

Universidade de Brasília

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

**Ecologia alimentar de uma taxocenose de anuros terrestres no
Brasil Central**

Thiago Marques Pinto

Orientador: Prof. Dr. Reuber Albuquerque Brandão

Brasília - DF

2011

Universidade de Brasília

Instituto de Biologia

Programa de Pós-graduação em Biologia Animal

Ecologia alimentar de uma taxocenose de anuros terrestres no Brasil Central

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade de
Brasília como parte dos requisitos
necessários para a obtenção do título
de mestre em Biologia Animal

Orientador: Prof. Dr. Reuber Albuquerque Brandão

Brasília – DF

2011

Trabalho realizado com o apoio financeiro da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de
Nível Superior (CAPES).

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Adrian Antônio Garda
(Membro externo)

Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli
(Membro interno)

Prof. Dr. Cristiano Nogueira
(Suplente)

Prof. Dr. Reuber Albuquerque Brandão
(Orientador)

Aos meus pais,
Geraldo e Carmen,
que me apoiaram durante
todo o caminho.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus, aos meus pais (Geraldo e Carmen) por todo o suporte durante os meus estudos, aos meus irmãos (Lucas e Thaise) pela companhia durante todos esses anos, aos meus primos (Diego e Yuri) por sempre estarem por perto e disponíveis em Brasília e a toda minha família por estar presente também.

Ao meu orientador (Reuber) pela coleta dos espécimes, por todo o acompanhamento, aconselhamento e sugestões valiosas. Ao professor Guarino pelos comentários construtivos. Ao professor Cristiano pela revisão do projeto. Aos professores do IB que ajudaram na minha formação. A todo o pessoal do Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação da UnB (Letícia, Fagno, Guilherme, Daniel, Renata...) pelo auxílio em etapas do trabalho e conversas proveitosas, principalmente ao Fagno pela revisão do texto. Ao pessoal da CHUNB (Almir, Fabricius, Marcela, Marcella, Renan, Davi, Roger, Gabriel, Guth, Tais, Joseana, Jéssica...) pela companhia durante os anos de estudo, e especialmente Bernardo, Laís e Isis pelo auxílio nas análises estatísticas e revisão do texto. Ao Pedro e a Isis pelo mapa da estação. A Juliana pelo carinho e incentivo aos meus estudos. Ao André pelos conselhos durante o curso.

Ao meu ex-orientador e professor, Gabriel Skuk (*in memoriam*), por todos os ensinamentos em Zoologia, Ecologia e Evolução, conselhos em outras esferas da vida e pela companhia durante os anos de graduação.

Agradeço a CAPES pelo apoio financeiro e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela estrutura fornecida.

“We are face to face with a process
which may be called the selection
of the environment by the animal,
as opposed to the natural selection
of the animal by the environment”.

(Charles Elton)

CONTEÚDO:

Capítulo 1 – Dieta e estrutura de uma taxocenose de anuros terrestres no Brasil Central	9
Resumo	9
Introdução	10
Material e métodos.....	15
Área de estudo.....	15
Espécies estudadas	16
Métodos	18
Resultados	23
Descrição da dieta	23
Riqueza da dieta da taxocenose	25
Sobreposição de Nicho	27
Relação entre o comprimento da presa e a morfometria dos anuros.....	27
Relação entre a raiz cúbica do volume das presas e a morfometria dos anuros.....	28
Correspondência canônica	29
Discussão	30
Conclusões	35
Referências Bibliográficas	37
Tabelas	46
Figuras	54
Capítulo 2 – Dieta e dimorfismo sexual em três espécies de anuros terrestres do Brasil Central	64
Resumo	64
Introdução	65
Material e métodos.....	68
Resultados	71
Dimorfismo sexual no tamanho e forma do corpo	71
Comprimento da presa e largura da mandíbula por sexo.....	72
Tamanho corporal e volume das presas por sexo.....	73
Dimorfismo sexual no comprimento e volume das presas.....	74
Discussão	75

Dimorfismo Sexual no Tamanho Corporal.....	75
Dimorfismo Sexual na Dieta.....	79
Conclusões.....	81
Referências Bibliográficas.....	81
Tabelas.....	87
Figuras.....	93

Capítulo 1 – Dieta e estrutura de uma taxocenose de anuros terrestres no Brasil Central

Resumo

A dieta é um importante eixo do nicho ecológico de uma espécie, portanto, a estrutura de uma comunidade é baseada principalmente nas formas com que os recursos alimentares são partilhados entre as espécies coexistentes. No entanto, poucos trabalhos investigaram o papel do uso de recursos alimentares na estruturação de comunidades de anuros. Este capítulo aborda a ecologia alimentar de seis espécies de anuros terrestres pertencentes a uma taxocenose do Cerrado. O objetivo principal do trabalho foi verificar a existência de estrutura na taxocenose com base na dieta das espécies, considerando a sobreposição dos nichos alimentares e com base na distribuição de tamanho entre as espécies. As espécies utilizadas no trabalho (*Physalaemus cuvieri*, *P. centralis*, *Elachistocleis cesarii*, *Leptodactylus latrans*, *L. furnarius* e *L. fuscus*) pertencem a uma taxocenose na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal. As espécies de *Physalaemus* tiveram uma dieta especialista, ingeriram grande quantidade de cupins (alados) e formigas, mas também outras ordens oportunisticamente. *E. cesarii* apresentou uma dieta especialista em formigas (Formicidae). *L. latrans* e *L. fuscus* apresentaram uma dieta generalista, ingeriram principalmente presas grandes e móveis (Orthoptera, Coleoptera, Hemiptera e Blattaria), *L. furnarius* foi a espécie mais generalista entre as estudadas alimentando-se praticamente de todos os itens alimentares considerados. Não foi encontrada estrutura na taxocenose, a sobreposição de nicho observada foi maior que a esperada ao acaso. As espécies de *Physalaemus* apresentaram a maior sobreposição de nicho e a menor sobreposição foi entre *E. cesarii* e *L. furnarius*. Houve relação entre o comprimento e volume das presas e as medidas morfométricas dos anuros, com exceção de *E. cesarii*, onde essa relação não ficou clara. A análise de correspondência canônica não encontrou relação entre a abundância dos tipos de presas consumidos na dieta e a morfometria de cada espécie de anuro. As espécies da taxocenose partilham os recursos, com uma sobreposição observada alta, mas as diferenças na morfometria entre as espécies não determinam segregações de nicho alimentar.

Introdução

O Cerrado possui uma fauna de anuros muito rica e diversificada. Um levantamento prévio no Distrito Federal relacionou 42 espécies, um número maior que outras regiões ao sul e com riqueza considerável para ambientes florestados (Brandão & Araújo, 2001). Uma compilação mais recente sugere a ocorrência de 142 espécies de anfíbios no domínio fitogeográfico, sendo 46 endêmicas (Bastos, 2007). A maioria dessas espécies possui informações escassas sobre história natural e relações ecológicas nas comunidades. De acordo com estudos recentes, novas espécies poderão ser descritas, principalmente nas áreas mais ao norte desse bioma, que estão mais preservadas (Diniz-Filho *et al* 2005; Brandão & Araújo 2001; Bastos 2007). A heterogeneidade espacial do Cerrado tem sido utilizada para explicar a riqueza e distribuição local da anurofauna, visto que o mosaico de habitats contrastantes, abertos e florestais, úmidos e secos, cria condições variadas de recursos, que podem ser exploradas por um grande número de anuros (Brandão & Araújo 2001; Colli *et al* 2002; Oda *et al* 2009).

A Região Neotropical, incluindo o Cerrado, abriga as maiores diversidades de espécies de anfíbios anuros conhecidas (Crump 1971, 1974; Duellman 1978, 1988, 1999; Heyer *et al*, 1990; Bertolucci 1998). Quando estão se reproduzindo, as espécies que apresentam modos reprodutivos dependentes da água acumulada se encontram em habitats aquáticos adequados à deposição de ovos e ao desenvolvimento dos girinos. A disponibilidade de ambientes aquáticos atua como fator limitante da reprodução. Nesses habitats, formam-se agregações, o que favorece a existência de interações intra e interespecíficas (Bertolucci & Rodrigues 2002). Essas agregações são conhecidas como taxocenoses (Crump 1974, 1982). Além da utilização diferencial dos

habitats aquáticos, as espécies geralmente segregam sítios de vocalização e de desova, apresentando pouca ou nenhuma sobreposição (Dixon & Heyer 1968; Crump 1971; Hödl 1977 1990; Cardoso *et al* 1989).

Em anuros, o uso diferenciado de recursos foi considerado como um mecanismo para evitar competição interespecífica (Crump 1982; Cardoso *et al* 1989), ou faz parte de diferentes necessidades específicas (Eterovick & Sazima 2000; Ernst & Rodel 2006). Porém, recursos compartilhados podem incluir sítios de vocalização, sítios de oviposição, territórios e períodos de atividade (Hodl 1977; Cardoso & Haddad 1992; Pombal 1997). Diferentes modos reprodutivos podem ocorrer entre espécies de anuros simpátricas (Duellman 1989) e facilitar a partição de recursos (Crump 1982), de tal modo que a disponibilidade de locais para reprodução pode ser o fator mais importante na determinação da distribuição das espécies (Zimmerman & Bierregaard 1986; Ernst & Rodel 2006).

