíduos com CRC menor que 20 mm que foram coletados devido à impossibilidade de realizar a lavagem estomacal tiveram seu conteúdo analisado por dissecação.

Para analisar a variação ontogenética na utilização dos recursos tróficos, os indivíduos de *R. hoogmeodi* foram divididos em três classes de tamanho: recém-metamorfoseados (CRC \leq 15 mm); jovens (15 < CRC < 52,06mm) e adultos CRC \geq 52,06mm). Foram considerados como jovens aqueles com CRC maior que 15 mm (tamanho dos recém-metamorfoseados determinado baseado em observações de campo) e menor que o menor macho observado vocalizando (CRC = 52,06mm). A linha de corte (= 15mm) entre recém-metamorfoseados e jovens foi definida de acordo com observações de campo, em jovens foram definidos como aqueles que se encontravam a uma distância maior de 50 metros em relação ao corpo d'água em que concluíram a metamorfose.

A amplitude de nicho trófico (B) foi calculada, para cada classe e para a população, através do índice de Levins (1968) sugerido por Krebs (1989),

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

em que p_j é a proporção da presa j na dieta.

Foi calculado, para cada categoria de presa em cada classe de tamanho, a Frequência Numérica (F.N.) (= número de espécimes da presa "i"/ total de presas), a Frequência de Ocorrência (F.O) (= estômagos com a presa "i"/ total de estômagos analisados), a Frequência Volumétrica (F.V.) (=volume ocupado pela presa "i"/volume total ocupado por todas as presas) e o índice de importância relativa (IRI) proposto por Pinkas, Oliphant e Iverson (1971) e sugerido para uso em estudos de dieta em anuros (MANEYRO *et al.*, 2004; SUAZO-ORTUÑO *et al.*, 2007; SOLÉ *et al.*, 2009; SOLÉ; RÖDDER, 2009) O cálculo de IRI é dado por:

$$IRI_i = (F.O.) \cdot (F.N. + F.V.)$$

A sobreposição dos nichos tróficos entre as diferentes classes de tamanho foi calculada através do índice de sobreposição percentual proposto por Renkonen (1938), por este ser um índice não sensível ao modo como os recursos são divididos (KREBS, 1989). O

cálculo do índice é dado por:

$$Pjk = \left[\sum_{i=1}^n (\text{mínimo } Pij, Pik) \right] 100$$

Onde, p_{ij} é a proporção da presa i na dieta da classe j ; p_{ik} é a proporção da presa i na dieta da classe k ; e n é o número total de categorias de presa. Para investigar o quanto cada espécime diferiu na utilização dos recursos tróficos dentro das classes de tamanho e na espécie como um todo, foram calculados os índices PS_i e IS propostos por Bolnick *et al.* (2002). O índice PS_i é uma adaptação do índice de similaridade proporcional (PS_{ij}) proposto por Schoener (1968):

$$PS_{ij} = 1 - 0.5 \sum_k |P_{ik} - P_{jk}|$$

Onde, p_{ik} e p_{jk} são as proporções da categoria de presa k na dieta de i e j , respectivamente. O valor obtido é a similaridade proporcional na dieta de i e j , variando de 0 (ausência de sobreposição) a 1 (total sobreposição). No caso de PS_i , p_{jk} é substituído por q_k , a proporção da categoria de presa k na população. Neste caso, valores próximos a zero indicam que o indivíduo consome apenas uma parcela das presas consumidas pela população (alta especialização individual) e valores próximos a 1 indicam que o indivíduo consome as presas na mesma proporção que a população (baixa especialização individual). Uma vez obtidos os valores de PS_i para todos os indivíduos da população, estes podem ser sumarizados em um valor populacional que mede a “especialização intra-específica”, IS , que varia de 0 (especialização individual máxima) a 1 (ausência de especialização individual).

5.4 Análises Estatísticas

A identificação de presas foi realizada até o nível de Ordem (exceto por Formicidae), com algumas categorias apresentando abundância bastante reduzida e ocorrência em menos de cinco indivíduos. Estas categorias foram utilizadas nas análises qualitativas de determinação dos índices de diversidade, amplitude e variação intra-específica do nicho trófico, mas não nas comparações estatísticas de composição de presas entre classes de tamanho e estações. Para determinar quais categorias seriam utilizadas em análises quantitativas, usou-se o procedimento sugerido por Krebs (1989), onde se mantém apenas as categorias mais representativas. O procedimento consiste em obter o valor recíproco do

número de categorias ($1/k$) e usar este valor como “linha de corte” para determinar quais categorias incluir. A categoria é incluída se sua proporção numérica for maior ou igual a “linha de corte”. Apenas duas categorias (Acari e Formicidae) dentre as 16 estiveram acima do valor recíproco obtido de 0,06. Para ser mais conservador nas análises decidiu-se, portanto, usar a proporção numérica de 0,03 como “linha de corte”, resultando na inclusão das categorias Coleoptera e Isoptera.

A normalidade dos dados foi testada por meio do teste de D’Agostino-Pearson (ZAR, 1996). Optou-se por utilizar testes não-paramétricos sempre que deparado com dados não normais. O nível de significância utilizado em todas as análises foi $\alpha = 0,05$. Quando não mencionado o contrário, os dados foram apresentados como: média \pm desvio padrão (amplitude).

Para comparar a temperatura e umidade relativa entre folhiço e ar, assim como a pluviosidade durante o período de estudo e a pluviosidade histórica para o mesmo período foi utilizado o teste de variância não paramétrico Kruskal-Wallis (ZAR, 1996). Para testar a influência das variáveis morfométricas (comprimento rostro-cloacal (CRC) e largura da boca (LB)) no tamanho (comprimento e volume mínimo, máximo e médio) e quantidade de itens alimentares foi realizada análise de regressão linear simples (ZAR, 1996). Foi utilizado o teste Kruskal-Wallis para comparar os valores de temperatura e umidade relativa entre ar e folhiço, assim como para comparar a pluviosidade durante o estudo com as médias históricas (ZAR, 1996). O mesmo teste foi utilizado para testar a diferença quanto ao comprimento (máximo, mínimo e médio), volume (máximo, mínimo, médio e total) e número de presas entre as classes de tamanho de *R. hoogmoedi* (ZAR, 1996). A composição da dieta entre as classes de tamanho e entre as estações foi comparada utilizando o teste G (ZAR, 1996). Foi utilizado o teste t para comparar a diversidade trófica entre as estações seca e chuvosa (ZAR, 1996). Para testar possíveis relações entre as variáveis bióticas (número de indivíduos, volume médio mensal de presa por estômago e número médio mensal de itens por estômago) e as variáveis abióticas (temperatura, umidade relativa e pluviosidade) foi utilizada a correlação de postos de Spearman. Para testar o efeito da sazonalidade no grau de especialização individual os valores de PS_i (índice de similaridade proporcional) da estação seca e chuvosa foram comparados usando o teste U de Mann-Whitney. Os indivíduos com $CRC < 10$ mm, devido à sua preferência por Acari e a baixa similaridade de dieta quando comparada com as demais classes de tamanho, não foram utilizados nas análises de sazonalidade. Para testar se o grau de especialização intra-específica aumenta com o aumento da amplitude do nicho trófico populacional, seguiu-se o procedimento realizado por Araújo *et al.* (2007). O procedimento

consiste em calcular o índice de correlação de Pearson entre os valores de IS (especialização intra-específica) e o respectivo valor da amplitude geral de nicho (TNW). Se, de fato, o grau de especialização intra-específica aumentar com a ampliação do nicho trófico, espera-se que haja uma correlação negativa entre IS e TNW.

Os índices TNW e IS foram calculados utilizando o programa IndSpec1 (BOLNICK *et al.*, 2002). Para obter o índice de Levins e a sobreposição de Renkonen entre as classes de tamanho foi utilizado o programa Ecological Methodology (KREBS, 1989). O cálculo da diversidade trófica (índice de Shannon-Wiener) e o teste t utilizado para testar a diversidade trófica entre estações foram realizados com o programa PAST (HAMMER *et al.*, 2001). As demais análises foram realizadas com o programa BIOSTAT (AYRES *et al.*, 2007).

6. RESULTADOS

6.1 Dados abióticos

As temperaturas máximas e mínimas do ar, durante os períodos de coleta, variaram entre 23,0 – 30,6°C e 18,7 – 22,8°C, respectivamente, enquanto a umidade relativa (UR) máxima e mínima do ar variou entre 81 – 99% e 57 – 92% (Figura 4). Por outro lado, as temperaturas e UR do substrato no qual os indivíduos foram encontrados variaram de 19,0 a 28,1°C e 60 a 99%, mínimas e máximas respectivamente. Não foi detectada diferença significativa entre as temperaturas observadas no folhíço e no ar ($H = 0,06$; $p = 0,80$), enquanto a umidade relativa do folhíço foi, em média, 5 % acima da observada no ar, apresentando diferença significativa ($H = 37,54$; $p < 0,001$). A pluviosidade durante o estudo (1.180,4 mm) foi abaixo da média histórica (1.662,6 mm; anos de: 1974 a 2008) para o mesmo período, representando 70% desta, porém sem apresentar diferença estatisticamente significante ($H = 1,33$; $p = 0,25$). O volume de chuvas durante o estudo foi um tanto irregular, com julho de 2009 chovendo o dobro da média histórica e junho de 2010 a metade desta (Figura 5). Não foram detectadas diferenças significativas de temperatura ou UR (máximas e mínimas do ar/substrato) entre as estações seca e chuvosa, assim como não foi detectada nenhuma correlação entre estas variáveis e o volume de chuvas (todos $p > 0,05$).

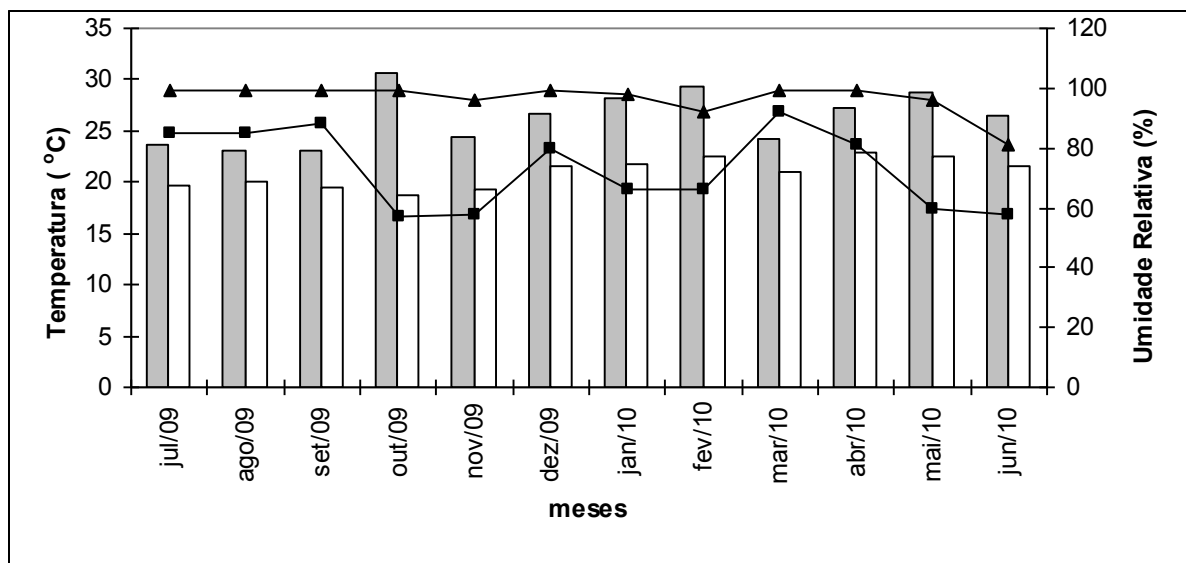


Figura 4- Valores máximos e mínimos de temperatura e umidade relativa (UR), registrados durante as atividades de campo no município de Guaramiranga, Ceará entre julho 2009 e junho 2010. Colunas cinzas - temperaturas máximas; colunas brancas - temperaturas mínimas; ▲ - UR máximas; ■ - UR mínimas.

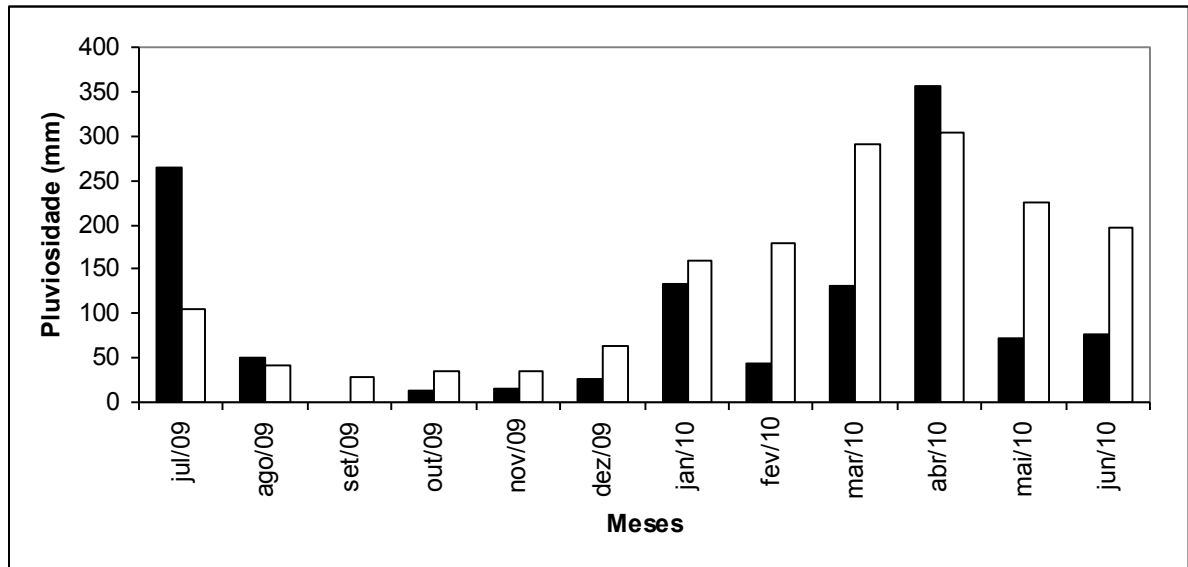


Figura 5 - Pluviosidade no município de Guaramiranga, Ceará. As colunas pretas representam os índices de pluviosidade durante o período de estudo (Julho de 2009 a Junho 2010), enquanto as colunas brancas representam a média histórica (anos de: 1974 a 2008). Fonte: FUNCEME.