Além da segregação dos sítios de vocalização e de desova, a dieta é mais uma dimensão do nicho ecológico que pode ser partilhada pelas espécies de uma taxocenose (Lima & Magnusson 1998). Muitas espécies de anuros capturam presas em proporções diferentes daquelas encontradas na serrapilheira, sugerindo que selecionam suas presas ou que possuem especializações para determinados itens alimentares (Lima & Moreira 1993). Algumas espécies ingerem artrópodes de corpo rígido e de movimentos lentos, tais como formigas e ácaros (Simon & Toft 1991). Outras adquirem artrópodes de corpo mole e de movimentos rápidos, como ortópteros e grandes aranhas. Espécies generalistas capturam presas em proporções não significativamente diferentes daquelas encontradas na serrapilheira (Toft 1980). Dentre as espécies especialistas, o tamanho do corpo está correlacionado com o tamanho da presa ingerida

(Toft 1980). O comportamento de forrageio e de defesa do predador também está correlacionado com o tipo e tamanho da presa capturada. Especialistas em formigas tendem a ser venenosos e forrageadores ativos, adquirindo muitas pequenas presas por dia, enquanto espécies não especialistas em formigas são crípticos, forrageadores senta-espera que capturam poucas presas de grande tamanho por dia (Toft 1980).

Os anuros terrestres utilizam principalmente artrópodes na dieta (Toft 1980), mas a importância de cada tipo de presa artrópode varia entre as espécies. Vários estudos mostraram relação entre o tamanho do corpo do anuro e o tamanho das presas ingeridas, sugerindo que o uso diferenciado destas possa favorecer a partilha dos recursos pelas espécies (Toft 1980, 1981 1995; Lima & Moreira 1993; Vitt & Caldwell 1994; Caldwell 1996).

O tamanho do corpo dos anfíbios tem um importante papel na seleção de presas. Pequenas espécies não podem utilizar presas do mesmo tamanho que as espécies grandes. Um estudo com oito espécies de Bufonidae de folhiço do norte da floresta Amazônica mostrou que tamanho do corpo e tamanho da presa são relacionados (Caldwell & Vitt 1999). A relação entre tamanho da presa e tamanho do corpo do anfíbio também difere entre espécies (Caldwell & Vitt 1999). Sapos especialistas em formigas tendem a utilizar presas relativamente menores do que espécies não-especialistas em formigas (Toft 1980; Caldwell 1996; Vitt & Zani 1996). Além disso, sapos especialistas em formigas utilizam maior número de presas.

Regressões entre o tamanho corporal de um anuro e de medidas de sua cabeça em relação ao comprimento das presas mostraram relações positivas significativas (Maneyro *et al.* 2004). Este fato pode ser interpretado como uma mudança ontogenética na dieta. Esta mudança já foi descrita em alguns leptodactídeos da Amazônia (Lima & Magnusson 2000). As mudanças

ontogenéticas na dieta podem ser explicadas pelo tipo e tamanho das presas (Lima & Magnusson 2000). Lajmanovich (1996) sugeriu que essas mudanças podem estar correlacionadas com mecanismos de dispersão das espécies, pois os anuros adultos podem se mover para ambientes terrestres com maior disponibilidade de presas. Devem haver flutuações na composição da dieta de um indivíduo entre as classes de itens alimentares de acordo com a disponibilidade de itens no ambiente (Maneyro *et al.* 2004) e esta flutuação pode ser bem marcada em ambientes fortemente sazonais, como o Cerrado.

Ainda existe um debate sobre como as comunidades estão estruturadas, com várias opiniões distintas (Ernst & Rodel 2006). Tanto as teorias de competição interespecífica (Huisman & Weissing 1999; Chesson 2000; Rees *et al* 2001) quanto as teorias neutras (Bell 2001; Hubbell 2001) são potencialmente explicativas das dinâmicas e estruturas das comunidades naturais. Comunidades podem ser vistas como sendo integradas, com taxocenoses de espécies estruturadas, e que evoluíram como unidades (Clements 1916, Pianka 1973; Roughgarden 1976); ou são vistas como o resultado de respostas das espécies às restrições específicas do ambiente (Gleason 1926, Rotenberry & Wiens 1980; Wiens & Rotenberry 1981; Homes *et al* 1986). O possível papel da competição na estruturação de comunidades é reduzido pela predação (Azevedo-Ramos *et al* 1999; Hero *et al* 2001), heterogeneidade de habitat e recursos, ao acaso ou por mudanças ambientais (Ernst & Rodel 2006). Onde a competição é importante, os estudos se concentraram nas relações de nicho entre as espécies (Brown & Lieberman 1973; Pianka 1973; Vitt & Carvalho 1995; Caldwell & Vitt 1999), e qualquer estrutura foi atribuída à competição. A maioria dos estudos em taxocenoses de anfíbios tropicais foca aspectos de partição de recursos por meio da largura e sobreposição de nicho (Crump 1974; Inger & Colwell 1977; Duellman 1978; Toft 1982, Inger *et al* 1987; Lima & Magnusson 1998)

ou padrões de ocorrência e uso de habitat (Gascon 1991; Parris & MacCarthy 1999; Neckel-Oliveira *et al* 2000; Parris 2004). Como a dieta é um aspecto fundamental do nicho ecológico (Sabagh *et al* 2008), parece razoável que a estrutura da comunidade seja baseada na maneira que os recursos alimentares são compartilhados entre as espécies coexistentes (Andrew & Christensen 2001).

Neste trabalho foi avaliada a dieta sob o enfoque das relações tróficas entre as espécies pesquisadas, concentrando os estudos especificamente em: efeito da dieta na estruturação da taxocenose terrestre, na importância relativa de diferentes categorias de presa para cada espécie, nos efeitos da morfologia dos predadores no tamanho e volume das presas. Pelo fato de existirem poucos trabalhos sobre a ecologia alimentar de anuros relacionando as interações tróficas em nível de comunidade e diante da importância de se conhecer a ecologia das espécies e seu papel na comunidade para a preservação do Cerrado e das espécies estudadas, justifica-se a realização deste trabalho. Os objetivos traçados são: (1) descrever a dieta de *Elachistocleis cesarii*, *Leptodactylus furnarius*, *L. fuscus*, *L. latrans*, *Physalaemus centralis* e *P. cuvieri*, incluindo volume, número e abundância de presas, o índice de importância relativa de cada categoria para cada espécie, a largura de nicho alimentar e a sobreposição na dieta entre as espécies; (2) verificar a existência de estrutura na taxocenose de anuros com base na composição da dieta das espécies estudadas, considerando a sobreposição dos nichos alimentares; (3) verificar a existência de relações entre medidas da cabeça e corpo do anuro com as medidas das presas (tamanho e volume). As hipóteses a serem testadas: (1) As espécies de anuro diferem em suas dietas com relação à abundância das presas; (2) A sobreposição de nicho observada é diferente da média de sobreposição esperada ao acaso; (3) O tamanho do corpo e medidas do crânio determinam o tamanho e volume das presas ingeridas.

Material e métodos

Área de estudo

A Estação Ecológica de Águas Emendadas (Figura 1) é uma das áreas de conservação mais bem estudadas do Brasil, em grande parte por conta da sua proximidade à Universidade de Brasília (Ribeiro & Walter 1998). Fica localizada em Planaltina, Distrito Federal (15°29'12''S-15°36'57''S e 47°41'19''W-47°31'36''W), com 10.500 ha (Marinho-Filho *et al.* 1998). A vegetação é típica do domínio fitogeográfico Cerrado, a maior, mais rica, e possivelmente mais ameaçada savana no mundo (Oliveira & Marquis 2002; Silva & Bates 2002). A estação abriga muitas das fitofisionomias presentes no Cerrado, entre elas as formações campestres (campos limpo e cerrado), cerrado *sensu strictu*, matas de galeria e veredas (Ribeiro & Walter 1998). O clima da região é do tipo tropical Aw, na classificação de Koppen (Ribeiro & Walter 1998). Há uma estação fria e seca no período de inverno (março a setembro) e uma estação quente e chuvosa no período de verão (outubro a fevereiro, Ribeiro & Marinho-Filho 2005).

As espécies pesquisadas (Figura 2) foram amostradas nas margens de Lagoa Bonita, uma lagoa natural inserida na Estação. Os anuros habitam da parte rasa da lagoa até alguns metros fora da margem, que é composta por vegetação rasteira de gramíneas e alguns arbustos, característica das formações campestres (campo cerrado).

Espécies estudadas

A taxocenose de anuros terrestres avaliada neste trabalho é composta por seis espécies, divididas entre as famílias Microhylidae (*Elachistocleis cesarii*), Leptodactylidae (*Leptodactylus furnarius*, *L. fuscus* e *L. latrans*) e Leiuperidae (*Physalaemus centralis* e *P. cuvieri*).

Elachistocleis, Parker 1927, é um gênero amplamente distribuído na América do Sul e atualmente é composto por seis espécies, porém necessita revisão taxonômica. *Elachistocleis cesarii* é uma espécie de taxonomia controversa e de distribuição ampla na América do Sul. Apresenta dimorfismo sexual, sendo as fêmeas maiores que os machos. Utilizam como habitat áreas abertas. Apresenta padrão marcante de atividade sazonal, com maior abundância nas estações chuvosas. Essa abundância é relacionada com a umidade relativa do ar e a temperatura máxima (Thomé & Brasileiro 2007). Vocalizam durante a estação seca e chuvosa do ano (verão) sendo considerada uma espécie de reprodução prolongada. Entretanto, depois de chuvas pesadas durante as noites quentes pode se comportar como um reprodutor explosivo (Wells 1977). Machos vocalizam com as patas na água e o corpo fora da água, segurando a vegetação emergente com as patas dianteiras. O amplexo é axilar. Os ovos são depositados na superfície da água como uma massa gelatinosa flutuante (Toledo *et al.* 2010).

Physalaemus centralis é uma espécie amplamente distribuída em áreas de Cerrado na América do Sul, ocorrendo a partir do Sudeste e Brasil Central até o Nordeste do Paraguai (Bokermann 1965; Frost 2010). É uma espécie comum, com uma vocalização conspícua e se reproduz em muitos habitats artificiais nas adjacências de estabelecimentos humanos (Brasileiro

& Martins 2006). Pode ser encontrada em todos os tipos de habitat com vegetação. Machos vocalizando, desovas e girinos podem ser encontrados no começo e durante a estação chuvosa em poças temporárias e brejos (Brasileiro *et al* 2005).

Physalaemus cuvieri também é uma espécie com ampla distribuição, da Argentina até a Venezuela. Habita formações abertas de Cerrado e Caatinga, podendo também ser encontrada em regiões de floresta. A reprodução é semelhante a outras espécies do gênero e ocorre na estação chuvosa. A espécie pode se reproduzir em poças permanentes, semi-permanentes e temporárias. Machos geralmente vocalizam quando estão flutuando em água rasa. O local de oviposição pode ou não coincidir com o local de vocalização. A presença de ninhos de espuma comunais sugere comportamento não territorial (Barreto & Andrade 1995). O tamanho médio dos machos é 27.6 ± 3.0 mm e das fêmeas 29.5 ± 2.7 mm (Brasileiro *et al* 2005).

Leptodactylus latrans é um anuro de porte relativamente grande, com distribuição na América do Sul. Habita poças temporárias ou permanentes, córregos e brejos. Apesar da distribuição ampla, relativamente poucos estudos ecológicos foram realizados sobre esta espécie (Teixeira & Vrcibradic 2003).

Os machos de *Leptodactylus furnarius* vocalizam em solo molhado e em poças de água rasa, onde cresce uma vegetação baixa e esparsa, ou dentro das tocas, próximo aos ninhos de espuma (Giaretta & Kokubum 2003). A espécie ocorre em todos os tipos de vegetação, mas é mais abundante em áreas pantanosas ao longo de florestas de galeria. Vocaliza no meio da estação chuvosa e cava buracos nas áreas mais secas de poças temporárias e brejos, onde ninhos de espuma são depositados (Brasileiro *et al.* 2005).

O grupo *fuscus* do gênero *Leptodactylus* é caracterizado por espécies de porte pequeno a médio que constroem tocas subterrâneas, no interior das quais depositam seus ovos em ninhos de espuma. *Leptodactylus fuscus* possui distribuição ampla, ocorrendo desde o Panamá até a Argentina (Heyer 1978). Machos de *L. fuscus* constroem tocas subterrâneas nas margens da lagoa e vocalizam próximo às suas entradas. Quando uma fêmea se aproxima, o macho a guia para a toca onde são depositados os ovos em ninhos de espuma. Após a eclosão, os girinos permanecem no ninho de espuma até que a toca seja inundada pela água da lagoa ou por enxurradas. Os girinos possuem atividade diurna e não apresentam comportamento gregário. Existe pouca variabilidade entre as diferentes populações desta espécie ao longo de sua ampla distribuição (Martins 1988).

Métodos

Os espécimes utilizados no trabalho estão armazenados no Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação da UnB (LAFUC/EFL/UnB). Todos os indivíduos foram coletados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, às margens da Lagoa Bonita, por R. A. Brandão. Os espécimes foram coletados apenas na estação chuvosa, no início do período de chuvas, portanto o trabalho não envolve variação sazonal. No entanto, como a maior parte das espécies de anuros está mais ativa no período chuvoso, isso não afeta os resultados das análises.

Foram utilizadas armadilhas de queda para capturar os anuros terrestres. As armadilhas consistiram de vasilhames de aço, com 20 litros de capacidade, em linha paralela à margem da lagoa, sem cerca, distantes cinco metros um do outro. Ficaram abertos de novembro de 1995 a

fevereiro de 1996. Depois de retirados das armadilhas, os espécimes foram sacrificados com imersão em anestésico, fixados com solução de formaldeído a 10%, e posteriormente conservados em álcool 70% para a preservação dos conteúdos estomacais. Em seguida os espécimes foram etiquetados.

O comprimento rostro-cloacal (CRC), o comprimento (CC), a largura (LC) e a altura (AC) da cabeça de cada indivíduo foram medidos com um paquímetro digital (precisão de 0,01 mm) para servirem de variáveis morfométricas nas análises. Os indivíduos foram separados por espécie e número da etiqueta de campo. Os estômagos foram extraídos e seus respectivos itens alimentares contados, medidos e identificados ao nível de ordem, com auxílio de um microscópico estereoscópico.

O volume das presas foi estimado usando a fórmula de uma elipsóide: $V = 4/3 * \pi * w^2/4 * l/2$, onde w é a largura da presa e l é o comprimento da presa. Também foi calculada a frequência (percentagem de estômagos contendo cada categoria de presas) e as percentagens numéricas e volumétricas de cada categoria de presas. Para determinar o índice de importância de cada categoria de presa na dieta foi usada a fórmula: $I = (F\% + N\% + V\%) / 3$, onde $F\%$ = percentagem de ocorrência, $N\%$ = percentagem numérica, $V\%$ = percentagem volumétrica. Foram obtidos valores de importância das categorias de presas para a amostra total dos estômagos de cada espécie. Para os dados numéricos de abundância de itens foi calculada a largura de nicho para cada espécie, usando o índice de Simpson: $B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$, onde i é a categoria do recurso, p é a proporção da categoria do recurso i , e n é o número total de categorias (Simpson, 1949).

A sobreposição na dieta entre cada par de espécies foi calculada utilizando a equação para sobreposição de nicho: $\alpha = (\sum U_{1j} \times \sum U_{2j}) / (\sum (U_{1j})^2 \times \sum (U_{2j})^2)$, onde α = índice de sobreposição de nicho, U_{1j} = utilização do recurso j pela espécie 1, U_{2j} = utilização do recurso j pela espécie 2 (Pianka 1973). Em seguida, foi utilizado o Módulo de Sobreposição de Nicho do programa EcoSim versão 7.0 (Gotelli & Entsminger 2003), com 1.000 aleatorizações. A hipótese nula é que a sobreposição de nicho da variância observada entre as espécies não difere do esperado ao acaso. Se a comunidade está estruturada competitivamente na dieta, a variância na sobreposição de nicho observada é menor que a sobreposição esperada ao acaso. A análise foi feita com os algoritmos de aleatorização RA2 e RA3. O primeiro algoritmo substitui os valores de utilização das categorias de presas na matriz original por valores aleatórios entre zero e um, porém retém a estrutura de zeros da matriz, ou seja, substitui apenas os valores das categorias utilizadas (Gotelli & Entsminger 2003). Portanto, o algoritmo RA2 é mais utilizado quando, mesmo na ausência de interações, alguns recursos não estão disponíveis para algumas espécies. Já o segundo algoritmo (RA3) aleatoriza os valores observados de utilização das categorias entre todas as possíveis categorias, rompendo a estrutura de zeros da matriz original (Winemiller & Pianka 1990; Gotelli & Entsminger 2003).

Para estimar a riqueza de categorias de presas na dieta de cada espécie, foram feitas curvas de rarefação baseadas em amostras, com o programa EstimateS 8.2.0 (Colwell 2009), através de 1.000 permutações aleatórias sem reposição. Nesta análise, os estômagos foram tratados como amostras. As curvas foram feitas para todas as espécies. A riqueza observada foi calculada pelo estimador Tau de Mao, que envolve interpolação dos dados para amostras menores, reordenando-os aleatoriamente. Para estimar a riqueza total foi utilizado o estimador

CHAO 1, que extrapola além dos limites dos dados amostrais. Enquanto o estimador Tau de Mao representa a riqueza de categorias observada em uma subamostra do conjunto total de categorias, com base nas categorias de fato observadas, o estimador CHAO 1 estima a riqueza total de categorias existentes, incluindo as que não foram representadas, isso é, novas categorias que surgiriam caso a amostragem continuasse (Colwell 2009).

Uma análise de agrupamento foi empregada, pelo método UPGMA, no programa MVSP, utilizando os valores de sobreposição de nicho entre espécies para mostrar a escala de distância. Esta análise agrupa as categorias de uma maneira hierárquica, de forma que as relações entre os grupos ficam evidentes.