6.2 Dados de abundância relativa da fauna de anuros de folhicho

Foram encontradas sete espécies de anuros no folhicho das áreas florestais amostradas: *Rhinella hoogmoedi*, *R. gr. crucifer*, *Ischnocnema gr. ramagii*, *Adelophryne baturitensis*, *Physalaemus cuvieri*, *Leptodactylus mystaceus* e *Odontophrynus carvalhoi*. Exceto por setembro de 2009 e janeiro de 2010 (meses em que a espécie de maior abundância relativa foi *I. gr. ramagii*), *R. hoogmoedi* foi a espécie de folhicho mais abundante (Figura 6), sendo sua maior abundância observada em fevereiro ($n = 102$) e a menor em setembro ($n = 6$). O índice de diversidade de Shannon padronizado (J) foi 1,036 e 1,208 para as estações seca e chuvosa, respectivamente, havendo uma diferença quase significativa entre ambas ($t = -1,86$; $p = 0,06$).

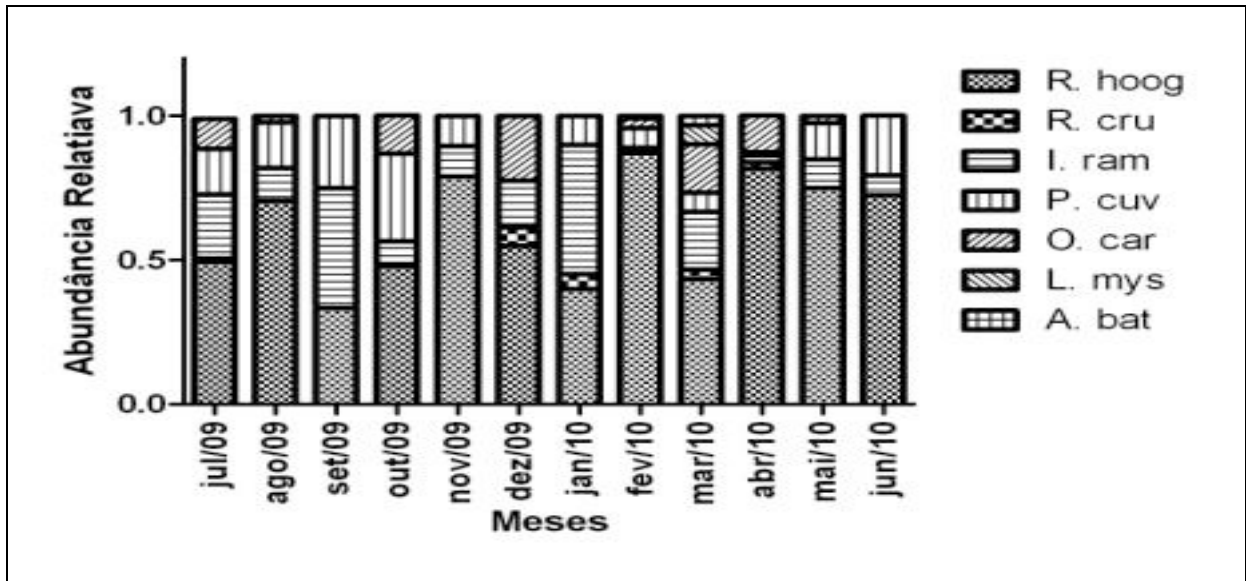


Figura 6 - Abundância relativa das espécies de anuros de folhígeo em uma floresta ombrófila em Guarimiranga, Ceará. Legenda: *R. hoog*: *Rhinella hoogmoedi*; *R. cru*: *R. crucifer*; *I. rama*: *Ischnocnema ramagii*; *P. cuv*: *Physalaemus cuvieri*; *O. car*: *Odontophrynus carvalhoi*; *L. mys*: *Leptodactylus mystaceus*; *A. bat*: *Adelophryne baturitensis*.

A abundância de *R. hoogmoedi* não esteve correlacionada com o volume de chuvas ($r_s = 0,3846$; $p = 0,2169$; Figura 7). Também não foram detectadas correlações significativas entre a quantidade de *R. hoogmoedi* e as máximas e mínimas de temperatura e umidade relativa (Tabela 1).

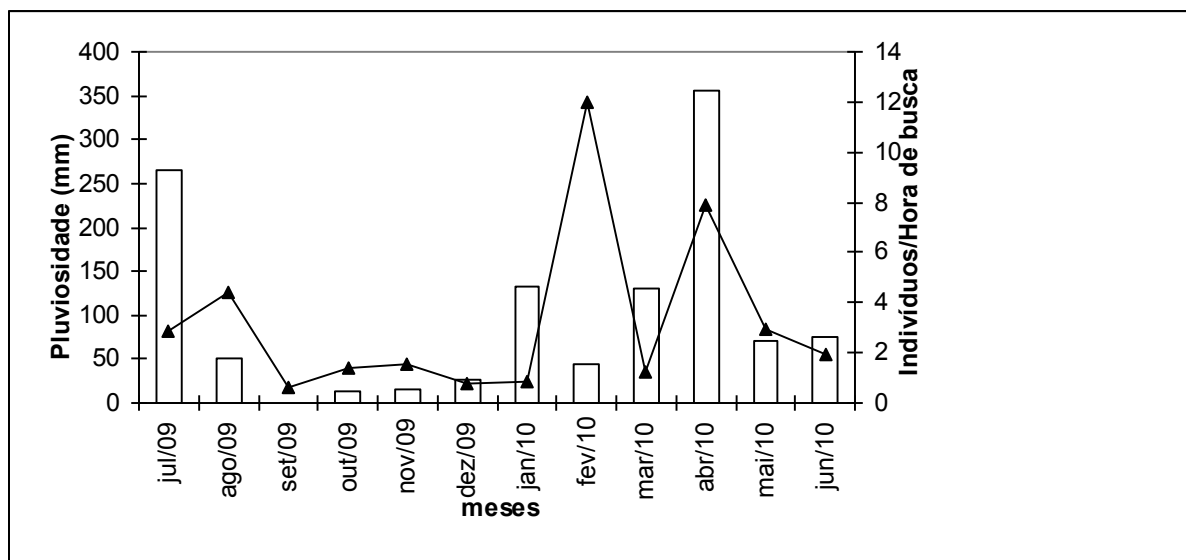


Figura 7 - Relação entre pluviosidade e abundância relativa (No. de Indivíduos/Horas de Busca) de *Rhinella hoogmoedi* no município de Guarimiranga, Ceará entre Julho/09 e Junho/10. ($r_s = 0,3846$; $p = 0,2169$). Legenda: Colunas representam o volume de chuvas (mm); triângulos representam a abundância relativa. Dados de Pluviosidade; FONTE: FUNCEME.

Tabela 01 - Correlações de Spearman entre abundância relativa de *Rhinella hoogmoedi* (No. de indivíduos/Horas de busca) e de temperatura e umidade relativa (UR).

Variável abiótica	Coef. De Spearman (rs)	P
Temperatura máxima	0,1958	0,5419
Temperatura mínima	0,4632	0,1293
U. R. máxima	-0,3087	0,3289
U.R. mínima	-0,1336	0,679

6.3 Morfometria de *Rhinella hoogmoedi*

Foram encontrados 359 indivíduos de *Rhinella hoogmoedi* com comprimento rostro-cloacal (CRC) medindo entre 6,02 e 71,65 mm ($20,5 \pm 14,72$ mm) e largura bucal variando entre 0,95 e 29,02 mm ($6,97 \pm 5,85$ mm). A distribuição das diferentes classes de tamanho variou ao longo do ano, sendo os indivíduos de menor tamanho (CRC < 15 mm) mais freqüentes no início da estação chuvosa e os adultos no final da estação seca (Figura 8).

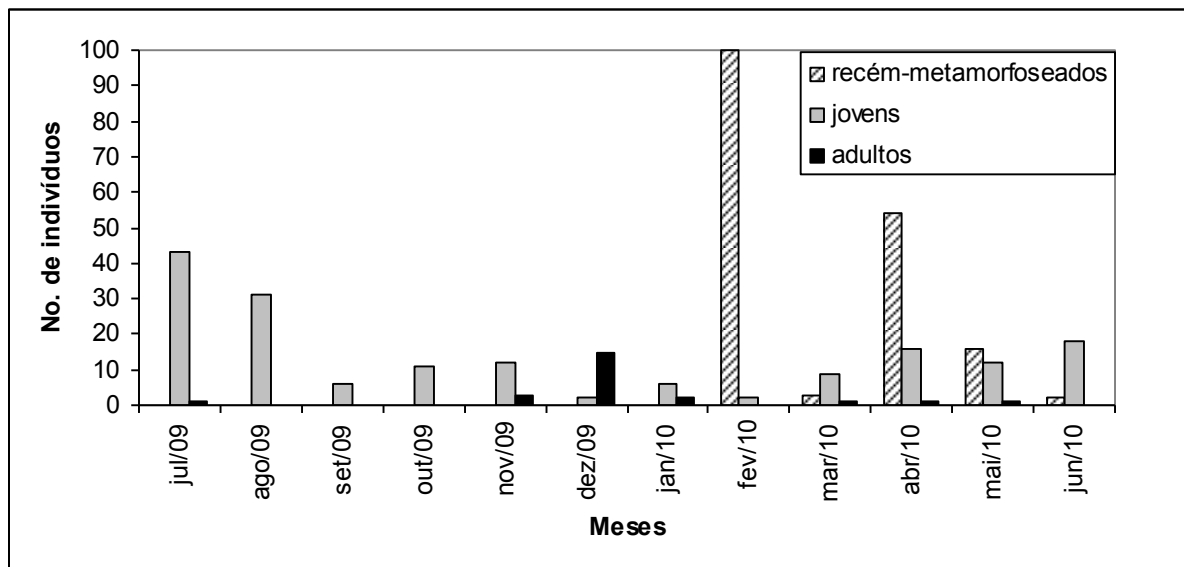


Figura 8 - Distribuição das classes de tamanho de *R. hoogmoedi* no município de Guaramiranga entre julho/09 e junho/10.

Entre os indivíduos acima de 20 mm e não vocalizando, a grande maioria (90%) foi encontrada no período diurno. Tanto entre os encontrados de dia quanto entre os encontrados de noite, a maioria foi registrada sobre o folhíço de áreas florestadas, com apenas 22,2% dos noturnos e 0,6% dos diurnos tendo sido encontrados sobre vegetação arbustiva baixa, aparentemente inativos. A maioria ($n = 7$) dos indivíduos encontrados sobre a vegetação estava a uma altura entre 15 e 30 cm do solo em plântulas, enquanto três indivíduos

foram encontrados entre 130 e 150 cm de altura em arbustos e troncos de árvores.

6. 4 Dieta de *Rhinella hoogmoedi*

Devido à complicações logísticas de tempo e recursos humanos, associado ao elevado número de indivíduos com menos de 20 mm de CRC observados, apenas 145 indivíduos de *R. hoogmoedi* tiveram seu conteúdo alimentar analisado. Estes apresentaram comprimento rostro-cloacal (CRC) variando entre 6,27mm e 71,65mm (29,12mm \pm 16,05mm) e largura bucal (LB) entre 1,04 e 29,02 mm (10,29mm \pm 6,57mm). Destes, 130 (89,65%) apresentaram pelo menos um item no estômago, enquanto 15 (10,35%) estavam com o estômago vazio. Durante uma noite de elevada atividade de vocalização em dezembro de 2009, dos 11 indivíduos analisados para conteúdo estomacal, 6 apresentam-se vazios. Ao todo, foi encontrado um total de 2078 itens pertencentes a 16 categorias de presa, sendo que a quantidade de itens por estômago variou entre 1 e 95 (14,33 \pm 16,12) e não esteve relacionado com o CRC ou com a largura bucal (Tabelas 2 e 3). O volume médio por item foi de 3,35 \pm 9,79 mm³ (0,0005 – 110,83 mm³) e esteve positivamente relacionado com o CRC e com LB (Tabelas 2 e 3). Também estiveram positivamente relacionados com comprimento rostro-cloacal (CRC) e largura bucal (LB) as seguintes variáveis: comprimento máximo (5,66 \pm 3,60 mm; 0,30 – 16,00mm), mínimo (2,14 \pm 1,96 mm; 0,10 – 15,00 mm) e médio de presa (3,52 \pm 2,34 mm; 0,30 – 15,00 mm); volume máximo (11,93 \pm 20,45 mm³; 0,07 – 110,84 mm³), mínimo (1,74 \pm 8,07 mm³; 0,0063 – 70,68 mm³) de presa (Tabelas 2 e 3).

Tabela 02 - Valores das regressões entre comprimento rostro-cloacal de *Rhinella hoogmoedi* e o tamanho (volume e comprimento) e quantidade de presas consumidas em Guaramiranga, Ceará durante o período de julho de 2009 a junho de 2010.

Variável dependente	F (regressão)	R ²	p
No. de itens	0,39	0,00	0,54
Comp. Max	139,37	0,56	<0,001
Comp. Mín	69,12	0,39	<0,001
Comp. Médio	201,56	0,64	<0,001
Vol. Max	66,97	0,37	<0,001
Vol. Mín	11,28	0,08	0,001
Vol. Médio	50,82	0,31	<0,001

Tabela 03 - Valores das regressões entre a largura bucal de *Rhinella hoogmoedi* e tamanho (volume/comprimento) e quantidade das presas consumidas.

Variável dependente	F (regressão)	R ²	p
No. de itens	0,06	0,00	0,79
Volume total	23,02	0,16	<0,001
Comp. Max	141,10	0,56	<0,001
Comp. Mín	69,07	0,38	<0,001
Comp. Médio	206,74	0,65	<0,001
Vol. Max	61,89	0,35	<0,001
Vol. Mín	10,76	0,08	0,002
Vol. Médio	48,63	0,31	<0,001

Ao analisar todos os indivíduos em conjunto, as presas mais freqüentes foram formigas (Hymenoptera – Formicidae) (83,85%), seguidas por Coleoptera (40,77%) e Acari (32,31%). Formigas foram também, as presas mais representativas numericamente (69,49%) e volumetricamente (48,96 %), enquanto Coleoptera e Acari apresentaram freqüência numérica e volumétrica de 4,28% e 17,07% e, 14,05% e 0,49%, respectivamente (Tabela 4). De acordo com o índice de importância relativa (IRI), formigas foram os principais itens na dieta de *R. hoogmoedi* (Tabela 4). Fragmentos vegetais e minerais estiveram presentes em 15% e 13% dos indivíduos, respectivamente.

Tabela 04 – Presas consumidas por *R. hoogmoedi* em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 130.