Regressões múltiplas foram empregadas, utilizando o programa R v.2.11.1 (R Core Team 2010), com intuito de verificar a relação entre o comprimento da presa ingerida e os dados morfométricos dos anuros. As variáveis foram verificadas quanto à existência de outliers através da checagem dos dados e gráficos dos resíduos da regressão. As premissas de número de casos x variáveis, multicolinearidade e singularidade nas variáveis independentes, normalidade, linearidade e homocedasticidade dos resíduos foram verificadas. Foram feitas transformações das variáveis para logaritmo natural quando necessário, para adequação às premissas. A significância do modelo foi testada através de uma ANOVA. Também foram realizadas regressões por passos para selecionar as variáveis independentes que melhor contribuem para o modelo.

Também foram realizadas regressões múltiplas, utilizando o programa R v.2.11.1 (R Core Team 2010), para verificar a relação entre a raiz cúbica do volume das presas ingeridas e os dados morfométricos dos anuros. O volume foi transformado em raiz cúbica para tornar a relação

entre a variável dependente e as independentes linear. As variáveis foram verificadas quanto à existência de outliers através da checagem dos dados e gráficos dos resíduos da regressão. As premissas de número de casos x variáveis, multicolinearidade e singularidade nas variáveis independentes, normalidade, linearidade e homocedasticidade dos resíduos foram verificadas. Foram feitas transformações das variáveis para logaritmo natural quando necessário, para adequação às premissas. A significância do modelo foi testada através de uma ANOVA. Também foram realizadas regressões por passos para selecionar as variáveis independentes que melhor contribuem para o modelo.

A análise de correspondência canônica (CCA; ter Braak 1986,1987) é uma análise multivariada que se tornou amplamente usada em ecologia. Este método é derivado da análise de correspondência, mas foi modificado para permitir incorporar dados ambientais na análise. Foi utilizado o programa R v.2.11.1 (R Core Team 2010), com uma matriz de dados morfométricos dos anuros e uma matriz de dados da dieta (abundância dos tipos de itens). A matriz de dados da dieta foi transformada para logaritmo natural e adicionado mais um ao final para diminuir as discrepâncias entre os valores de abundância. Foi feita uma seleção de modelos na matriz de dados morfométricos para evidenciar as variáveis que mais contribuem ao modelo e remover o efeito da multicolinearidade.

Resultados

Descrição da dieta

Entre os indivíduos adultos de *Physalaemus centralis* (298), 85 (28,31%) estavam com estômagos vazios. Em 27 (9,06%) dos estômagos examinados foi encontrado material vegetal. Um total de 1342 itens foi identificado nos estômagos, representando 11 categorias de presas (Tabela 1). Em média, os indivíduos continham $27,07 \pm 30,54$ itens de presas (1 – 115) por estômago. A riqueza de categorias de presas foi $3,5 \pm 1,87$ (1 – 6) por estômago. E do volume total de presas por estômago foi $2,66 \pm 0,38 \text{ mm}^3$ (0,06 – 17,42 mm^3). Largura de nicho calculada: 3,31.

Nos indivíduos adultos de *Physalaemus cuvieri* (112), 33 (29,46%) apresentaram estômagos vazios. Entretanto, não foi encontrado material vegetal nos estômagos examinados. Um total de 355 invertebrados foi identificado nos estômagos, representando nove categorias de presas (Tabela 2). Em média os anuros continham $13,12 \pm 11,03$ itens de presas (1 – 37) por estômago. A riqueza de categorias de presas foi em média $2,5 \pm 1,29$ (1 – 4). A média do volume total de presas por estômago foi $0,96 \pm 0,14 \text{ mm}^3$ (0,04 – 5,42 mm^3). Largura de nicho calculada: 3,49.

Para a espécie *Elachistocleis cesarii*, dos indivíduos analisados (170), nove (5,22%) tinham estômagos vazios. Material vegetal não foi encontrado nos estômagos. Um total de 5686 itens foi contado, representando 12 categorias de presas (Tabela 3). Os anuros continham em média $67,84 \pm 65,03$ itens de presas (1 – 256) por estômago. A riqueza de categorias de presa

apresentou uma média de $2,5 \pm 1,29$ (1 – 4). O volume total de presas por estômago foi $2,88 \pm 0,33 \text{ mm}^3$ (0,03 – 11,97 mm^3). A largura de nicho foi 2,77.

Na espécie *Leptodactylus latrans*, 21 indivíduos analisados, cinco (20,85%) dos estômagos estavam vazios. Material vegetal foi encontrado em apenas um (4,5%) estômago. Um total de 48 itens de invertebrados foi identificado, representando 10 categorias de presas (Tabela 4). Em média os indivíduos continham $4,14 \pm 2,41$ itens de presas (1 – 8) por estômago. A riqueza de categorias de presas foi em média 2 ± 1 (1 – 3). O volume total de presas por estômago em média foi $10,05 \pm 2,88 \text{ mm}^3$ (0,63 – 114,62 mm^3). A largura de nicho foi 4,90.

Para os indivíduos de *Leptodactylus furnarius* (16), quatro (20%) possuíam estômagos vazios. Material vegetal foi encontrado em um (5,88%) estômago. Um total de 31 invertebrados foi identificado, representando 10 categorias de presas (Tabela 5). Em média, os anuros continham $3,25 \pm 2,63$ itens de presas (1 – 7) por estômago. A riqueza de categorias de presas foi em média $2,5 \pm 1,29$ (1 – 4). A média do volume total de presas por foi $6,19 \pm 0,77 \text{ mm}^3$ (0,52 – 24,76 mm^3). Largura de nicho calculada: 6,72.

Dos indivíduos adultos analisados de *Leptodactylus fuscus* (10), quatro (22,22%) tinham estômagos vazios. Não foi encontrado material vegetal nos estômagos. Foi identificado um total de 35 invertebrados, representando cinco categorias de presas (Tabela 6). Os anuros continham $9 \pm 11,36$ itens de presas (1 – 22) por estômago em média. A riqueza de categorias de presa por estômago foi $1,5 \pm 0,71$ (1 – 2). A média do volume total de presas por estômago foi $2,23 \pm 1,16 \text{ mm}^3$ (0,63 – 3,77 mm^3). A largura de nicho foi 1,63.

Riqueza da dieta da taxocenose

A espécie *Physalaemus centralis* apresentou suficiência amostral, devido ao grande número de estômagos analisados (Figura 4A). Os estimadores de diversidade indicaram uma riqueza esperada e observada semelhantes, não sugerindo a ocorrência de itens diferentes na dieta, além dos encontrados. Quanto à estratégia de forrageamento, pode-se dizer que ela é especialista em alguns itens e oportunista em outros, adquirindo uma grande quantidade de itens de poucas ordens diferentes e uma pequena quantidade de outras ordens.

A dieta de *Physalaemus cuvieri* apresentou boa suficiência amostral, porém um pouco menor que seu congênere (Figura 4B). Os estimadores indicaram uma riqueza esperada maior que a observada, sugerindo que, eventualmente, existam outras categorias na dieta que não foram encontradas. Quanto à estratégia de forrageamento, a espécie é especialista em alguns itens, mas consome outros tipos por oportunismo.

Para *Elachistocleis cesarii* obteve-se suficiência amostral (Figura 4C), porém os estimadores indicaram uma riqueza esperada um pouco maior que a observada, sugerindo que outras categorias de presa existam, mas que não foram registradas. Quanto à estratégia de forrageamento, a espécie é especialista, concentrando a dieta em poucas categorias de presa, com ocorrência eventual e pouco representativa de outras ordens.

Leptodactylus latrans não apresentou suficiência amostral, necessitando analisar mais estômagos para descrever a dieta satisfatoriamente (Figura 5A). Os estimadores indicaram uma riqueza esperada bem maior que a observada, levando a crer que outros itens alimentares não

registrados compõem a dieta da espécie. Quanto à estratégia de forrageamento, a espécie é generalista, adquirindo itens alimentares de várias ordens em proporções semelhantes.

A dieta de *Leptodactylus furnarius* não apresentou suficiência amostral, havendo necessidade da análise de mais estômagos para descrevê-la satisfatoriamente (Figura 5B). Os estimadores de diversidade indicaram uma riqueza esperada maior que a observada, sugerindo que outros itens alimentares fazem parte da dieta. A estratégia de forrageamento da espécie é generalista, ingerindo itens alimentares de várias categorias em proporções semelhantes.

Em *Leptodactylus fuscus* não houve suficiência amostral, necessitando a análise de mais estômagos para descrever satisfatoriamente a dieta (Figura 5C). Os estimadores indicaram uma riqueza esperada bem maior que a observada, isto é, que outros itens alimentares podem fazer parte da dieta da espécie. Tem uma estratégia de forrageamento generalista, adquirindo itens alimentares de várias ordens diferentes em proporções semelhantes.