	F.N. (%)	F.O. (%)	F.V. (%)	IRI
Gastropoda	0,05	0,77	0,03	0,00
Arachnida				
Araneae	0,62	7,69	0,56	0,00
Acari	14,05	32,30	0,05	0,05
Myriapoda				
Chilopoda	0,05	0,77	5,71	0,00
Crustacea	0,24	3,07	0,1	0,00
Hexapoda				
Coleoptera	4,28	40,77	17,07	0,09
Collembola	1,29	10,77	0,02	0,00
Dermaptera	0,09	1,54	0,88	0,00
Diptera	0,29	4,61	0,01	0,00
Hemiptera	0,24	3,84	2,1	0,00
Hymenoptera				
Formicidae	69,45	83,85	51,94	1,02
Outros	0,72	8,46	1,33	0,00
Isoptera	3,9	10,00	23,52	0,03
Siphonaptera	0,09	1,54	0,00	0,00
Larvas	2,36	16,92	0,57	0,00
ANI	2,21	21,53	1,25	0,01
Matéria Vegetal	-	15,03	-	-
Matéria Mineral	-	13,17	-	-

Os maiores valores de amplitude e diversidade do nicho trófico foram observados em recém-metamorfoseados e adultos (Tabela 5).

Tabela 05 - Valores de amplitude do nicho trófico (Índice de Levins) para as diferentes classes de tamanho de *Rhinella hoogmoedi* em Guarimiranga, Ceará.

Classe de Tamanho (CRC)	Índice de Levins (B)
≤ 15 mm	0,159
15 – 52,05 mm	0,025
$\geq 52,06$ mm	0,133
Total	0,065

A composição de presas entre as classes de tamanho foi significativamente diferente ($G = 1430$; $p < 0,0001$), sendo as principais diferenças relacionadas à classe de recém-metamorfoseados, que apresentou uma proporção de Acari e Collembola superior e uma proporção de Formicidae inferior às demais classes (Figura 9). Esta classe foi também a única a não apresentar Isoptera no seu conteúdo estomacal (Figura 9).

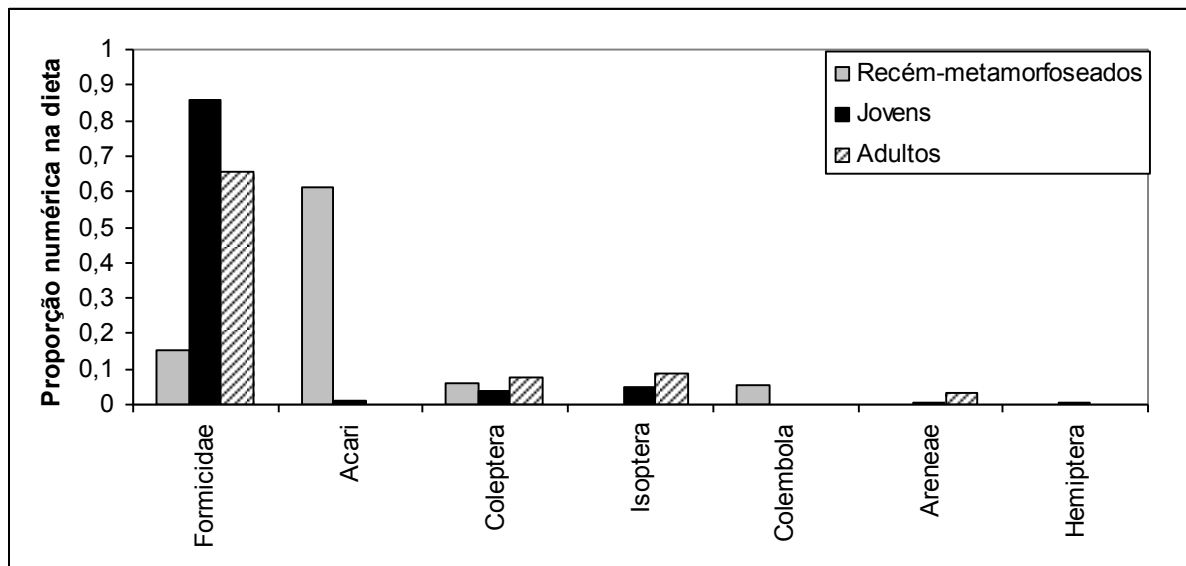


Figura 9 – Proporção das principais presas na dieta das diferentes classes de tamanho em *Rhinella hoogmoedi* em Guarimiranga, Ceará durante o período de julho de 2009 a junho de 2010.

Este resultado foi também observado nos valores dos índices de importância relativa entre as classes de tamanho estabelecidas. Em recém-metamorfoseados (CRC <15mm) Acari foi o principal item alimentar com grande margem de diferença, seguido por Formicidae e Coleoptera (Tabela 6). A partir dos jovens (15mm < CRC < 52,05mm) Formicidae passou a ser o principal item alimentar, enquanto Isoptera passa a tornar-se representativo, estando nesta classe e em adultos entre os três itens com maior índice de preferência. A partir dos jovens, os IRIs tenderam a se estabilizar com Formicidae sendo o principal item, seguido de Coleoptera e Isoptera (Tabelas 6 – 8). Chilopoda e Gastropoda foram consumidos apenas por um indivíduo cada, com CRC igual a 69,3 e 16,68mm, respectivamente.

Tabela 06 – Presas consumidas por *Rhinella hoogmoedi* na classe de recém-metamorfoseados (CRC < 15 mm) em Guarimiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 39.

	F.N. (%)	F.O. (%)	F.V. (%)	IRI
Gastropoda	-	-	-	-
Arachnida				
Araneae	-	-	-	-
Acarina	61,33	76,92	46,45	0,83
Myriapoda				
Chilopoda	-	-	-	-
Crustacea	0,22	2,56	0,05	0,00
Hexapoda				
Coleoptera	6,0	30,77	14,40	0,06
Collembola	5,55	30,76	2,04	0,02
Dermaptera	-	-	-	-
Diptera	0,44	5,12	0,13	0,00
Hemiptera	-	-	-	-
Hymenoptera				
Formicidae	15,55	51,28	24,63	0,21
Outros	0,77	7,69	0,56	0,00
Isoptera	-	-	-	-
Siphonaptera	0,44	5,12	< 0,01	0,00
Larvas	6,22	20,51	4,62	0,02
ANI	2,66	28,20	2,22	0,01
Matéria Vegetal	-	-	-	-
Matéria Mineral	-	28,20	-	-

Tabela 07 – Presas consumidas por *Rhinella hoogmoedi* na classe de jovens (CRC: 15 – 52,05 mm) em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Frequência Numérica; F.O. = Frequência de Ocorrência; F.V. = Frequência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 78.

	F.N. (%)	F.O. (%)	F.V. (%)	IRI
Gastropoda	0,07	1,28	<0,01	0,00
Arachnida				
Araneae	0,53	8,97	0,17	0,00
Acarina	1,06	15,38	0,18	0,00
Myriapoda				
Chilopoda	-	-	-	-
Crustacea	0,26	3,85	0,07	0,00
Hexapoda				
Coleoptera	3,70	47,43	4,78	0,04
Collembola	0,20	3,84	< 0,01	0,00
Dermaptera	0,07	1,28	0,97	0,00
Diptera	0,36	10	< 0,01	0,00
Hemiptera	0,59	10,25	3,11	0,00
Hymenoptera				
Formicidae	85,84	98,71	57,88	1,42
Outros	0,16	2,56	< 0,01	0,00
Isoptera	4,70	14,10	31,48	0,05
Siphonaptera	-	-	-	-
Larvas	0,99	12,82	0,83	0,00
ANI	1,46	11,54	0,36	0,00
Matéria Vegetal	-	14,10	-	-
Matéria Mineral	-	6,41	-	-

Tabela 08 – Presas consumidas por *Rhinella hoogmoedi* na classe de adultos (CRC \geq 52,06mm) em Guaramiranga, Ceará durante o período de Julho de 2009 a Junho de 2010. Legenda: F.N. = Freqüência Numérica; F.O. = Freqüência de Ocorrência; F.V. = Freqüência Volumétrica; IRI = Índice de Importância Relativa; ANI = Artrópodes não identificados. N = 13.

	F.N. (%)	F.O. (%)	F.V. (%)	IRI
Gastropoda	-	-	-	-
Arachnida				
Araneae	3,42	23,08	1,90	0,01
Acarina	-	-	-	-
Myriapoda				
Chilopoda	0,85	7,69	26,12	0,02
Crustacea	-	-	-	-
Hexapoda				
Coleoptera	7,69	38,46	2,79	0,04
Collembola	-	-	-	-
Dermaptera	0,85	7,69	0,95	0,00
Diptera	-	-	-	-
Hemiptera	-	-	-	-
Hymenoptera				
Formicidae	65,81	92,31	53,17	1,09
Outros	2,56	7,69	5,39	0,00
Isoptera	8,55	15,38	9,18	0,03
Siphonaptera	-	-	-	-
Larvas	1,71	15,38	0,46	0,00
ANI	5,12	23,07	< 0,01	0,01
Matéria Vegetal	-	15,38	-	-
Matéria Mineral	-	-	-	-

Formicidae e Coleoptera foram as presas mais amplamente consumidas pela população, estando presentes em todas as classes de tamanho (Figura 10). Por outro lado, Araneae e Hemiptera foram consumidos apenas por indivíduos acima de 20 mm, enquanto Acari e Collembola não estiveram presentes na dieta daqueles acima de 40 mm (Figura 10). Apesar destas diferenças, a sobreposição percentual foi elevada entre todas as classes de tamanho (sobreposição > 70 %), com exceção dos indivíduos abaixo de 10 mm que apresentaram baixa sobreposição com as demais classes de tamanho (Tabela 9).

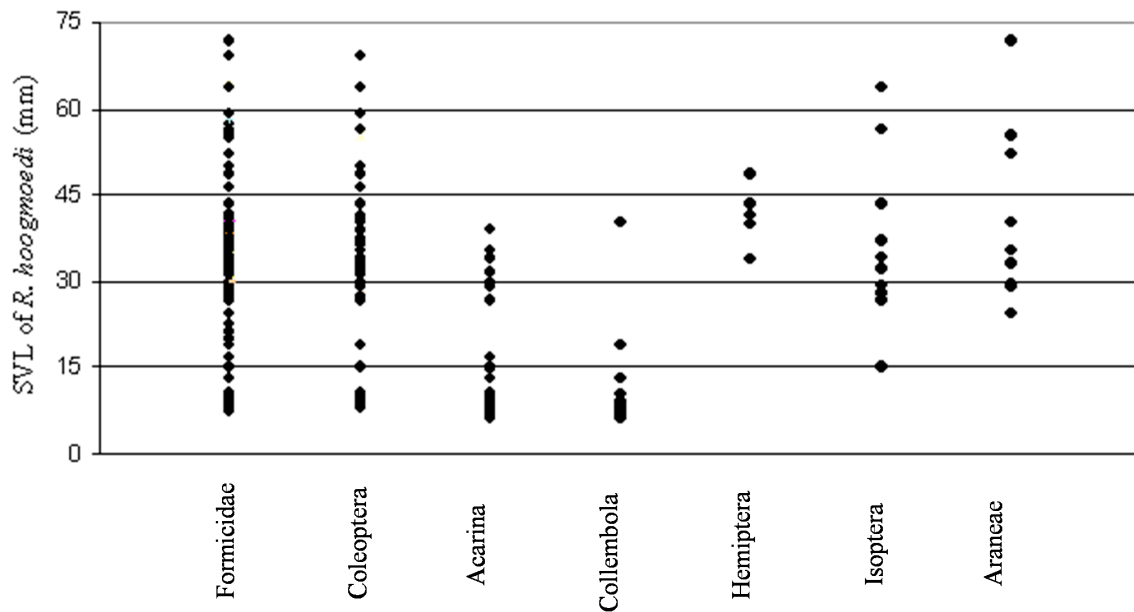


Figura 10 - Amplitude no CRC de *Rhinella hoogmoedi* consumindo as principais presas.

Tabela 09 - Valores de sobreposição percentual de Renkonen (1938) para as classes de tamanho de *Rhinella hoogmoedi*. Legenda para tamanho de CRC dentro de cada classe: 1ª classe: < 10 mm; 2ª classe: 10 – 19,9mm; 3ª classe: 20 – 29,9mm; 4ª classe: 30 – 39,9mm; 5ª classe: 40 – 49,9mm; 6ª classe: ≥ 50 mm.

	1ª classe	2ª classe	3ª classe	4ª classe	5ª classe	6ª classe
1ª classe	100	28,315	11,220	13,418	17,129	20,895
2ª classe		100	78,157	79,466	82,909	82,328
3ª classe			100	95,728	85,262	75,586
4ª classe				100	85,440	74,460
5ª classe					100	87,191
6ª classe						100

Não foi detectada diferença quanto à quantidade de itens ingeridos nas estações seca e chuvosa ($H = 0,00$; $p = 0,96$). Quatorze das 16 categorias de presa estiveram presentes nas duas estações, sendo as exceções Gastropoda e Chilopoda, obtidas apenas nas estações chuvosa e seca, respectivamente. Todavia, a maior abundância de Collembola, Acari e Isoptera e a menor abundância de Formicidae no período chuvoso resultou em uma diferença significativa na composição da dieta entre as duas estações ($G = 79,81$; $p < 0,001$; Figura 11). No entanto, a maior homogeneidade das categorias durante a estação chuvosa conferiu a esta um índice de diversidade de Shannon mais elevado (Seca: 0,609; Chuvosa: 1,026; $p < 0,0001$).

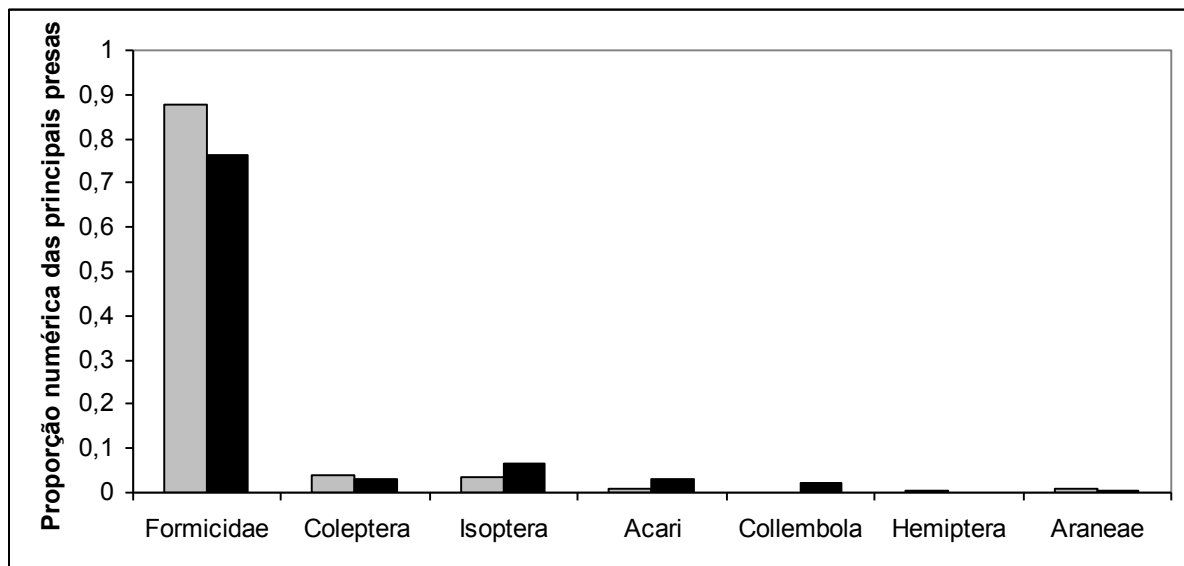


Figura 11 - Proporções das principais presas de *Rhinella hoogmoedi* entre as estações seca (colunas cinza) e chuvosa (colunas pretas) em Guaramiranga, Ceará.

De modo geral os valores de IS foram elevados (todos $> 0,524$), indicando uma baixa tendência à ocorrência de especialização inter-individual em *R. hoogmoedi* (Tabela 10). Ainda assim, foi detectada uma diferença significativa no grau de especialização individual entre as estações, sendo esta mais intensa na estação chuvosa ($U = 429$; $p < 0,001$; Tabela 11). Também foi encontrada uma correlação negativa e significativa entre os valores de IS e TNW ($r = -0,9188$; $p = 0,0096$; $n = 6$), indicando que quanto mais amplo o nicho trófico, maior o grau de especialização intra-específica.

Tabela 10 - Valores IS de especialização individual em *Rhinella hooogmoedi* nas diferentes classes de tamanho. Os valores p foram obtidos a partir do procedimento de bootstrap Monte Carlo (1,000 simulações). N: tamanho amostral. Legenda para tamanho de CRC dentro de cada classe. Recém-metamorfoseados ($CRC \leq 15$ mm); Jovens ($15 < CRC < 52,06$ mm); Adultos ($CRC \geq 52,06$ mm).

Classes de tamanho	IS	<i>p</i>	N
Recém-metamorfoseado	0,5242	<0,001	39
Jovens	0,7961	<0,001	78
Adultos	0,6187	0,008	13
Total	0,5604	<0,001	130

Tabela 11 - Valores IS de especialização individual em *Rhinella hooogmoedi* nas estações seca e chuvosa. Os valores p foram obtidos a partir do procedimento de bootstrap Monte Carlo (1,000 simulações). N: número de indivíduos.

Estação	IS	<i>p</i>	N
Seca	0,7843	<0,001	57
Chuva	0,6143	<0,001	37

7. DISCUSSÃO

A abundância relativa apresentada pela população de *R. hoogmoedi* estudada foi similar a de outras espécies do complexo *R. margaritifera* em outros locais. Em estudo realizado na floresta amazônica próxima a Manaus, Allmon (1991) mostrou que *Bufo dapsilis* (= *Rhinella dapsilis*) era a terceira espécie mais abundante dentre as 14 presentes no folhiço. Curiosamente, Gascon (1996) estudando anuros em ambientes de várzea e terra firme nas margens do Rio Juruá, próximo à Altamira, observou que *Bufo typhonius* (= *R. gr. margaritifera*) estava entre as três espécies mais abundantes no lado esquerdo do rio de um total de 16 espécies, enquanto do lado direito ela estava entre as menos abundantes de um total de 13 espécies. Na Amazônia Peruana, Toft e Duellman (1979) classificaram *B. typhonius* (= *R. gr. margaritifera*) como “comum” na estação chuvosa e “moderadamente comum” na seca. Em um estudo realizado por TOFT (1980b) em duas áreas do Panamá, *B. typhonius* (= *R. gr. margaritifera*) foi a 2ª e 3ª espécie mais abundante no folhiço de um total de 22 e 13 espécies, respectivamente. Dentre os anuros amostrados por Duellman (1995) na Amazônia peruana, *B. typhonyus* (= *R. gr. margaritifera*) foi a oitava mais abundante dentre as 61 espécies presentes, sendo a mais representativa entre as espécies de folhiço. A alta abundância local, que aparentemente é uma característica relativamente comum entre as espécies do complexo *R. margaritifera*, pode ser resultado de eficientes mecanismos contra predação que é um dos fatores que podem manter populações naturais em baixa densidade (HIK, 1995). Poulin *et al.* (2001) após avaliarem a presença de répteis e anfíbios na dieta de aves em uma área da Costa Rica, enfatizam que *B. typhonius* (= *R. gr. margaritifera*) não foi encontrado na dieta de nenhuma ave, apesar de ser a segunda espécie mais abundante no local. Uma vez que a predação pode exercer, direta ou indiretamente, grande influência sobre a dinâmica de populações naturais (KLEMOLA *et al.*, 1997; CROSSLAND, 2000; NORRDAHL; KORPIMÄKI, 2000; GRAFE *et al.*, 2004), é esperado que espécies com características intrínsecas que as tornem menos vulneráveis à predação possam atingir maiores tamanhos populacionais. Dados empíricos mostram que este parece ser o caso de *R. hoogmoedi* e outras espécies do complexo *R. margaritifera* que, além de glândulas paratóides produtoras de substâncias tóxicas, apresentam coloração críptica que as tornam menos conspícuas para predadores.

Anuros, devido à sua pele altamente permeável, seus ovos e embriões dependentes de um grau elevado de umidade e sua fase larval aquática, são conhecidos por apresentarem períodos de atividade de acordo com os regimes pluviométricos (DUELLMAN, 1995; WELLS, 2007). No presente estudo foi observado que a atividade de vocalização e o

recrutamento (ambos indicativos do período reprodutivo) de *Rhinella hoogmoedi* aparentemente estiveram associados às chuvas. No entanto, não foi detectada correlação entre o número de indivíduos encontrados durante a busca e a pluviosidade. Considerando que a umidade relativa (UR) no folhiço tende a estar acima e a se manter mais estável ao longo do ano que a umidade do ar, esta ausência de correlação pode ser atribuída aos seguintes fatores: i) excetuando-se os indivíduos recém-metamorfoseados (em transição entre ambiente aquático e terrestre) e os em atividade reprodutiva (estimulados pelas primeiras chuvas intensas), é possível que os indivíduos em idade (comprimento) intermediária vivenciem valores adequados de temperatura e UR ao longo do ano, estes não sendo responsáveis por oscilações significativas no padrão de atividade da espécie; ii) A inter-relação entre quantidade de indivíduos em atividade e pluviosidade ocorre em uma escala temporal diferente daquelas utilizadas, de modo que a espécie possa necessitar de intervalos maiores ou menores do que os amostrados para responder a esta variável. Neste caso é possível que a frequência mensal das coletas não tenha sido suficiente para detectar padrões populacionais em função das variáveis abióticas mensuradas, assim como pode haver outros fatores externos (não mensurados), por exemplo, a fase da lua, que podem ter exercido alguma influência nos padrões de atividade da população estudada. Possivelmente coletas mais regulares (quinzenais ou semanais) revelariam padrões não detectados no presente estudo; iii) Os valores pluviométricos utilizados para as análises obtidos junto a FUNCEME, por terem sido coletados em uma estação meteorológica em local diferente ao da área de estudo, podem diferir dos valores experimentados pelos animais presentes sob a copa da floresta. A instalação de pequenos coletores pluviométricos no interior da área florestada onde a espécie foi encontrada poderia resultar em informações mais precisas quanto a esta variável, podendo modificar os resultados obtidos. A ausência de relação entre as variáveis de temperatura e UR e a pluviosidade, assim como a relativa estabilidade observada destas variáveis fortalece a primeira hipótese sem, no entanto, descartar as outras.

Espécies do complexo *R. margaritifera*, em geral, parecem estar associadas principalmente a ambientes de floresta primária ou floresta secundária em avançado estágio de recuperação (DUELLMAN, 1978; TOFT, 1980a; DUELLMAN, 1979; ALLMON, 1991; CALDWELL; ARAÚJO, 2005), apesar de Dixo e Martins (2008) não terem encontrado diferenças na abundância de *R. hoogmoedi* entre o interior de fragmentos de floresta atlântica e as bordas. Apesar do potencial da presença periódica ou persistente de humanos em alterar o comportamento de espécies e o modo como as mesmas utilizam o ambiente (GARNER *et al.*, 2008), *R. hoogmoedi* parece ser tolerante à ocasional presença humana no local estudado.

Estudos comparativos são necessários para conhecer efetivamente a influência antrópica sobre a dinâmica de vida destes animais.

O período de atividade diurno observado em *R. hoogmoedi* no presente estudo, foi registrado também para outras espécies do grupo *R. margaritifera* (DUELLMAN, 1978; WELLS, 1979; TOFT, 1980a; ALLMON, 1991). O registro de indivíduos aparentemente inativos, sobre a vegetação a alturas variadas do solo, observado no presente trabalho para 22% dos indivíduos encontrados no período noturno, pode ser uma indicação do uso do estrato herbáceo-arbóreo como local de abrigo. O mesmo padrão foi registrado para *Bufo typhoni* (= *R. gr. margaritifera*) em florestas da Amazônia peruana (TOFT; DUELLMAN, 1979) e Amazônia equatoriana (DUELLMAN, 1978) e para *R. proboscidea* na Amazônia brasileira (ZIMMERMAN; BOGART, 1988). Entre estes autores, apenas Duellman (1978) apresenta dados quantitativos sobre este comportamento, afirmando que mais 90% dos indivíduos encontrados à noite estavam sobre a vegetação. Martins (1993) observou que serpentes em ambientes florestais da Amazônia utilizavam locais elevados como sítios de descanso como uma estratégia para evitar predadores terrestres e é provável que o mesmo ocorra com outros táxons, como *R. hoogmoedi*. Por outro lado, a maioria dos registros de exemplares sobre a vegetação ocorreu no mês que apresentou o 2º maior volume de precipitações (julho de 2009). Uma possível explicação, além da proteção contra predadores, é que a utilização de abrigos elevados proteja também contra o acúmulo de água no solo e as correntezas geradas por este. Os índices pluviométricos mais elevados observados na Amazônia equatoriana em relação àqueles observados em Guaramiranga podem, portanto, ser o motivo da maior proporção de indivíduos na vegetação encontrados por Duellman (1978). No entanto, mais dados empíricos são necessários para melhor avaliar esta hipótese.

O baixo percentual de indivíduos com estômago vazio (10,34%) observado na população como um todo, pode ser interpretado como um indicativo de que a espécie apresenta um balanço energético favorável, não “sofrendo” com períodos de falta de alimento (HUEY; PIANKA; VITT, 2001). A alta abundância de *R. hoogmoedi* associado a um provável balanço energético favorável levam a conclusão de que a espécie não está sofrendo de restrições competitivas quanto aos recursos alimentares.

A ausência de relação entre número de presas presentes no estômago e o CRC, observado no presente trabalho, diferiu dos resultados encontrados em outros estudos. Simon e Toft (1991) encontraram uma relação positiva entre CRC e número de itens por estômago em Bufonidae, apesar da mesma relação não se manter em outras famílias como Leptodactylidae e Microhylidae. O grande número de itens por estômago nas espécies do

grupo *R. margaritifera*, quando comparado a outros anuros (SOLEÉ *et al.*, 2002; FRANÇA; FACURE; GIARETTA, 2004; SANABRIA; QUIROGA; ACOSTA, 2005; CUELLO *et al.*, 2006; LIMA; RÖDDER; SOLÉ, 2010) deve-se ao pequeno tamanho de ácaros e formigas quando comparado com outros artrópodes (ex. Coleoptera, Orthoptera, Blattaria), exigindo que, para consumir o mesmo volume equivalente destes, o sapo precise ingerir proporcionalmente mais formigas ou ácaros (TOFT, 1995). Mesmo com o elevado número médio de presas por estômago quando comparado com a dieta de espécies generalistas (2,5 em *Leptodactylus ocellatus* - TEIXEIRA; VRCIBRADIC, 2003; 2,2 em *Atelognathus patagonicus* - CUELLO *et al.*, 2006; 3,2 em *Ischnocnema parva* - MARTINS *et al.*, 2010), *R. hoogmoedi* apresentou quase quatro vezes menos itens por estômago do que outras espécies do complexo *R. margaritifera* (Tabela 12). Talvez esta diferença seja devido ao maior tamanho médio dos indivíduos utilizados nos outros estudos. Outra alternativa é que a disponibilidade de presas em Guaramiranga seja inferior às encontradas em outras florestas pluviais, ressaltando a importância de dados acerca da dinâmica de invertebrados de folhíço em diferentes ambientes florestais.

Tabela 12 – Relação de algumas espécies do complexo *Rhinella margaritifera* mostrando o comprimento médio (CRC) dos indivíduos analisados e o número médio de itens encontrados por estômago. s.d. – Sem dado.

Espécie	Local	CRC médio (mm)	Itens/estômago	Autor (es)
<i>R. gr. margaritifera</i>	Peru (Floresta Pluvial)	41,9 ± 3,2 (chuva)	40,6 ± 9,6 (chuva)	Toft, 1980a
		51,9 ± 3,6 (seca)	40,3 ± 14,2 (seca)	
<i>R. gr. margaritifera</i>	Panamá (Floresta Pluvial)	s.d.	39,1 ± 7,9	Toft, 1981
<i>R. margaritifera</i>	Ecuador (Floresta Pluvial)	53,69 ± 2,58	40,88	Menendez-Guerrero, 2001
<i>R. gr. margaritifera</i>	Peru (Floresta Pluvial)	50,77	36,5	Parmelee, 1999
<i>R. hoogmoedi</i>	Guaramiranga, CE (Floresta Pluvial)	29,12 ± 16,05	14,33 ± 16,12	Este Estudo

A correlação positiva entre o volume e o comprimento máximo das presas e a largura bucal e CRC dos indivíduos de *R. hoogmoedi* analisados é comum entre os anuros (HIRAI; MATSUI, 2002; TEIXEIRA; VRCIBRADIC, 2003; FRANÇA *et al.*, 2004; BONANSEA; VAIRA, 2007; DIETL *et al.*, 2009). Em animais que consomem suas presas

inteiras e sem mastigar é esperado que o tamanho da boca (e conseqüentemente o tamanho do animal, uma vez que ambos estão fortemente relacionados) seja o fator limitante quanto ao tamanho máximo dos itens consumidos (HESPENHEIDE, 1973; TOFT, 1980a). Este padrão é bem conhecido em diversas espécies de répteis e anfíbios havendo, no entanto, exceções (ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2007). Considerando que formigas, em geral, são pequenas, espera-se que em animais cuja dieta seja composta principalmente por estes organismos, não houvesse tal relação entre comprimento/volume máximo da presa e tamanho do predador (TEIXEIRA-FILHO *et al.*, 2003). No entanto, Formicidae não é um grupo homogêneo onde todas as espécies apresentam o mesmo tamanho, de modo que sapos maiores vão poder ingerir formigas maiores, mesmo que a média de formigas ingeridas seja de tamanho mediano. Por outro lado, as correlações positivas do CRC com volume e comprimento mínimo, podem também, indicar uma tendência de indivíduos maiores em dispensar presas de menor tamanho. Possivelmente as presas de pequeno porte representam níveis insignificantes de energia para predadores maiores, de modo tal que energeticamente seja desfavorável consumir estas, quando poderia estar buscando presas maiores e mais “lucrativas”.