Além das anteriores, foram feitas duas curvas de rarefação comparando em uma delas as espécies mais abundantes e na outra as espécies mais raras, para ilustrar as diferenças na ingestão de categorias de itens entre as espécies e os diferentes modos de forrageio que podem ser inferidos a partir delas. No primeiro gráfico (Figura 6A), as curvas de rarefação para duas espécies consideradas especialistas e oportunistas (*Physalaemus centralis* e *P. cuvieri*), forrageadores ativos na maior parte do tempo, e para uma espécie considerada especialista (*Elachistocleis cesarii*), forrageador senta e espera que se alimenta basicamente nos ninhos de formigas e cupins. No segundo gráfico (Figura 6B), as curvas de rarefação para três espécies consideradas generalistas (*Leptodactylus latrans*, *L. furnarius* e *L. fuscus*), que forrageiam ativamente e adquirem vários tipos de presas.

Sobreposição de Nicho

Foi encontrada uma variância observada de 0,079. A média de variâncias simuladas foi 0,042. A sobreposição observada foi maior que a esperada ao acaso, ou seja, não indica estrutura na comunidade de anuros quanto à dieta (Figura 7).

A análise de agrupamento (Figura 8) dos valores de sobreposição de nicho entre espécies, pelo método UPGMA apontou uma distância de 20% entre *Physalaemus centralis* e *Physalaemus cuvieri*. A espécie *Leptodactylus furnarius* apresentou a menor sobreposição de nicho em relação às outras espécies e a maior distância. O grupo *Leptodactylus latrans*, *Elachistocleis cesarii* e *Leptodactylus fuscus* apresentou uma distância de 80% para o grupo das espécies de *Physalaemus*. *L. latrans* está distante 60% do grupo *L. fuscus* e *E. cesarii*. Para *L. fuscus* e *E. cesarii* foi calculada aproximadamente uma distância de 40%.

Relação entre o comprimento da presa e a morfometria dos anuros

Para *Physalaemus centralis* (Tabela 7), o modelo inicial da regressão múltipla ($CP \sim CRC + CC + LC + AC$) com quatro variáveis independentes, foi significativo segundo a ANOVA ($F = 11,32$, $P < 0,0001$). Em seguida, foi feita uma regressão por passos, onde foi encontrado o melhor modelo com duas variáveis independentes ($CP \sim LC + AC$), que explicam melhor o comprimento da presa ingerida ($R^2 = 0,211$, $P < 0,0001$).

O modelo inicial para *Physalaemus cuvieri* (Tabela 8), com quatro variáveis independentes da regressão múltipla ($CP \sim CRC + CC + LC + AC$) foi significativo pela ANOVA ($F = 7,62, P < 0,0001$). Pela regressão por passos, o melhor modelo foi com duas variáveis independentes ($CP \sim CRC + AC$), explicando melhor o comprimento da presa ingerida ($R^2 = 0,345, P < 0,0001$).

Para *Elachistocleis cesarii* (Tabela 9), o modelo inicial ($CP \sim CRC + CC + LC + AC$) com quatro variáveis independentes da regressão múltipla não apresentou significância pela ANOVA ($F = 1,71, P = 0,50$). No entanto, pela regressão por passos, o melhor modelo ($CP \sim CRC + LC$) com duas variáveis independentes, explica melhor o comprimento da presa ingerida ($R^2 = 0,042, P = 0,048$), porém, muito pouco da variância na variável comprimento da presa foi explicado pelas variáveis morfológicas.

Nas espécies *Leptodactylus latrans* (Figura 10), o modelo inicial ($CP \sim CRC + CC + LC + AC$) com quatro variáveis independentes da regressão múltipla, foi significativo pela ANOVA ($F = 9,58, P = 0,003$). Porém, nenhuma variável independente explicou o comprimento da presa ingerida. Pela regressão por passos, o melhor modelo foi a regressão linear ($CP \sim CRC$), que explica melhor o comprimento da presa ingerida ($R^2 = 0,791, P < 0,0001$).

Relação entre a raiz cúbica do volume das presas e a morfometria dos anuros

Em todas as espécies foram utilizadas a regressão múltipla com quatro variáveis independentes e a regressão por passos. Para *Physalaemus centralis* (Figura 9), o modelo inicial ($(VOL)^{1/3} \sim CRC + CC + LC + AC$) foi significativo pela ANOVA ($F = 3,07, P = 0,018$).

Contudo, nenhuma variável independente explicou a raiz cúbica do volume. Na regressão por passos, o melhor modelo foi a regressão linear $((VOL)^{1/3} \sim AC)$, que explica a raiz cúbica do volume das presas ingeridas ($R^2 = 0,061$, $P = 0,001$), mas muito pouco da variância na variável volume foi explicado pela altura da cabeça.

Para *Physalaemus cuvieri* (Tabela 10), o modelo inicial $((VOL)^{1/3} \sim CRC + CC + LC + AC)$ foi significativo de acordo com a ANOVA ($F = 5,079$, $P = 0,001$). Pela regressão por passos, o modelo com duas variáveis independentes $((VOL)^{1/3} \sim CRC + AC)$, explicou melhor a raiz cúbica do volume das presas ingeridas ($R^2 = 0,269$, $P = 0,0005$).

Para *Elachistocleis cesarii*, o modelo inicial $((VOL)^{1/3} \sim CRC + CC + LC + AC)$ não apresentou significância pela ANOVA ($F = 0,27$, $P = 0,894$). Não foi encontrado um modelo que explicasse a relação ($R^2 = 0,008$, $P = 0,894$), pela regressão por passos, devido a baixa variância na variável raiz cúbica do volume que foi explicada pelas variáveis morfológicas.

Na espécie *Leptodactylus latrans* (Figura 10), o modelo inicial $((VOL)^{1/3} \sim CRC + CC + LC + AC)$ não foi significativo segundo a ANOVA ($F = 1,351$, $P = 0,324$), nenhuma variável independente explicou a raiz cúbica do volume das presas ingeridas. Entretanto, na regressão por passos, o melhor modelo encontrado foi a regressão linear $((VOL)^{1/3} \sim CRC)$, que explica a raiz cúbica do volume das presas ingeridas ($R^2 = 0,367$, $P = 0,021$).

Correspondência canônica

A CCA (Figura 11) indicou uma baixa associação entre a abundância de categorias de presa na dieta e as variáveis morfométricas dos anuros, ou seja, as medidas de tamanho dos indivíduos não explicam os tipos de itens de presa consumidos por cada espécie. O primeiro

componente canônico explicou 78% da variação nos escores das categorias de itens alimentares e nos escores dos espécimes de anuros em relação às variáveis morfométricas. O segundo componente canônico explicou o restante (22%) da variação nas variáveis. Com relação às variáveis morfométricas dos anuros, a primeira variável para tamanho de corpo (CRC) estava muito associada ao segundo eixo canônico; pouco e negativamente associada ao primeiro eixo canônico. A segunda variável morfométrica para tamanho da cabeça (AC) também estava muito associada ao segundo eixo canônico, e muito e negativamente associada ao primeiro eixo canônico.

Discussão

As espécies de anuros podem ser situadas ao longo de um *continuum*, baseado na proporção de dois tipos de presa na dieta: artrópodes de movimentos lentos e de corpo mole, especialmente térmitas, baratas, grilos e aranhas; e todas as outras presas, caracteristicamente artrópodes móveis e de corpo rígido, tais como formigas, besouros e hemípteros (Toft 1980, 1981). *Physalaemus centralis*, *Physalaemus cuvieri* e *Elachistocleis cesarii* ingeriram presas de cupins e formigas em grandes proporções (Santana & Juncá 2007; Rosa *et al* 2002; Santos *et al* 2004 Berezategui *et al* 2007; Lopez *et al* 2007), mas também adquiriram algumas presas de outros tipos em menor proporção, rígidas e moles, como besouros, hemípteros, aranhas, dípteros e lepidópteros, sendo considerados especialistas e oportunistas. As espécies do gênero *Leptodactylus* (generalistas) foram as que tiveram menor número de presas por estômago, porém presas de grande volume, dependendo proporcionalmente de menos cupins que as demais espécies estudadas. As espécies de *Leptodactylus* capturam presas móveis e sedentárias, de corpo

mole ou rígido, como Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Araneae e Orthoptera, Chilopoda, Diplopoda, Isopoda, Lepidoptera, Molusca, Odonata, Coleoptera e Hemiptera (Rodrigues *et al* 2004; Solé *et al* 2009), sendo uma espécie (*L. latrans*) considerada não especialista em formigas e térmitas por (Strussmann *et al.* 1984) e duas espécies (*L. labyrinthicus* e *L. latrans*) consideradas generalistas e oportunistas por (França *et al* 2004). Nesta taxocenose, as espécies de *Leptodactylus* ingeriram também itens de corpo mole ou rígido como Coleoptera, Hemiptera, Diptera, Orthoptera e Blattaria principalmente.

Teixeira & Vrcibradic (2003) relataram o consumo de pequenos vertebrados por *L. latrans*, incluindo anuros (um da mesma espécie); estes também foram consumidos por *L. ocellatus* e *L. labyrinthicus* e tiveram uma importância na dieta de ambas as espécies (França *et al* 2004); porém a dieta é dominada por artrópodes. No presente trabalho, também foi relatada a ingestão de um vertebrado por um dos indivíduos analisados, pertencente à ordem Rodentia (um roedor neonato). Este resultado indica que a ingestão de vertebrados pode não ser oportunística, mas um dos itens da dieta da espécie, que apresenta uma grande variedade em composição.

Elachistocleis bicolor ingeriu um grande número de operários e soldados de cupins, e formigas, indicando que a espécie obtém suas presas nos ninhos, (Berazategui *et al* 2007; Solé *et al* 2002; Lopez *et al* 2007); assim como *E. cesarii* nesta taxocenose, o que indica um efeito filogenético na dieta das espécies desse gênero (conservatismo filogenético). Todas as presas de Isoptera e Formicidae ingeridas foram de pequeno tamanho. Negret & Redford (1982) indicaram que os térmitas são provavelmente a ordem de insetos predominante nos solos do Brasil Central, tanto em número de espécies quanto em biomassa. Este fato pode explicar porque os cupins foram itens importantes na dieta de cinco das seis espécies estudadas. Não foram encontradas presas da ordem Orthoptera nos estômagos de *Physalaemus* analisados, sendo Isoptera a

categoria de presa com maior índice de importância, conforme já observado em trabalhos anteriores (Santana & Juncá 2007), principalmente os indivíduos reprodutores alados. Este padrão pode ser devido à coleta dos indivíduos no início da estação chuvosa, onde os cupins alados fazem revoadas para reprodução e estão em abundância no ambiente, sendo selecionados mais facilmente pelos predadores (Noirot, 1989). Na estação seca, o padrão deve ser diferente, com a possível presença de Orthoptera na dieta.

A diferença na ingestão de térmitas entre *E. cesarii* e as espécies de *Physalaemus* é que a primeira se alimenta nos ninhos de suas presas (formigueiros e cupinzeiros), além de poderem se abrigar nestes locais sem sofrer danos com as toxinas das formigas, sendo predadores sedentários (Berezategui *et al* 2007; Solé *et al* 2002 Lopez *et al* 2009); nestes ninhos são mais facilmente encontrados soldados e operários de cupins (não alados), que predominaram a dieta de *E. cesarii*. As espécies de *Physalaemus* são predadores mais ativos (Huey & Pianka 1981; Rosa *et al* 2002) adquirindo presas fora dos ninhos, onde há maior abundância de cupins alados (reprodutivos), estes representaram a maior proporção dos itens de Isoptera consumidos pelas espécies de *Physalaemus*.

Especialistas em formigas capturam presas menores que sua largura de mandíbula permitiria (Toft 1981). *Elachistocleis cesarii* capturou presas de tamanho pequeno assim como outros especialistas em formigas e o tamanho da presa não estava relacionado ao tamanho da cabeça. Por outro lado, *Physalaemus centralis* e *Physalaemus cuvieri* capturaram presas de tamanho intermediário que foram relacionadas ao tamanho do anuro. Generalistas tendem a capturar presas de tamanho intermediário, mas a relação não é significativamente diferente da guilda de especialistas (Toft 1981). Uma espécie generalista da taxocenose, *Leptodactylus*

latrans, apresentou relação entre o tamanho da presa e seu tamanho corporal, como esperado para esta guilda.

O comprimento da presa estava relacionado com o tamanho do anuro em *L. latrans* (Maneyro *et al* 2004) e em outras espécies (Labanick 1976; Woolbright & Stewart 1987; Donnelly 1991; Lima & Moreira 1993; Lima 1998; Lima & Magnusson 1998, 2000), porém a variação é devida a ontogenia. Neste estudo, o comprimento da presa também estava relacionado com a morfologia do anuro, com exceção de *E. cesarii*, onde esta relação não ficou clara. Apesar do tamanho da presa estar relacionado com o tamanho do anuro nesta taxocenose, não há uma mudança na composição da dieta entre espécies com a variação na morfometria de cada uma delas.

A análise de sobreposição de nicho, baseada na abundância de tipos de itens na dieta das seis espécies estudadas, não indicou estrutura na taxocenose. O valor de sobreposição observado foi maior que a média das variâncias dos valores de sobreposição ao acaso (esperado). As espécies consomem os mesmos tipos de itens na dieta. Este cenário indica que não há estrutura na comunidade com base na partição de recursos. Contudo, a predação pode diminuir a competição interespecífica e explicar o compartilhamento de recursos (Azevedo-Ramos *et al* 1999; Hero *et al* 2001; Toft 1985). Restrições fisiológicas também podem explicar a sobreposição de nicho entre espécies numa taxocenose (Kopp & Eterovick 2006; Toft 1985). Ernst & Rodel (2006) encontraram o mesmo resultado para sobreposição de nicho ecológico, em comunidades de anuros terrestres de habitats primários e secundários de floresta. Griffiths (1986) também encontrou uma alta sobreposição de nicho alimentar entre duas espécies de salamandras, indicando uma convergência na dieta; valores observados foram muito maiores que esperados numa situação sem competição, o que sugere uma convergência para os mesmos tipos de presas

ao invés de segregação de nicho alimentar; as espécies desta taxocenose também não segregam nicho, baseado na composição da dieta. Duré & Kehr (2004) também encontraram uma sobreposição de nicho trófico observada alta e maior que a esperada ao acaso, utilizando os volumes das dietas de duas espécies de *Leptodactylus*. Um padrão diferente foi encontrado por Caldwell & Vitt (1999) para anuros terrestres e lagartos, onde as sobreposições na dieta indicaram pouca similaridade na composição da dieta (tipos de itens consumidos).

Foi encontrada uma relação entre o comprimento das presas ingeridas pelos anuros estudados e as medidas morfológicas, Van Sluys & Rocha (1998) também encontraram diferenças entre os volumes de presas de duas espécies de anuro de acordo com as diferenças no tamanho corporal e uso de habitat; Biavati *et al* (2004) relacionaram o aumento ontogenético no tamanho do anuro com o volume das presas ingeridas, além disso, anuros maiores adquiriram mais térmitas e mudaram a composição da dieta. A mesma mudança ontogenética ocorreu em diversas espécies de anuros (Giaretta *et al* 1998; Lima & Moreira 1993; Lima 1998; Lima & Magnusson 1998; Lima & Magnusson 2000); porém, este padrão é diferente do encontrado para composição e abundância dos tipos de presas entre as espécies da taxocenose estudada, onde as diferenças na morfologia corporal das espécies de anuros não têm importância; na verdade, as espécies se sobrepõem muito no nicho alimentar, não havendo uma estrutura baseada na composição da dieta. Juncá & Eterovick (2007) também encontraram similaridade na composição da dieta de dois anuros da família Aromobatidae, porém não relacionaram com a morfologia corporal. Características do ambiente e a estação do ano, menos tipos de itens consumidos na estação seca (Born *et al* 2010), também são importantes na dieta dos anuros: a mudança na composição da dieta em *Elachistocleis bicolor* foi explicada pela sazonalidade do clima, o período de atividade e características do habitat utilizado pela espécie (Berezategui *et al*

2007). O fato dos anuros terem sido coletados apenas no início da estação chuvosa pode ter contribuído no compartilhamento dos recursos entre as espécies, já que alguns poucos tipos de itens alimentares estavam mais abundantes e disponíveis no ambiente, sendo mais facilmente capturados; Isoptera atinge seu pico de abundância no início da estação chuvosa, Coleoptera e Hemiptera estão abundantes durante as chuvas, e Hymenoptera é abundante durante todo o ano (Pinheiro *et al* 2002); todos estes itens foram frequentemente capturados pelas espécies de anuros. Também foram relatadas mudanças geográficas na proporção de cada presa consumida, mas a composição da dieta foi similar em tipos de presas consumidas entre populações da mesma espécie (Bonansea & Vaira 2007).

Moreira & Barreto (1996) compararam a dieta de quatro espécies de anuro: *Proceratophrys sp.*, *Eleutherodactylus sp.*, *Bufo paracnemis* e *Physalaemus cuvieri*; os resultados sugeriram que indivíduos de espécies diferentes, com algumas exceções, possuem diferentes tipos de dieta. Estudos sobre variação na dieta entre espécies de anuros apresentaram um padrão diferente: não houve mudança na composição dos itens alimentares com o aumento do tamanho do corpo, a especialização na dieta foi encontrada apenas entre indivíduos (Araújo *et al* 2007, 2009). Nesta taxocenose, as sobreposições de nicho indicaram que não há diferença na composição da dieta entre espécies e a morfologia dos anuros não está relacionada com os tipos de itens consumidos.

Conclusões

Não foi encontrada estrutura na taxocenose de anuros terrestres baseada na composição da dieta. Foi identificada uma sobreposição de nicho observada alta e maior que a esperada ao

acaso. A morfometria das espécies de anuros não está relacionada com os tipos de itens consumidos, mas está relacionada com as dimensões das presas, com exceção de *Elachistocleis cesarii*. Nesta espécie, a morfologia corporal não determinou as medidas das presas ingeridas devido à especialização em presas pequenas (cupins e formigas).