As categorias de presas de maior importância em *R. hoogmoedi* foram também as mais importantes (e na mesma ordem) em *R. scitula* no Mato Grosso (MARAGNO, 2008). Toft (1981), depois de inventariar a fauna de invertebrados de folhiço, calculou o índice de eletividade, encontrando uma alta seletividade por formigas e uma tendência em rejeitar Orthoptera, Coleoptera e outros artrópodes. Entretanto, é preciso considerar que a autora agrupou as presas em apenas 4 categorias e que o inventário de presas considerou todos os indivíduos presentes e não apenas aqueles de tamanho consumíveis pelos anuros; neste cenário é esperado que haja um viés no sentido de superestimar a quantidade de presa disponível em táxons que, em geral, atingem tamanhos “não consumíveis” pelos anuros considerados; por exemplo: Orthoptera, Coleoptera, Hemiptera, Blattodea e Araneae. Se forem considerados apenas os indivíduos acima de 20 mm, as proporções encontradas pela autora foram semelhantes com as encontradas no presente estudo, sugerindo que a alta seletividade por formigas em *R. hoogmoedi* se assemelha àquela encontrada em *B. typhonyus* (= *R. gr. margaritifera*). Esta dieta especializada em pequenos organismos altamente quitinosos (se levarmos em conta a relação de superfície-volume, Acari e Formicidae estão entre os invertebrados de folhiço mais quitinosos (SIMON; TOFT, 1991)) observada em *R. hoogmoedi* diferencia, em termos tróficos, a espécie de outras presentes na comunidade (dados não apresentados; obs. pess.).

As comparações entre as classes de tamanho revelaram que com a exceção da

primeira classe (CRC < 10 mm) os indivíduos apresentaram uma alta sobreposição de dieta, com valores de sobreposição acima de 70%. Isso deve-se à substituição de Acari por Formicidae como principal item alimentar a partir dos 15 mm, sendo esta a principal variação ontogenética quanto aos alimentos consumidos. Simon e Toft (1991) ao analisarem diferentes espécies de anuros observaram que quanto menor o indivíduo, maior a probabilidade de que ele contenha ácaros na dieta, sendo este o mesmo padrão observado para *R. hoogmoedi* no presente estudo. Alguns ácaros foram encontrados em indivíduos acima de 10 mm, mas considerando que esta categoria de presa, em geral, contribui numericamente com mais de 50% dos artrópodes de folhço em diversas localidades e, dado o seu pequeno tamanho, acredita-se que esta ingestão tenha sido acidental, como sugerido por outros autores (MENENDEZ-GUERRERO, 2001; SIMON; TOFT, 1991). Mesmo com a variação ontogenética observada na dieta de *R. hoogmoedi*, o nicho trófico da menor classe de tamanho não esteve incluído no da maior classe de tamanho, sendo este padrão o oposto do sugerido por Werner e Gilliam (1984) em seu trabalho de revisão sobre nicho alimentar. De acordo com Lima, Magnusson e Williams (2000) o grau de especialização em determinado tipo ou tamanho de presa com frequência varia em função do tamanho do predador. *B. typhonius* (= *R. gr. margaritifera*) na região Amazônica, assim como *R. hoogmoedi* no presente trabalho, apresentou uma preferência por Acari nos menores indivíduos e por Formicidae nos indivíduos maiores (LIMA, 1998; LIMA; MAGNUSSON, 1998). É importante notar que esta tendência não é uma regra dentro da família; em *Bufo japonicus*, por exemplo, Formicidae foi a presa mais representativa em jovens, com Coleoptera dominando na dieta de adultos (HIRAI; MATSUI, 2002).

Devido a limitações logísticas, não foi realizado um levantamento da disponibilidade de presas no folhço, dados estes que por certo trariam informações mais precisas sobre as interações predador-presa observadas. No entanto, é possível que tais informações não alterassem as conclusões obtidas de maneira significativa, uma vez que a diversidade de invertebrados de folhço é provavelmente similar entre as áreas neotropicais de floresta pluvial (TOFT, 1995). Assim, é possível extrapolar a relação entre alta frequência de Formicidae na dieta e alta eletividade por esta categoria observada em outros estudos para o presente estudo. Quando comparado com outras espécies da família Bufonidae, as espécie do complexo *R. margaritifera* parecem exibir um maior grau de especialização (e com maior regularidade) em Formicidae. Possivelmente, fatores filogenéticos estão associados a estes comportamentos tróficos, como tem sido demonstrado em Dendrobatidae (TOFT, 1995).

R. hoogmoedi, assim como outras espécies do complexo *R. margaritifera*,

apresentam morfologia típica de forrageadores ativos (*sensu* Toft, 1980a). Algumas características são abertura bucal relativamente reduzida, focinho afilado e locomoção principalmente por passos ao invés de saltos (Toft, 1980a, 1981). Foi detectada a presença de fragmentos de origem vegetal e mineral no interior dos estômagos analisados. Fragmentos vegetais são tipicamente relatados como de ingestão acidental na dieta de anuros (SOLÉ; PELTZ, 2007), apesar de haver espécies que selecionam estes itens ativamente (SILVA; BRITTO-PEREIRA, 2006). No presente estudo essa ingestão foi considerada acidental e associada à ingestão de formigas enquanto estas carregam folhas recém cortadas. A mesma hipótese tem sido sugerida por outros autores (LAJMANOVICH, 1994; SABAGH; CARVALHO-E-SILVA, 2008). Quanto à ingestão de matéria mineral, McCracken e Fortner (2006) relatam um caso de geofagia em *Bufo gr. margaritifera*, atribuindo este comportamento à função, dentre outras, de desintoxicação contra toxinas de formigas presentes em sua dieta. No presente estudo não foi observado uma quantidade de fragmentos minerais que justificassem tal hipótese e a ingestão desse material foi considerada acidental, sendo ingerida em conjunto com as presas capturadas diretamente sobre o solo. Em espécies “especialistas”, em geral, a dieta pode ser determinada com um menor número tamanho amostral (ROSA *et al.*, 2002; KOVACS; TOKOK, 1997). Considerando a tendência “especialista” encontrada e o tamanho amostral de 130 indivíduos, é possível afirmar que a dieta de *R. hoogmoedi* foi adequadamente avaliada.

Antes de maiores discussões sobre os resultados referentes aos índices de especialização intra-específica, é necessário que algumas observações quanto ao tipo de dados obtidos sejam feitas. Análises de conteúdo estomacal trazem informações pontuais sobre a dieta de um organismo em um dado instante no tempo (WARBURTON; RETIF; HUME, 1998) e, portanto, não representam a preferência a longo prazo do organismo avaliado (BOLNICK *et al.*, 2003; ARAÚJO *et al.*, 2007), além de representarem, de modo mais constante, as presas de difícil digestão, e não o total de presas consumidas por aquele organismo (SOLÉ; RÖDDER, 2009). A consequência destas “falhas” amostrais são os vieses de dados em que a espécie pode apresentar um índice de especialização intra-específica superior ao vivenciado por ela em seu ambiente (BOLNICK *et al.*, 2003). Dois outros fatores que podem intensificar o viés dos dados de conteúdo no sentido de super estimar os índices de especialização são presas distribuídas “em manchas” e indivíduos que suportam apenas alguns itens de presa a cada instante (SVANBÄCK; BOLNICK, 2007). Enquanto que o segundo fator não parece ser problemático (alguns indivíduos foram encontrados com até 95 itens alimentares), a premissa de homogeneidade dos recursos dificilmente é atingida. Por mais

homogênea que a floresta pareça aos olhos de um pesquisador, a percepção dos organismos nela presentes por certo será diferente. Formigas, por exemplo, tendem a ocorrer de modo agregado e esta falha metodológica foi considerada durante a interpretação dos resultados obtidos. Por outro lado, ao agrupar presas em categorias mais amplas do que as “percebidas” pelo organismo estudado, há uma tendência em subestimar o grau de especialização (SVANBÄCK; BOLNICK, 2007).

Os valores de IS foram elevados (todos $> 0,54$) em todas as classes de tamanho e na população inteira. Se os vieses explanados acima tendem a superestimar os valores obtidos, pode-se especular que em *R. hoogmoedi*, de modo geral, a especialização intra-específica não é representativa, com a utilização dos recursos tróficos pelo indivíduo refletindo àquela utilizada pela população. A seleção natural envolve procedimentos estocásticos de modo que há um “trade-off” entre benefícios e custos associados a determinada estratégia evolutiva (DARWIN, 1858). Anuros de folhço apresentam uma série de adaptações morfo-fisiológicas e comportamentais de acordo com sua estratégia de forrageio (TOFT, 1980a). Aqueles especializados em formigas, por exemplo, em geral apresentam um tamanho de boca menor para um dado comprimento corporal, são forrageadores ativos e possuem defesas químicas (TOFT, 1981).

De acordo com Toft (1995) haveria benefícios e custos associados a uma dieta especializada em Formicidae e Acari. Dentre os benefícios está à maior eficiência em energia obtida por tempo de busca através de: i) imagem de busca mais estreita; ii) morfologia adaptada para manipular pequenas presas; iii) fisiologia muscular apropriada (uma vez adquirida) para esforços contínuos; e iv) competição reduzida com outras espécies. Os custos, por outro lado, seriam: i) rejeição de presas supostamente adequadas e disponíveis por falta de uma imagem de busca e morfologia bucal adequadas, reduzindo a oferta geral de presas; ii) necessidade de um sistema digestivo apropriado para presas altamente quitinosas e, muitas vezes, tóxicas; iii) necessidade de uma musculatura apropriada para forrageio contínuo (benéfico, uma vez adquirido); e iv) maior exposição a predadores como consequência do comportamento de busca ativa. Levando isto em consideração, é esperado que espécies especializadas em um grupo particular de presas (Formicidae e Acari, por exemplo) apresentem um menor grau de especialização intra-específica, principalmente quando comparadas a espécies generalistas. Assim, pode-se perceber um “trade-off” entre a vantagem ganha com uma dieta especializada e a desvantagem de não poder expandir o espectro alimentar para consumir possíveis presas disponíveis no ambiente. Ou seja, os “custos” de uma dieta especializada em determinado tipo de presa podem acabar por suprimir variações

tróficas relacionadas com idade, estação ou sexo (TEIXEIRA-FILHO *et al.*, 2003).

Por outro lado, devido aos procedimentos matemáticos utilizados para calcular os diversos índices utilizados, o nível de especificidade ao separar as presas em categorias, como mencionado acima, terá conseqüências nos resultados obtidos. Para um mesmo conjunto de presas, uma identificação em nível de Espécie apresentará valores mais elevados de amplitude de nicho e menores valores de IS quando comparados a uma identificação feita ao nível de Ordem, de modo que quanto mais agrupadas estiverem as categorias, menores serão os valores de amplitude de nicho (PERTRAITS, 1979). Assim, a comparação entre estudos torna-se difícil dada a grande variação nas classificações de presas utilizadas pelos diferentes autores (TOFT, 1980a; ARAÚJO *et al.*, 2007; LIMA; RÖDDER; SOLÉ, 2010). Em termos práticos, se as presas são classificadas em categorias não detectadas pelo predador, os valores de amplitude de nicho e especialização intra-específica serão superestimados. Por outro lado, quando o pesquisador agrupa recursos “separáveis” pelo predador, este pode parecer mais generalista (BOLNICK *et al.*, 2002). Percebe-se, portanto, a importância de estudos de base capazes de avaliar como predadores diferenciam os recursos disponíveis em um dado ambiente. Somente com este conhecimento os índices obtidos poderão refletir do modo mais realístico os padrões observados em comunidades naturais, permitindo uma real avaliação das teorias existentes.

Durante a estação chuvosa o grau de especialização intra-específica foi significativamente maior (menor IS) do que na seca. Se, de fato, a abundância de artrópodes de folhço em Guaramiranga segue a tendência de outras áreas de floresta úmida em apresentar uma maior abundância durante a estação chuvosa (TOFT, 1980a, 1995), *R. hoogmoedi* estaria seguindo o padrão esperado pela teoria de forrageio ótimo (SCHOENER, 1971). De acordo com a teoria, indivíduos teriam uma tendência a se especializar em seus itens alimentares “favoritos” quando a oferta de alimento fosse maior (SCHOENER, 1971). Araújo *et al.* (2007) estudando variação intra-específica em quatro espécies de anuros no Cerrado encontrou um padrão similar. Por outro lado, durante a estação com menor oferta de recursos, os indivíduos passam a consumir presas “menos preferíveis”, aumentando a sobreposição com a população e diminuindo o grau de especialização intra-específica (SVANBACK; BOLNICK, 2005).

Foi detectada uma relação negativa entre os valores de IS e TNW, sendo este resultado de acordo com o esperado pela hipótese de variação de nicho (VAN VALEN, 1965). Ou seja, quanto mais amplo o nicho trófico (TNW) apresentado por determinada classe de tamanho, menor o valor de IS. Em quatro espécies de Leptodactylidae do Cerrado, o grau

de especialização intra-específica também aumentou com a ampliação do nicho populacional (ARAÚJO *et al.*, 2007). Van Valen (1965) ao estudar aves que ocorriam no continente e em ilhas deixou claro que, de acordo com os resultados obtidos em seu estudo, “não há dúvida que as espécies estudadas foram, em média, mais variáveis quanto ao nicho individual em regiões onde o nicho ocupado era mais amplo”. A informação presente até o momento indica que a relação entre diversidade/amplitude de nicho e especialização intra-específica seja um padrão geral, mantido em diferentes níveis taxonômicos.

Fatores filogenéticos podem ser mais determinantes do padrão de uso de habitat do que fatores ecológicos recentes, tais como competição e disponibilidade de presa (AFONSO, 2005). De acordo com as similaridades em dieta, períodos de atividade e abundância relativa local, é possível levantar a hipótese de que as espécies do complexo *R. margaritifera*, uma vez que atingiram condições evolutivamente “satisfatórias”, passaram a apresentar “conservação de nicho”, em que as espécies apresentam uma tendência em manter aspectos do nicho fundamental ao longo de sua distribuição geográfica e do tempo (WIENS; GRAHAM, 2005).

8. CONCLUSÕES

- *Rhinella hoogmoedi*, apesar de se alimentar de diversos artrópodes, apresenta como principais itens em sua dieta Formicidae, Acari e Coleoptera.

- A amplitude do nicho trófico de *R. hoogmoedi* foi baixa em relação à de espécies generalistas estudadas por outros autores, e não apresentou variação sazonal considerável com relação a diversidade e abundância trófica.

- Houve variação ontogenética na dieta de *R. hoogmoedi*, com indivíduos abaixo de 10 mm consumindo principalmente Acari e indivíduos maiores de 10 mm consumindo principalmente Formicidae.

- Os índices de especialização intra-específica encontrados apontam para uma baixa tendência da espécie em apresentar variação inter-individual quanto ao consumo dos recursos tróficos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRAMOFF, M.D., MAGELHAES, P.J., RAM, S.J. “Image Processing with ImageJ”. **Biophotonics International**, v. 11, n. 7, p. 36-42, 2004.
- AB’SABER, A. N. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. **Geomorfologia**, v. 43, p. 1-39, 1974.
- AFONSO, L.G. **Estrutura Temporal e Espacial de Comunidades de Anuros em Riachos de Mata na RPPN Serra do Caraça (Catas Altas, Minas Gerais)**. 2005. 66 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia de Vertebrados) – PUC- MG, 2005.
- ALANÄRÄ, A.; BURNS, M.D.; METCALFE, N.B. Intraspecific resource partitioning in brown trout: the temporal distribution of foraging is determined by social rank. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, p. 980 – 986, 2001.
- ALLMON, W.D. A plot study of forest floor litter frogs, Central Amazon, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, p. 503 – 522, 1991.
- ALMEIDA-GOMES, M.; HATANO, F.H.; VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D. Diet and microhabitat use by two Hylodinae species (Anura: Cycloramphidae) living in sympatry and syntopy in a Brazilian Atlantic rainforest area. **Iheringia**. Série Zoologia, v. 97, p. 27-30, 2007.
- ÂNGULO, ARIADNE *Rhinella hoogmoedi*. 2008 In: **IUCN 2010**. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. Disponível em: <www.iucnredlist.org>. Acesso em: 25 jan. 2011.
- ARAÚJO, M.S.; BOLNICK, D.I.; MARTINELLI, L.A.; GIARETTA, A.A.; REIS, S.F. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 848-856, 2009.
- ARAÚJO, M.S.; GUIMARÃES-JR, P.R.; SVANBÄCK, R.; PINHEIRO, A.; GUIMARÃES, P.; REIS, S.F.; BOLNICK, D.I. Network Analysis Reveals Contrasting Effects Of Intraspecific Competition on Individual VS. Population Diets. **Ecology**, v. 89, n. 7, p. 1981 – 1993, 2008.
- ARAÚJO, M.S.; MARTINS, E.G.; CRUZ, L.D.; FERNANDES, F.R.; LINHARES, A.X.; REIS, S.F.; GUIMARÃES-JR, P.R. Nested Diets: a novel pattern of individual-level resource use. **Oikos**, v. 119, p. 81 – 88, 2010.
- ARAÚJO, M.S.; REIS, S.F.; GIARETTA, A.A.; MACHADO, G.; BOLNICK, D.I. Intrapopulation Diet Variation in Four Frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. **Copeia**, v. 4, p. 855 – 865, 2007.
- ÁVILA, R.W.; PANSONATO, A.; STRUSSMANN, C. A New Species of the *Rhinella margaritifera* group (Anura: Bufonidae) from Brazilian Pantanal. **Zootaxa**, v.2339, p. 57 – 68, 2010.

- AYRES, M.; AYRES-JR, M.; AYRES, D.L.; SANTOS, A.A. **BIOSTAT – Aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas**. ONG Mamiraua. Belém, PA. 2007.
- BEARD, K.H.; ESCHTRUTH, A.K.; VOGT, K.A.; SCATENA, F.N. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 607–617, 2003.
- BECKER, C.G.; FONSECA, C.R.; HADDAD, C.F.B.; BATISTA, R.F.; PRADO, P.I. Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. **Science**, v. 318, p. 1775 - 1777, 2007.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.; HARPER, J. **Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas**. 4a ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- BERNSTEIN, R.A. Evolution of Niche Breadth in Populations of Ants. **The American Naturalist**, v. 114, n. 4, p. 533 – 544, 1979.
- BOLNICK, D. I. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of Sticklebacks. **Evolution**, v. 58, n. 3, p. 608 – 618, 2004.
- BOLNICK, D.I.; FITZPATRICK, B.M. Sympatric Speciation: Models and Empirical Evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, p. 459 – 487, 2007.
- BOLNICK, D.I. SAVANBACK, R. FORDYCE, J.A.; YANG, L.H.; DAVIS, J.M.; HULSEY, C.D.; FORISTER, M.L. The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. **American Naturalist**, v. 161, n.1, janeiro, p. 1 – 28, 2003.
- BOLNICK, D.I.; YANG, L.H.; FORDYCE, J.A.; DAVIS, J.M.; SVANBACK, R. Measuring Individual Resource Specialization. **Ecology**, v. 83, n. 10, p. 2936 – 2941, 2002.
- BONANSEA, M.I.; VAIRA, M. Geographic Variation in the Diet of *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae) in Northwestern Argentina. **Journal of Herpetology**, v. 41, n.2, p. 231 – 236, 2007.
- BORGES-NOJOSA, D. M. . Diversidade de Anfíbios e Répteis da Serra de Baturité, Ceará. In: OLIVEIRA, T.S.; ARAÚJO, F.S.. (Org.). **Diversidade e Conservação da Biota na Serra de Baturité, Ceará**. 1a. ed. Fortaleza: Edições UFC, v. 1, p. 225-247, 2007.
- BORGES-NOJOSA, D.M. & CARAMASCHI, U. Composição e Análise Comparativa da Diversidade e das Afinidades Biogeográficas dos Lagartos e Anfisbenídeos (Squamata) dos Brejos Nordestinos. In: I.R. Leal, M. Tabarelli and J. M. C. Silva (eds.), **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife. UFPE, 2003.
- BRUNO, J.F.; STACHOWICZ, J.J.; BERTNESS, M.D. Inclusion of facilitation into ecological theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 18, n. 3, p. 119 – 125, 2003.

- BULL, E.L.; HAYES, J.L. Selection of diet by metamorphic and juvenile western toads (*Bufo boreas*) in northeastern Oregon. **Herpetological Conservation and Biology**, v. 4, n.1, p. 85 – 95, 2009.
- CALDWELL, J.P. A new species of toad in the genus *Bufo* from Pará, Brazil, with an unusual breeding site. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 37, n. 26, p. 389 – 400, 1991.
- _____. The Evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). **Journal of Zoology**, v. 240, p. 75 – 101, 1996.
- CALDWELL, J.P.; ARAÚJO, M.C. Amphibian faunas of two eastern Amazonian Rainforest Sites in Pará, Brazil. **Occasional Papers: Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History**, n. 16, p. 1 – 41, 2005.
- CARAMASCHI, U.; NIEMEYER, H. Nova Espécie do Complexo de *Bufo margaritifera* (Laurenti, 1768) do Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Boletim do Museu Nacional, Sér. Zoologia**, n. 501, p. 1 – 16, 2003.
- CARAMACHI, U.; POMBAL-JR, J.P. A New Species of *Rhinella* Fitzinger, 1826 from the Atlantic Rain Forest, Eastern Brazil (AMPHIBIA, ANURA, BUFONIDAE). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 46, n. 23, p. 251 – 259, 2006.
- CASE, T.J.; GILPIN, M.E. Interference Competition and Niche Theory. **Proceedings from the National Academy of Science**, v. 71, n. 8, p. 3073 – 3077, 1974.
- CLARKE, R.D. Food Habits of Toads, Genus *Bufo* (Amphibia: Bufonidae). **American Midland Naturalist**, v. 91, n.1, p. 140 – 147, 1974.
- CONSTANTINO, R. Causas Naturais. In: Denise Marçal Rambaldi; Daniela América Suarez de Oliveira. (Org.). **Fragmentação de Ecossistemas**. 1 ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, v. 1, p. 43 – 63, 2003.
- CROSS, W.F.; BENKE, A.C. Intra- and interspecific competition among coexisting lotic snails. **Oikos**, v. 96, p. 251 – 264, 2002.
- CROSSLAND, M.R. Direct and indirect effects of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) on populations of native anuran larvae in Australia. **Ecography**, v. 23, p. 283 – 290, 2000.
- CRUMP, M. L.; HENSLEY, F. R.; CLARK, K. L. Apparent decline of the Golden Toad: underground or extinct? **Copeia**, p. 413 – 420, 1992.
- CRUMP, M.L.; SCOTT-JR, N.J. Visual Encounter Surveys. In: Heyer, W.R.; Donnely, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayec, Lee-Ann C. And Foster, M.S. (Eds), **Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians**, Washington DC: Smithsonian Institution Press, p. 97–102, 1994.
- CUELLO, M.E.; BELLO, M.T.; KUN, M.; ÚBEDA, C.A. Feeding habits and their implication for the conservation of the endangered semiaquatic frog *Atelognathus patagonicus* (Anura, Neobatrachia) in a Northwestern Patagonian pond. **Phyllmedusa**, v. 5, n.

1, p. 67 – 76, 2006.

DAMASCENO, R.P. **Uso de recursos alimentares e eletividades na dieta de uma assembléia de anuros terrícolas das dunas do médio Rio São Francisco, Bahia.** 2005. 110 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 2005.

DARWIN, C. R. **The Origin of Species by Means of Natural Selection.** New York: Random House Value Publishing Inc., 1859. 460p.

DAVIDSON, C. Declining Downwind: Amphibian Population Declines in California and Historical Pesticide Use. **Ecological Applications**, v. 14, n.6, p. 1892–1902, 2004.

DE MARCO, P. Um Longo Caminho até uma Teoria Unificada para a Ecologia. **Oecologia Brasileira**, v. 10, n.1, p. 120 – 126, 2006.

DÍAZ, M. Variability in Seed Size Selection by Granivorous Passerines: Effects of Bird Size, Bird Size Variability, and Ecological Plasticity. **Oecologia**, v. 99, n. 1 – 2, p. 1 – 6, 1994.

DIXO, M.; MARTINS, M. Are leaf-litter frogs and lizards affected by edge effects due to forest fragmentation in Brazilian Atlantic forest? **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, p. 551 – 554, 2008.

DONNELLY, M.A.; GUYER, C.; JUTERBOCK, J.E.; ALFORD, R.A. Techniques for Marking Amphibians. In: Heyer, W.R.; Donnelly, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayec, Lee-Ann C. And Foster, M.S.(Eds), **Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians**, Washington DC: Smithsonian Institution Press, p. 277 – 284, 1994.

DONOHUE, M.J.; COSTA, D.P.; GOEBEL, M.E.; BAKER, J.D. The ontogeny of metabolic rate and thermoregulatory capabilities of northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, pups in air and water. **The Journal of Experimental Biology**, v. 203, p. 1003 – 1016, 2000.

DUELLMAN, W. E., The biology of an Equatorial Herpetofauna of Amazonian Ecuador. **Miscellaneous Publications from the University of Kansas**, v. 65, p. 1 – 352, 1978.

_____. (ed.). The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal. University of Kansas Museum of Natural History Monographs, v. 7, 1979.

_____. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. **Annals from Missouri Botanic Garden**, v. 75, p. 79–104, 1988.

_____. Temporal Fluctuations in Abundances of Anuran Amphibians in a Seasonal Amazonian Rainforest. **Journal of Herpetology**, v. 29, n. 1, p. 13 – 21, 1995.

DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians.** Baltimore & London, John Hopkins University Press. , 1994.

DURÉ, M.L.; KEHR, A.I. Differential Exploitation of Trophic Resources by Two Pseudid

Frogs from Corrientes, Argentina. **Journal of Herpetology**, v. 35, n. 2, p. 340 – 343, 2001.

DURÉ, M.I.; KEHR, A.I.; SCHAEFER, E.F. Niche overlap and resource partitioning among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from Northeastern Argentina. **Phyllomedusa**, v. 8, n. 1, p. 27 – 39, 2009.

ESTEVES, K.E.; LOBÓN-CERVIÁ, J. Composition and trophic structure of a fish community of a clear water Atlantic rainforest stream in southeastern Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 62, p. 429 – 440, 2001.

FAUTH, J.E.; CROTHER, B.I.; SLOWINSKI, J.B. Elevational Patterns of Species Richness, Evenness, and Abundance of the Costa Rican Leaf-Litter Herpetofauna. **Biotropica**, v. 21 n. 2, p. 178-185, 1989.

FERREIRA, R.B.; DANTAS, R.B.; TEIXEIRA, R.L. Reproduction and ontogenetic diet shifts in *Leptodactylus natalensis* (Anura, Leptodactylidae) in southeastern Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Sér.)**, v. 22, p. 45 – 55, 2007.

FINKLER, M.S.; CULLUM, K.A. Sex-Related Differences in Metabolic Rate and Energy Reserves in Spring-Breeding Small-Mouthed Salamanders (*Ambystoma texanum*). **Copeia**, n.3, p. 824 – 829, 2002.

FOUQUET, A.; GAUCHER, P.; BLANC, M.; VELEZ-RODRIGUEZ, C.M. Description of two new species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from the lowlands of the Guiana shield. **Zootaxa**, v.1663, p. 17–32, 2007.

FRANÇA, L.F.; FACURE, K.G.; GIARETTA, A.A. Trophic and Spatial Niches of two large-sized Species of *Leptodactylus* (Anura) in Southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 39, n.3, p. 243 – 248, 2004.

FROST, D. R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.4 (8 April, 2010). Museum of Natural History, New York, USA. Disponível em: <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American>>. Acesso em: 07. fev. 2011.

FROST, D.R.; GRANT, T.; FAIVOVICH, J.; BAIN, R.H.; HAAS, A.; HADDAD, C.F.B.; 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. The Amphibian Tree of Life. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v.297, p. 1-370, 2006.

FUNDAÇÃO CEARENSE DE METEOROLOGIA (FUNCEME). Série histórica na pluviometria no município de Guaramiranga, Ceará. Disponível em: <<http://www.funceme.br/index.php/areas/tempo/download-de-series-historicas>>. Acesso em: 17 out. 2010.

FUNK, W.C.; MILLS, L.S. Potential causes of population declines in forest fragments in an Amazonian frog. **Biological Conservation** v. 111, p. 205 – 214, 2003.