Referências Bibliográficas

- Andrew, S. & B. Christensen. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behavior* 61: 379-390.
- Araújo, M. S., S. F. dos Reis, A. A. Giaretta, G. Machado & D. I. Bolnick. 2007. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Copeia* 2007(4): 855-865.
- Araújo, M. S., D. I. Bolnick, L. A. Martinelli, A. A. Giaretta & S. F. dos Reis. 2009. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 848-856.
- Azevedo-Ramos, C., Magnusson, W.E. & P. Bayliss. 1999. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in central Amazonia. *Copeia* 1999: 22-33.
- Barreto, L. & G. V. Andrade. 1995. Aspects of the reproductive biology of *Physalaemus cuvieri* (Anura, Leptodactylidae) in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 16: 67-76.
- Bastos, R. P. 2007. Anfíbios do Cerrado. In: *Herpetologia no Brasil II* (L. B. Nascimento & M. E. Oliveira, 1 ed.). Belo Horizonte. Sociedade Brasileira de Herpetologia, v. 1, p. 87-100.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293: 2413-2418.
- Berazategui, M., A. Camargo & R. Maneyro. 2007. Environmental and seasonal variation in the diet of *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838) (Anura: Microhylidae) from Northern Uruguay. *Zoological Science* 24: 225-231.
- Bertoluci, J. A. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. *Journal of Herpetology* 32: 607-611.
- Bertoluci, J. A. & M. T. Rodrigues. 2002. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia, São Paulo* 42(11): 287-297.
- Biavati, G. M., H. C. Wiederhecker & G. R. Colli. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* 38(4): 510-518.
- Bokermann, W. C. A. 1965. Sobre uma pequena coleção de anfíbios do Brasil central, com descrição de uma espécie nova de “*Physalaemus*”. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 213-219.

- Bonansea, M. I. & M. Vaira. 2007. Geographic variation of the diet of *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae) in northwestern Argentina. *Journal of Herpetology* 41(2): 231-236.
- Born, M., F. Bongers, E. H. Poelman & F. J. Sterck. 2010. Dry-season retreat and dietary shift of the dart-poison frog *Dendrobates tinctorius* (Anura: Dendrobatidae). *Phyllomedusa* 9(1): 37-52.
- Brandão, R.A. & Araújo, A.F.B. 2001. A herpetofauna associada às matas de galeria do Distrito Federal. In: *Cerrado: Caracterização e recuperação de Matas de Galeria* (J.F. Ribeiro, C.E.L. Fonseca & J.C. Sousa-Silva, eds.). Embrapa Cerrados, Planaltina, p. 561-604.
- Brasileiro, C. A. & M. Martins. 2006. Breeding biology of *Physalaemus centralis* Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in Southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40(17-18): 1199-1209.
- Brasileiro, C. A., Sawaya, R. J., Kiefer, M. C. & Martins, M. 2005. Amphibians of an open cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5(2): 1-17.
- Brown, J.H., & G.A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- Caldwell, J. P. & L. J. Vitt. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional Amazonian rain forest. *Oikos* 84: 383-397.
- Caldwell, J.P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology, London* 240:75-101.
- Cardoso, A. J., Haddad, C. F. B. 1992. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. *Acta Zoologica Lilloana* 41: 93-105.
- Cardoso, A.J., G.V. Andrade & C.F.B. Haddad. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no SE do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 241-249.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession*. Carnegie Institut of Washington Publications 242.
- Colli, G.R., Bastos, R.P., Araujo, A.F.B. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of neotropical savanna* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds). New York: Columbia University Press. p. 223-241.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2.0. User's guide and applications published at: <http://viceroy.eeb.unconn.edu/estimates>.

- Crump, M.L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas 3: 1-62.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Miscellaneous Publications, Museum of Natural History, University of Kansas 61: 1-68.
- Crump, M. L. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level. pp. 21-36. In: Scott Jr., N.J. (Ed.). Herpetological Communities. Wildlife Research Report 13, Washington D.C.
- Diniz-Filho, J. A. F., L. M. Bini, M. P. Pinto, T. F. L. V. B. Rangel, P. Carvalho & R. P. Bastos. 2005. Anuran species richness, complementarity and conservation conflicts in Brazilian Cerrado. Acta Oecologica 29: 9-15.
- Dixon, J.R. & W.R. Heyer. 1968. Anuran succession in a temporary pond in Colima, Mexico. Bulletin Southern California Academy of Sciences 67: 129-137.
- Donnelly, M. A. 1991. Feeding patterns of the strawberry poison frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). Copeia 1991(3): 723-730.
- Duellman, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History University of Kansas 65: 1-352.
- Duellman, W. E. 1989. Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforests. In: Harmelin-Vivien ML, Bourliere F, editors. Ecological Studies, vol. 69 – Vertebrates in complex tropical systems. New York: Springer-Verlag. pp. 61-88.
- Duellman, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 79-104.
- Duellman, W.E. 1999. Distribution patterns of amphibians in South America. pp. 255-328. In: Duellman, W.E. (Ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.
- Duré, M. I. & A. I. Kehr. 2004. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two Leptodactylids from Northeastern Argentina. Herpetologica 60(3): 295-303.
- Ernst, R. & M.O. Rodel. 2006. Community assembly and structure of tropical leaf-litter anurans. Ecotropica 12: 113-129.
- Eterovick, P. C. & I. Sazima. 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. Amphibia-Reptilia 21: 439-461.

França, L., K. Facure & A. Giaretta. 2004. Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39(3): 243-248.

Frost, D. R. 2010. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.4. American Museum of Natural History, New York, USA.
<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia>.

Gascon, C. 1991. Population and community-level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. *Ecology* 72: 1731-1746.

Giaretta, A. A., M. S. Araújo, H. F. de Medeiros & K. G. Facure. 1998. Food habits and ontogenetic diet shifts of the litter dwelling frog *Proceratophrys boiei* (Wied). *Revista Brasileira de Zoologia* 15(2): 385-388.

Giaretta, A. A. & M. N. C. Kokubum. 2003. Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lay eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). *Herpetozoa* 16(4): 115-126.

Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger. 2003. EcoSim: Null models software for ecology. In: Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>. *V.T. 05465. Herpetologica* 51: 202-216.

Griffiths, R. A. 1986. Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in Mid-Wales. *Journal of Animal Ecology* 55(1): 201-214.

Hero, J.-M, Magnusson, W.E., Rocha, C.F.D. & C.A. Catterali. 2001. Antipredator defences influence the distribution of amphibian prey species in the central Amazon rain forest. *Biotropica* 33: 131-141.

Heyer, W. R. 1978. Systematics of the fuscus group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Natural History Museum Los Angeles County Scientific Bulletin* 29: 1-85.

Heyer, W. R., A.S. Rand, C.A.G. Cruz, O.L. Peixoto & C.E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia, São Paulo* 31: 231-410.

Hödl, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. *Oecologia* 28:351-363.

Homes, R.T., Sherry, T.W. & F.W. Sturges. 1986. Bird community dynamics in a temperate deciduous forest: long-term trends at Hubbard Brook. *Ecological Monographs* 56: 201-220.

- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton.
- Huey, R. B. & E. R. Pianka. 1981. Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 64: 991-999.
- Huisman, J. & F.J. Weissing. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature* 402: 407-410.
- Inger, R.F. & R.K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs* 47: 229-253.
- Inger, R.F., Shaffer, H.B., Koshy, M., & R. Bakde. 1987. Ecological structure of a herpetological assemblage in South India. *Amphibia-Reptilia* 8: 189-202.
- Juncá, F. A. & P. C. Eterovick. 2007. Feeding ecology of two sympatric species of Aromobatidae, *Allobates marchesianus* and *Anomaloglossus stepheni*, in central Amazon. *Journal of Herpetology* 41(2): 301-308.
- Kopp, K. & P. C. Eterovick. 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40(29-31): 1813-1830.
- Labanick, G. M. 1976. Prey Availability, Consumption and Selection in the Cricket Frog, *Acris crepitans* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 10(4): 293-298.
- Lajmanovich, R. 1996. Dinámica trófica de juveniles de *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae), en una isla del Paraná, Santa Fé, Argentina. *Cuadernos de Herpetologia, Tucumán* 10(1-2): 11-23.
- Lima, A. P. & G. Moreira. 1993. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colosthetus stepheni* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia* 95: 93-102.
- Lima, A. P. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in central Amazonia. *Journal of Herpetology* 32(3): 392-399.
- Lima, A. P. & W. E. Magnusson. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia* 116: 259-266.
- Lima, A. P. & W. E. Magnusson. 2000. Does foraging activity change with ontogeny? An assessment for six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *Journal of Herpetology* 34(2): 192-200.
- López, J. A., R. Ghirardi, P. A. Scarabotti & M. C. Medrano. 2007. Feeding ecology of *Elachistocleis bicolor* in a riparian locality of the middle Paraná River. *The Herpetological Journal* 17(1): 48-53.