- GARNER, T.W.J.; NISHIMURA, D.; ANTWI, J.; OLIVER, N. Human disturbance influences behaviour and local density of juvenile frogs. **Ethology**, v. 114, p. 1006-1013, 2008.
- GASCON, C. Amphibian Litter Fauna and River Barriers in Flooded and Non-flooded Amazonian Rain Forests. **Biotropica**, v. 28, n. 1, p. 136 – 140, 1996.
- GASTON, K.J. Global Patterns in Biodiversity. **Nature**, v. 405, p.220 – 227, 2000.
- GIACOMINI, H.C. Os Mecanismos de Coexistência de Espécies como Visto pela Teoria Ecológica. **Oecologia Brasiliensis**, v. 11, n. 4, p. 521 – 543, 2007.
- GIARETTA, A.A.; ARAÚJO, M.S.; MEDEIROS, H.F.; FACURE, K.G. Food Habits and Ontogenetic Diet Shifts of the Litter Dwelling Frog *Proceratophrys boiei* (Wied). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 15, n. 2, p. 385 – 388, 1998.
- GIARETTA, A.A.; FACURE, K.G.; SAWAYA, R.J.; MEYER, J.H.M. & CHEMIN, N. Diversity and Abundance of Litter frogs in a Montane Forest of Southeastern Brazil: Seasonal and Altitudinal Changes. **Biotropica**, v. 31, n.4, p. 669 – 674, 1999.
- GLEASON, H.A. The individualistic concept of plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, p. 7 – 26, 1926.
- GRAFE, T.U.; KAMISKY, S.K.; BITZ, J.H.; LÜSSOW, H.; LINSENMAIR, K.E. Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, *Hemismus marmoratus*: effects of climate and predation on survival and recruitment. **Oecologia**, v. 141, p. 40 – 46, 2004.
- GREDDING-JR, E.J.; HELLEBUYCK, V.J. Selection Among Five Species of Ecological Separation by Prey Central American Anuran Amphibians. **Caribbean Journal of Science**, v. 14, p. 1 – 4, 1980.
- GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **Auk**, v. 34, p. 427 – 433, 1917.
- GUNZBURGER, M.S. Habitat Segregation in two Sister Taxa of Hylid Treefrogs. **Herpetologica**, v. 63, n. 3, p. 301 – 310, 2007.
- HAMMER, O.; HARPER, D.A.T.; RYAN, P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Paleontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 1 – 9, 2001.
- HERDER, F.; FREYHOF, J. Resource partitioning in a tropical stream fish Assemblage. **Journal of Fish Biology**, v. 69, p. 571 – 589, 2006.
- HESPENHEIDE, H.A. Ecological Inferences from Morphological Data. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 4, p. 213 – 229, 1973.
- HIK, D.S. Does Risk of Predation Influence Population Dynamics? Evidence from the Cyclic Decline of Snowshoe Hares. **Wildlife Resources**, v. 22, p. 115 – 129, 1995.

HIRAI, T.; MATSUI, M. Myrmecophagy in a Ranid Frog *Rana rugosa*: Specialization or Weak Avoidance to Ant Eating? **Zoological Science**, v. 17, p. 459 – 466, 2000

HIRAI, T.; MATSUI, M. Feeding Ecology of *Bufo japonicus formosus* from the Montane Region of Kyoto, Japan. **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 4, p. 719 – 723, 2002.

HOBBS, J.P.A.; MUNDAY, P.L. Intraspecific competition controls spatial distribution and social organisation of the coral-dwelling goby *Gobiodon histrio*. **Marine Ecology Progress Series**, v. 278, p. 253 – 259, 2004.

HUBBELL, S.P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. **Coral Reefs**, v. 16, p. 9 – 21, 1997.

_____. Neutral Theory and the Evolution of Ecological Equivalence. **Ecology**, v. 87, n. 6, 2006.

HUEY, R.B.; PIANKA, E.R. Patterns of niche overlap among broadly sympatric versus narrowly sympatric Kalahari lizards (Scincidae: *Mabuya*). **Ecology**, v. 58, p. 119-128, 1977.

HUEY, R.B.; PIANKA, E.R.; VITT, L.J. How Often do Lizards “Run on Empty”? **Ecology**, v. 82, n. 1, p. 1 – 7, 2001.

HUTCHINSON, G.E. Concluding remarks- Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, v. 22, p. 415 - 427, 1957

_____. Homage to Santa Rosalia or Why are there so many kinds of animals? **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145 – 159, 1959.

INGER, R.F. Densities of floor-dwelling frogs and lizards in lowland forests of Southeast Asia and Central America. **The American Naturalist**, v.115, n.6, p. 761 – 770, 1980.

INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ (IPECE). Perfil Municipal Básico: Guaramiranga. Fortaleza, 2009. 17p.

KLAMAR, A.; CURRIE, D.J. A global model of island biogeography. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, p. 72 – 81, 2006.

KLEMOLA, T.; KOIVULA, M.; KORPIMAKI, E.; NORRDAHL, K. Small Mustelid Predation Slows Population Growth of Microtus Voles: A Predation Reduction Experiment. **Journal of Animal Ecology**, v. 66, n. 5, p. 607 – 614, 1997.

KNIGHT, R.L.; JACKMAN, R.E. Food-niche Relationships Between Great Horned Owls and Common Barn Owls in Eastern Washington. **Auk**, v. 101, p. 175 – 179, 1984.

KOVÁCS, T.; TOROK, J. Determination of Minimum Sample Size to Estimate Diet Diversity in Anuran Species. **Herpetological Journal**, v. 7, p. 43 – 47, 1997.

KREBS, C. J. **Ecological methodology**. New York: Harper and Row, 1989. 654p.

- LAJMANOVICH, R.C. Hábitos alimentarios de *Bufo paracnemis* (Amphibia, Bufonidae) em el Paraná medio, Argentina. **Revista de Hydrobiologia Tropical**, v.27, n.2, p. 107 – 112, 1994.
- LEHTINEN, R.M. Competitive interactions and distributional dynamics in two Malagasy frogs. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, pp. 569 – 576, 2005.
- LEWIS, A.C. Memory Constraints and Flower Choice in *Pieris rapae*. **Science**, v. 232, p. 863 – 865, 1986.
- LIMA, A.P. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. **Journal of Herpetology**, v. 32, n.3, p. 392 – 399, 1998.
- LIMA, A.P.; MAGNUSSON, W.E. Partitioning Seasonal Time: Interactions Among Size, Foraging Activity and Diet in Leaf-litter Frogs. **Oecologia**, v. 116, p. 259 – 266, 1998.
- LIMA, A.P.; MAGNUSSON, W.E. Does Foraging Activity Change with Ontogeny? An Assessment for Six Sympatric Species of Postmetamorphic Litter Anurans in Central Amazonia. **Journal of Herpetology**, v. 34, n.2, p. 192 – 200, 2000.
- LIMA, A.P.; MAGNUSSON, W.E.; WILLIAMS, D.G. Differences in Diet among Frogs and Lizards Coexisting in Subtropical Forests of Australia. **Journal of Herpetology**, v. 34, n.1, p. 40 – 46, 2000.
- LIMA, D.C. A Bananicultura na Área de Proteção Ambiental da Serra de Maranguape-Ceará, e suas implicações nos Ambientes Físico, Humano e na Biodiversidade. 2005. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento e Meio Ambiente) – Centro de Ciências, Universidade Federal do Ceará, 2005. 107f.
- LIMA, J.E.P.; RÖDDER, D.; SOLÉ, M. Diet of two sympatric *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae) species from a cacao plantation in southern Bahia, Brazil. **North-Western Journal of Zoology**, v. 6, n. 1, p. 13 – 24, 2010.
- LÓPEZ, J.A.; SCARABOTTI, P.A.; MEDRANO, M.C.; GHIRARDI, R. Is the red spotted green frog *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) selecting its prey? The importance of prey availability. **Revista de Biologia Tropical**, v. 57, n. 3, p. 847 – 857, 2009.
- LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I.; CALLAWAY, R.M. Rethinking Plant Community Theory. **Oikos**, v. 107, p. 433 – 438, 2004.
- LUISELLI, L. Food niche overlap between sympatric potential competitors increases with habitat alteration at different trophic levels in rain-forest reptiles (omnivorous tortoises and carnivorous vipers). **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, p. 695 – 704, 2006.
- MACARTHUR, R. Species Packing, and What Interspecies Competition Minimizes. **Proceedings from the National Academy of Science**, v. 64, pp. 1369 – 1371, 1969.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press., 1967. 203p.

- MAGNUSSON, W.E.; LIMA, A.P.; SILVA, W.A.; ARAÚJO, M.C. Use of Geometric Forms to Estimate Volume of Invertebrates in Ecological Studies of Dietary Overlap. **Copeia**, v. 2003, n. 1, pp. 13 – 19, 2003.
- MANEYRO, R.; NAYA, D.E.; ROSA, I.; CANAVERO, A.; CAMARGO, A. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (ANURA, Leptodactylidae) in Uruguay. **Iheringia**, Série. Zoologia., Porto Alegre, v. 94, n.1, p. 57 – 61, 2004.
- MANEYRO, R.; ROSA, I. Temporal and Spatial Changes in the Diet of *Hyla pulchella* (Anura, Hylidae) in Southern Uruguay. **Phyllomedusa**, v. 3, n. 2, p. 101 – 113, 2004.
- MARAGNO, F.P. **Uso do Micro-habitat e Dieta de *Rhinella scitula* Caramaschi e Nyemayer, 2003 (Anura: Bufonidae) no Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.** 2008. 50f. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - UFMG, 2008.
- MARGALEF, R. **Ecologia**. Barcelona: Ômega, 1977. 951p.
- MARTINS, A.C.J.S.; KIEFER, M.C.; SIQUEIRA, C.C.; VAN SLUYS, M.; MENEZES, V.A.; ROCHA, C.F.D. Ecology of *Ischnocnema parva* (Anura: Brachycephalidae) at the Atlantic Rain Forest of Serra de Concórdia, state of Rio de Janeiro, Brazil. **Zoologia**, v.27, n. 2, p. 201 – 208, 2010.
- MARTINS, F.R.; SANTOS, F.A.M. Técnicas usuais de estimativa da biodiversidade. **Revista Holos 1** (edição especial), p. 236-267. 1999.
- MARTINS, M. Why do Snakes Sleep on the Vegetation in Central Amazonia? **Herpetological Review**, v. 24, n. 3, p. 83 – 84, 1993.
- McCRACKEN, S.F.; FORSTNER, M.R.J. *Bufo margaritifer*: Geophagy. **Herpetological Review**, v. 37, n. 2, 2006.
- McDIARMID, R.W. Preparing Amphibians as Scientific Specimens. In: Heyer, W.R.; Donnely, M.A.; McDiarmid, R.W.; Hayec, Lee-Ann C. And Foster, M.S. (eds). **Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians**. Washington DC: Smithsonian Institution Press, p. 289 – 297, 1994.
- MEASEY, G.J. Terrestrial Prey Capture in *Xenopus laevis*. **Copeia**, n.3, p. 787 – 791, 1998.
- MENDONZA-ESTRADA, L.J.; LOPEZ, R.L.; CASTRO-FRANCO, R. Dieta de *Lithobates zweifeli* (HILLIS, FROST y WEBB 1984) (ANURA: RANIDAE) em um Rio Estacional Del Centro de México. **Acta Zoológica Mexicana**, v. 24, n. 1, p. 169 – 197, 2008.
- MENÉNDEZ-GUERRERO, P.A. **Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní em la Amazonía Ecuatoriana.** Dissertação, Quito, Ecuador, 173pp, 2001.
- MENIN, M.; RODRIGUES, D.J.; LIMA, A.P. The tadpole of *Rhinella proboscidea* (Anura: Bufonidae) with notes on adult reproductive behavior, **Zootaxa**, v.1258, p. 47–56, 2006.
- MENIN, M.; ROSSA-FERES, D.; GIARETTA, A.A. Resource use and coexistence of two

syntopic hylid frogs (Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, p. 61 – 72, 2005.

MERCÊS, E.A.; JUNCA, F.A.; CASAL, F.S.C. Girinos de três espécies do gênero *Rhinella* Fitzinger, 1826 (Anura – Bufonidae) ocorrentes no estado da Bahia, Brasil. **Sitientibus**, série Zoologia, v. 9, n. 2 – 3, p. 133-138, 2009.

MOLLOV, I.A. Sex Based Differences in the Trophic Niche of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Anura) from Bulgaria. **Acta Zoologica Bulgarica**, v. 60, n. 3, p. 277 – 284, 2008.

NORRDAHL, K.; KORPIMÄKI, E. The impact of predation risk from small mustelids on prey population. **Mammal Review**, v. 30, p. 147 – 156, 2000.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist**, v. 100, p. 65 – 75, 1966.

PARMELEE, J.R. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. **Scientific Papers of the Natural History Museum The University of Kansas**, v. 11, p. 1–59, 1999.

PELTZER, P.M; LAJMANOVICH, R.C.; CACIVIO, P.M. Diet of *Phyllomedusa hypochondrialis azurea* Cope, 1882 (Anura: Hylidae) in temporary ponds of Chaco, Argentina. **Bulletin de la Société Herpétologique de France**, v. 93, p. 5 – 11, 2000.

PETRAITS, P.S. Likelihood Measures of Niche Breadth and Overlap. **Ecology**, v. 60, n. 4, p. 703 – 710, 1979.

PIANKA, E.R. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. **The American Naturalist**, v.100, n.910, p. 33 – 46, 1966.

_____. Niche overlap and diffuse competition. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, USA, v. 71, p. 2141 – 2145, 1974.

_____. **Evolutionary Ecology**. 5a edição. New York: HarperCollins College Publishers, 1994. 486p.

PINKAS, L.; OLIPHANT, M. S. & IVERSON, Z. L. Food habits of albacore bluefin, tuna and bonito in California waters. **California Department of Fish and Game Bulletin**, La Jolla, v. 152, p. 1-350, 1971.

POLIS, G.A. Age Structure Component of Niche Width and Intraspecific Resource Partitioning : Can Age Groups Function as Ecological Species? **The American Naturalist**, v. 123, n. 4, p. 541 – 564, 1984.

POUGH, F. H.; ANDREWS, R. M.; CADLE, J. E.; CRUMP, M.L.; SAVITZKY, A. H.; WELLS, K. D. **Herpetology**. New Jersey: Prentice Hall, 1998. 577p.

POULIN, B.; LEFEBVRE, G.; IBÁÑEZ, R.; JARAMILLO, C.; HERNÁNDEZ, C.; RAND, S. Avian Predation Upon Lizards and Frogs in a Neotropical Forest Understory. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, p. 21 – 40, 2001.

PRAMUK, J.B.; ROBERTSON, T.; SITES-JR, J.W.; NOONAN, B.P. Around the World in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). **Global Ecology and Biogeography**, p. 1 – 11, 2007.

QUINET, Y.; HITES, N.; BISEAU, J.C. Formigas (Hymenoptera: Formicidae) da Serra de Baturité, Ceará. In: OLIVEIRA, T.S.; ARAÚJO, F. S. (Org.). **Diversidade e Conservação da Biota na Serra de Baturité, Ceará**. Fortaleza: Edições UFC, p. 251-271, 2007.

QUIROGA, L.B.; SANABRIA, E.A.; ACOSTA, J.C. Size- and Sex-Dependent Variation in Diet of *Rhinella areanarum* (Anura: Bufonidae) in a Wetland of San Juan, Argentina. **Journal of Herpetology**, v. 43, n. 2, p. 311 – 317, 2009.

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

RODRIGUES, M. T. Herpetofauna da caatinga. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Org.). **Ecologia e conservação da caatinga**. Recife: Ed. UFPE. 2003.

ROSA, I.; CANAVERO, A.; MANEYRO, R.; NAYA, D.E.; CAMARGO, A. Diet of Four Sympatric Anuran Specimens in a Temperate Environment. **Boletín de la Sociedad de Zoología de Uruguay**, v. 13, pp. 12 – 20, 2002.

RUEFFLER, C.; DOOREN, T.J.M.V.; LEIMAR, O.; ABRAMS, P.A. Disruptive selection and than what? **TRENDS in Ecology and Evolution**, v. 21, n. 5, p. 238 – 245, 2006.

SABAGH, L.T.; CARVALHO-E-SILVA, A.M.P.T. Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 25, n. 2, p. 247 – 253, 2008.

SANABRIA, E.A.; QUIROGA, L.B.; ACOSTA, J.C. Dieta de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) em un humedal del oeste de Argentina. **Revista Peruana de Biología**, v.12, n. 3, p. 472 – 477, 2005.

SANTANA, A.S.; JUNCÁ, F.A. Diet of *Physalaemus* cf. *cicada* (Leptodactylidae) and *Bufo granulatus* (Bufonidae) in a semideciduous forest. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 1, p. 125 – 131, 2007.

SANTOS, E.M.; ALMEIDA, A.V.; VASCONCELOS, S.D. Feeding habits of six anuran (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in northeastern Brazil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 94, n. 4, p. 433-438, 2004.

SBH. Lista de espécies de anfíbios do Brasil. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Disponível em: <[http:// www.sbherpetologia.org.br/checklist/checklist_brasil.asp](http://www.sbherpetologia.org.br/checklist/checklist_brasil.asp)>. Acesso em: 10 fev. 2011.

SCHOENER, T.W. The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. **Ecology**, v. 49, n. 4, p. 704 – 726, 1968.

_____. Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. **Ecology**, v. 51, n. 3, p. 408 – 418, 1970.

_____. Theory of Feeding Strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 2, p. 369 – 404, 1971.

SHINE, R. Intersexual Dietary Divergence and the Evolution of Sexual Dimorphism in Snakes. **The American Naturalist**, v. 138, n.1, p. 103 – 122, 1991.

SILVA, H.R.; BRITTO-PEREIRA, M.C. How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). **Journal of Zoology**, v. 270, p. 692 – 698, 2006.

SILVANO, D.L.; SEGALLA, M.V. Conservação de Anfíbios no Brasil. **Megadiversidade**, v.1, n.1, p. 79 – 86, 2005.

SIMON, M.P.; TOFT, C.A. Diet Specialization in Small Vertebrates: Mite-Eating in Frogs. **Oikos**, v. 61, n. 2, p. 263 – 278, 1991.

SMITH, A.C. Interspecific differences in prey captured by associating saddleback (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*Saguinus mystax*) tamarins. **Journal of Zoology**, v. 251, p. 315 – 324, 2000.

SMITH, C.C.; BRAGG, A.N. Observations on the Ecology and Natural History of Anura, VII. Food and Feeding Habits of the Common Species of Toads in Oklahoma. **Ecology**, v. 30, p. 333 – 349, 1949.

SMITH, T.B; SKÚLASON, S. Evolutionary Significance of Resource Polymorphisms in Fishes, Amphibians, and Birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 111 – 133, 1996.

SOLÉ, M.; BECKMANN, O.; PELZ, B.; KWET, A.; ENGELS, W. Stomach-flushing for diet analysis in Anurans: an improved protocol evaluated in a case study in Araucaria Forests, Southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 40, n.1, p. 23 – 28, 2005.

SOLÉ, M.; DIAS, I.R.; RODRIGUES, E.A.S.; MARCIANO-JR, E.; BRANCO, S.M.J.; CAVALCANTE, K.P.; RÖDDER, D. Diet of *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) from a cacao plantation in southern Bahia, Brazil. **Herpetology Notes**, v.2, p. 9 – 15, 2009.

SOLÉ, M.; KETTERL, J.; DI-BERNARDO, M.; KWET, A. Ants and Termites are the diet of the microhylid frog *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) at an Araucaria forest in Rio Grande do Sul, Brazil. **Herpetological Bulletin**, v. 79, p. 14 – 17, 2002.

SOLÉ, M.; PELZ, B. Do male tree frogs feed during the breeding season? Stomach flushing of five syntopic hylid species in Rio Grande do Sul, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 41, p. 2757 – 2763, 2007.

SOLÉ, M.; RÖDDER, D. Dietary assessments of adult amphibians. In: C. Kenneth Dodd, Jr.(Org.) –**Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques**. 1 ed. Oxford: Oxford University Press, p. 167-184, 2009.

STRÜSSMANN, C.; VALE, M.B.R.; MENEGHINI, M.H.; MAGNUSSON, W.E. Diet and Foraging Mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. **Journal of Herpetology**, v. 18, n.2, p. 138 – 146, 1984.

STUART, S.N.; CHANSON, J.S.; COX, N.A.; YOUNG, B.E.; RODRIGUES, A.S.L.; FISCHMAN, D.L.; WALLER, R.W. Status and Trends of Amphibian Declines and Extinction Worldwide. **Science**, v. 306, p. 1783-86, 2004.

SUAZO-ORTUÑO, I.; ALVARADO-DÍAZ, J.; RAYA-LEMUS, E.; MARTINEZ-RAMOS, M. Diet of the mexican marbled toad (*Bufo marmoratus*) in conserved and disturbed tropical dry forest. *The Northwestern Naturalist*, v. 52, n. 2, p. 305 – 309, 2007.

SUTER, R.B. Intersexual competition for food in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela* (Aranae, Linyphiidae). **Journal of Arachnology**, v. 13, p. 61 – 70, 1985.

SWANSON, B.O.; GIBB, A.C.; MARKS, J.C.; HENDRICKSON, D.A. Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. **Ecology**, v. 84, n.6, pp. 1441 – 1446, 2003.

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D.I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research**, v. 7, p. 993 – 1012, 2005.

SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D.I. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. **Proceedings of the Royal Society**, v. 274, p. 839 – 844, 2007.

SZEIBEL, N.B.; CITREA, L.; MEMETEA, A.; JURJ, N.; CONDURE, N. Feeding Ecology of the *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) in Dobromir, Romania. **Bihorean Biologist**, v.2, p. 27 – 37, 2008.

SZILAGYI, A.; MESZÉNA, G. Limiting similarity and niche theory for structured populations. **Journal of Theoretical Biology**, v. 258, p. 27 – 37, 2009.

TABARELLI, M.; MELO, M.D.; LIRA, O.C. Nordeste; Piauí; Ceará; Rio Grande do Norte; Paraíba; Pernambuco e Alagoas: O Pacto Murici. In: Maura Campanili; Miriam Prochnow. (Org.). **Mata Atlântica: uma rede pela floresta**. São Paulo: Athalaia Gráfica e Editora Ltda., p. 149-164, 2006.

TEIXEIRA, R.L.; COUTINHO, E.S. Hábito alimentar de *Proceratophrys boei* (Wied) (Amphibia, Anura, Letodactylidae) em Santa Teresa, Espírito Santo, sudeste do Brasil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Ser.)**, v.14: 13 – 20, 2002.

- TEIXEIRA, R.L.; SCHNEIDER, J.A.P.; GIOVANELLI, M. Diet of the toad *Bufo granulatus* (Amphibia, Bufonidae) from sandy Coastal Plain in Southeastern Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (N. Ser.)**, v. 10, p. 29 – 31, 1999.
- TEIXEIRA, R.L.; VRCIBRADIC, D. Diet of *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) from coastal lagoons of southeastern Brazil. **Cuadernos de Herpetología**, v. 17, n. 1 – 2, p. 111 – 118, 2003.
- TEIXEIRA-FILHO, P.F.; ROCHA, C.F.D.; RIBAS, S.C. Relative Feeding Specialization May Depress Ontogenetic, Seasonal, and Sexual Variations in Diet: The Endemic Lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n. 2, p. 321 – 328, 2003.
- TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, p. 10854 – 10861, 2004.
- TOFT, C.A.(a) Feeding Ecology of Thirteen Syntopic Species of Anurans in a Seasonal Tropical Environment. **Oecologia (Berl.)**, v. 45, p. 131 – 141, 1980.
- _____.(b) Seasonal Variation in Populations of Panamanian Litter Frogs and Their Prey: A Comparison of Wetter and Drier Sites. **Oecologia (Berl.)**, v. 47, p. 34 – 38, 1980.
- _____. Feeding Ecology of Panamanian Litter Anurans: Patterns in Diet and Foraging Mode. **Journal of Herpetology**, v. 15, n. 2, Abril, pp. 139 – 144, 1981.
- _____. Evolution of Diet Specialization in Poison-Dart Frogs (Dendrobatidae). **Herpetologica**, v. 51, n. 2, p. 202 – 216, 1995.
- TOFT, C.A.; DUELLMAN, W.E. Anurans of the lower Río Llullapichis, Amazonian Perú: A Preliminary Analysis of Community Structure. **Herpetologica**, v.35, n.1, p. 71 – 77, 1979.
- TOLEDO, L.F. Predation of Juveniles and Adult Anuran by Invertebrates: Current Knowledge and Perspectives. **Herpetological Review**, v. 36, n. 4, p. 395 – 400, 2005.
- VALDERRAMA-VERNAZA, M.; RAMÍREZ-PINILLA, M.P.; SERRANO-CARDOZO, V.H. Diet of the Andean Frog *Ranitomeya virolinesis* (Athesphatanura: Dendrobatidae). **Journal of Herpetology**, v. 43, n. 1, p. 114 – 123, 2009.
- VAN SLUYS, M.; ROCHA, C.F.D. Feeding habits and microhabitat utilization by two syntopic Brazilian Amazonian frogs (*Hyla minuta* and *Pseudopaludicola* sp. (gr. *falcipes*)). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 559 – 562, 1998.
- VAN SLUYS, M.; VRCIBRADIC, D.; ALVES, M.A.S.; BERGALLO, H.G.; ROCHA, C.F.D. Ecological parameters of the leaf-litter frog community of an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro state, Brazil. **Austral Ecology**, v. 32, p. 254–260, 2007.
- VAN VALEN, L. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. **The American Naturalist**, v. 99, n. 908, p. 377 – 390, 1965.

VAZ-SILVA, W.; FROTA, J.G.; PRATES-JUNIOR, P.H.; SILVA, J.S.B. Dieta de *Lysapsus laevi* Parker, 1935 (Anura: Hylidae) do médio Rio Tapajós, Pará, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUC-RS, Ser. Zool.**, v. 18, n.1, p. 3 – 12, 2005.

VIA, S. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. **TRENDS in Ecology and Evolution**, v. 16, n. 7, p. 381 – 390, 2001.

VOLKOV, I.; BANAVAR, J.R.; HUBBELL, S.P.; MARITAN, A. Neutral Theory and relative species abundance in ecology. **Nature**, v. 424, p. 1035 – 1037, 2003.

VONESH, J.R. Patterns of Richness and Abundance in a Tropical African Leaf-litter Herpetofauna, **Biotropica**, v. 33, n.3, p. 502 – 510, 2001.

WANG, Y.; WANG, Y.; LU, P.; ZHANG, F.; LI, Y. Diet Composition of post-metamorphic bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in the Zhousan archipelago, Zhejiang Province, China. **Front. Biology in China**, v.3, n.2, p. 219 – 226, 2008.

WARBURTON, K.; RETIF, S.; HUME, D. Generalists as sequential specialists: diets and prey switching in juvenile silver perch. **Environmental Biology of Fishes**, v. 51, pp. 445 – 454, 1998.

WATANABE, S.; NAKANISHI, N.; IZAWA, M. Seasonal Abundance in the Floor-dwelling frog fauna on Iriomote Island of the Ryukyuu Archipelago, Japan. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, p. 85-91, 2005.

WATLING, J.I.; DONNELLY, M.A. Seasonal patterns of reproduction and abundance of leaf-litter frog in a Central America rainforest. **Journal of Zoology**, v. 258, pp. 269 – 275, 2002.

WEBSTER, M.S.; HIXON, M.A. Mechanisms and individual consequences of intraspecific competition in a coral-reef fish. **Marine Ecology Progress Series**, v. 196, p. 187 – 194, 2000.

WELLS, K.D. The Social Behavior of Anuran Amphibians. **Animal Behavior**, v. 25, pp. 666 – 693, 1977.

WELLS, K.D. Reproductive Behavior and Male Mating Success in a Neotropical Toad, *Bufo typhonius*. **Biotropica**, v. 11, n. 4, p. 301 – 307, 1979.

WELLS, K.D. **The Ecology and Behavior of Amphibians**, The University of Chicago Press, 2007. 1148p.

WERNER, E.E.; GILLIAM, J.F. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 393 – 425, 1984.

WERNER, T.K.; SHERRY, T.W. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin's Finch” of Cocos Island, Costa Rica. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 84, p. 5506 – 5510, 1987.

- WEST, L. Interindividual Variations in Prey Selection by the Snail *Nucella* (= *Thais*) *emarginata*. **Ecology**, v. 67, n. 3, p. 798 – 809, 1986.
- WIENS, J.J.; GRAHAM, C.H. Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology and Conservation Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, pp. 519 – 539, 2005.
- WILLSON, M.F. Avian Niche Size and Morphological Variation. **The American Naturalist**, v. 103, n. 933, p. 531 – 542, 1969.
- WISE, D.H. Cannibalism, Food Limitation, Intraspecific Competition, and the Regulation of Spider Populations. **Annual Review in Entomology**, v. 51, p. 441 – 465, 2005.
- YILMAZ, Z.C.; KUTRUP, B. Seasonal changes in the diet of *Rana catesbeiana* Pallas, 1771 (Anura: Ranidae) from the Gorele River, Giresun, Turkey. In: VENCES, M.; KÖHLER, J.; ZIEGLER, T.; BÖHME, W. (eds): **Herpetologia Bonnensis II**, pp. 201 – 204, 2006.
- ZAR, J.H. **Biostatistical Analysis**. 3a ed, New Jersey: Prentice-Hall, Inc. 1996.
- ZARET, T.M.; RAND, A.S. Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle. **Ecology**, v. 52, n. 2, p. 336 – 342, 1971.
- ZHENG-JUN, W.; YI-MING, L.; YAN-PING, W. A comparison of stomach flush and stomach dissection in diet analysis of four frog species. **Acta Zoologica Sinica**, v. 53, n. 2, p. 364 – 372, 2007.
- ZIMMERMAN, B.L.; BOGART, J.P. Ecology and Calls of Four Species of Amazonian Forest Frogs. **Journal of Herpetology**, v. 21, n.1, p.97 – 108, 1988.