- Maneyro, R., D. E. Naya, I. Rosa, A. Canavero & A. Camargo. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia, Série Zoológica*, Porto Alegre 94(1): 57-61.
- Marinho-Filho, J. S., F. H. G. Rodrigues & M. Guimarães. 1998. Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas – História Natural e Ecologia em um fragmento de cerrado do Brasil Central. Brasília, GDF, SEMATEC, IEMA, IBAMA, 92 p.
- Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48(4): 969-977.
- Moreira, G. & L. Barreto. 1996. Alimentação e variação sazonal na frequência de capturas de anuros em duas localidades do Brasil Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 13(2): 313-320.
- Neckel-Oliveira, S., Magnusson, W.E., Lima, A.P. & A.L.K. Albernaz. 2000. Diversity and distribution of frogs in an Amazonian savanna in Brazil. *Amphibia-Reptilia* 21: 317-326.
- Negret, H. R. C. & K. H. Redford. 1982. The biology of nine termite species (Isoptera:Termitidae) from the Cerrado of Central Brazil. *Psyche* 89(1-2): 81-106.
- Nogueira, C., G.R Colli & M. Martins. 2009. Local richness and distribution of the lizard fauna in natural habitat mosaics of the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* 34: 83-96.
- Noirot, C. 1989. Social structure in termite societies. *Ethology, Ecology & Evolution* 1:1-17.
- Oda, F. H., R. P. Bastos & M. A. C. S. Lima. 2009. Taxocenose de anfíbios anuros no Cerrado de Alto Tocantins, Niquelândia, Estado de Goiás: diversidade, distribuição local e sazonalidade. *Biota Neotrópica* 9(4): 219-232.
- Oliveira, P. S. & R. J. Marquis (eds.). 2002. The Cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York.
- Parris, K.M. & M.A. McCarthy. 1999. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? *Australian Journal of Ecology* 24: 495-502.
- Parris, K.M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392-400.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pinheiro, F., I. R. Diniz, D. Coelho & M. P. S. Bandeira. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* 27: 132-136.

Pombal-Jr, J. P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 57: 583-594.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S. & D. Tilman. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650–655.

Ribeiro, J. F. & B.M.T. Walter. 1998. Fitofisionomias do Bioma Cerrado, p. 89-166. In: S.M. Sano & S. P. DE Almeida (Eds). *Cerrado: ambiente e flora*. Brasília, Embrapa-CPAC, 250p.

Ribeiro, R. & J. Marinho-Filho. 2005. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(4): 898-907.

Rodrigues, D. J., M. Uetanabaro & C. P. A. Prado. 2004. Seasonal and ontogenetic variation in diet composition of *Leptodactylus podicipinus* (Anura, Leptodactylidae) in the southern Pantanal, Brazil. *Revista Espanhola de Herpetologia* 18: 19-28.

Rosa, I., A. Canavero, R. Maneyro, D. E. Naya & A. Camargo. 2002. Diet of four sympatric anuran species in a temperate environment. *Boletim da Sociedade Zoológica do Uruguai* 13: 12-20.

Rotenberry, J.T. & J.A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250.

Roughgarden, J. 1976. Resource partitioning among competing species: a co-evolutionary approach. *Theoretical Population Biology* 9: 388-424.

Sabagh, L. T. & A. M. P. T. Carvalho-e-Silva. 2008. Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. *Revista Brasileira de Zoologia* 25(2): 247-253.

Santana, A. S. & F. A. Juncá. 2007. Diet of *Physalaemus* cf. *cicada* (Leptodactylidae) and *Bufo granulatus* (Bufonidae) in a semideciduous forest. *Revista Brasileira de Biologia* 67(1): 125-131.

Santos, E. M. A., V. Almeida & S. D. Vasconcelos. 2004. Feeding habits of six anuran (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in Northeastern Brazil. *Inheringia, Série Zoológica, Porto Alegre* 94(4): 433-438.

- Silva, J. M. C. da & J. M. Bates. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52: 225-233.
- Simon, M. P. & C. A. Toft. 1991. Diet specialization in small vertebrates: Mite-eating in frogs. *Oikos* 61(2): 263-278.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688-688.
- Solé, M., I. R. Dias, E. A. S. Rodrigues, E. Marciano-Jr, S. M. J. Branco, K. P. Cavalcante & D. Rodder. 2009. Diet of *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) from a cacao plantation in southern Bahia, Brazil. *Herpetology Notes* 2: 9-15.
- Solé, M., J. Ketterl, M. Di-Bernardo & A. Kwet. 2002. Ants and termites are the diet of the microhylid frog *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) at an araucarian forest in Rio Grande do Sul, Brazil. *Herpetological Bulletin* 79: 14-17.
- Strussmann, C., M. B. Ribeiro do Vale, M. H. Meneghini & W. E. Magnusson. 1984. Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. *Journal of Herpetology* 18: 138-146.
- Teixeira, R. L. & D. Vrcibradic. 2003. Diet of *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae) from coastal lagoons of southeastern Brazil. *Cuadernos de Herpetologia* 17(1-2): 111-118.
- ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- ter Braak, C. J. F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetation* 64: 69-77.
- Thomé, M. T. C. & C. A. Brasileiro. 2007. Dimorfismo sexual, uso do ambiente e abundância sazonal de *Elachistocleis cf. ovalis* (Anura: Microhylidae) em um remanescente de Cerrado no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 7(1): 27-36.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia, Berlin* 45: 131-141.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15(2): 139-144.
- Toft, C.A. 1982. Community structure of litter anurans in a tropical forest, Makokou, Gabon: a preliminary analysis in the minor dry season. *Terre Vie* 36: 223-232.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-20.

Toledo, L. F., D. Loebmann & C. F. B. Haddad. 2010. Revalidation and redescription of *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Microhylidae). *Zootaxa* 2418: 50-60.

Van Sluys, M. & C. F. D. Rocha. 1998. Feeding habits and microhabitat utilization by two syntopic Brazilian Amazonian frogs (*Hyla minuta* and *Pseudopaludicola sp. (gr. falcipes)*). *Revista Brasileira de Biologia* 58(4): 559-562.

Vitt, L. J. & J. P. Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology, London* 234: 463-476.

Vitt, L.J. & C.M. Carvalho. 1995. Niche partitioning in a tropical wet season: lizards in the lavrado area of Northern Brazil. *Copeia* 1995: 305-329.

Vitt, L. J. & P. A. Zani. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1313-1335.

Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693.

Wiens, J.A., & J.T. Rotenberry. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. *Ecological Monographs*. 51: 21-41.

Winemiller, K. O. & E. R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.

Woolbright, L. L. & M. M. Stewart. 1987. Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: the cost of calling. *Copeia* 1987(1): 69-75.

Zimmerman, B. L. & R. O. Bierregaard, 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species- area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography* 13: 133-143.

Tabelas

Tabela 1. Dieta de *Physalaemus centralis* (N=298) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. N= número de itens de presa; N%= porcentagem do número total; Frequência de ocorrência; Frequência de ocorrência relativa; V= volume em mm³; V%= volume relativo; IVI= Índice de Importância Relativa.

Itens de presas	N	N%	F	F%	V	V%	IVI
Isoptera (reprodutor)	520	0,39	82	0,32	17709,94	0,76	0,49
Isoptera (operário)	273	0,20	25	0,10	2400,50	0,10	0,13
Isoptera (soldado)	64	0,05	22	0,09	597,10	0,03	0,05
Formicidae	397	0,30	67	0,26	1381,38	0,06	0,21
Hymenoptera (alado)	18	0,01	8	0,03	356,44	0,01	0,02
Coleoptera	43	0,03	28	0,11	693,05	0,03	0,06
Hemiptera	6	0,004	5	0,02	26,703	0,001	0,008
Diptera	2	0,001	2	0,007	16,75	0,0007	0,003
Araneae	12	0,008	10	0,04	29,71	0,001	0,02
Molusca	3	0,002	3	0,01	11,58	0,0005	0,005
Lepidoptera	4	0,002	4	0,02	30,89	0,001	0,007
Total	1342	1	256	1	23254,06	1	1

Tabela 2. Dieta de *Physalaemus cuvieri* (N=112) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. N= número de itens de presa; N%= porcentagem do número total; Frequência de ocorrência; Frequência de ocorrência relativa; V= volume em mm³; V%= volume relativo; IVI= Índice de Importância Relativa.

Itens de presas	N	N%	F	F%	V	V%	IVI
Isoptera (reprodutor)	94	0,26	29	0,33	2852,37	0,73	0,44
Isoptera (operário)	117	0,33	14	0,16	535,44	0,14	0,21
Isoptera (soldado)	31	0,09	10	0,11	50,26	0,01	0,07
Formicidae	65	0,18	14	0,16	133,52	0,03	0,13
Hymenoptera (alado)	9	0,02	3	0,03	19,63	0,005	0,02
Coleoptera	33	0,09	12	0,14	186,01	0,05	0,09
Hemiptera	1	0,003	1	0,11	23,56	0,006	0,007
Diptera	3	0,008	2	0,02	25,66	0,006	0,01
Lepidoptera	2	0,006	2	0,02	66,76	0,02	0,01
Total	355	1	87	1	3893,22	1	1

Tabela 3. Dieta de *Elachistocleis cesarii* (N= 171) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. N= número de itens de presa; N%= porcentagem do número total; Frequência de ocorrência; Frequência de ocorrência relativa; V= volume em mm³; V%= volume relativo; IVI= Índice de Importância Relativa.

Itens de presas	N	N%	F	F%	V	V%	IVI
Isoptera (reprodutor)	7	0,001	5	0,02	246,35	0,01	0,01
Isoptera (operário)	1773	0,31	53	0,22	13652,51	0,62	0,38
Isoptera (soldado)	1239	0,22	34	0,14	3839,81	0,17	0,18
Formicidae	2646	0,46	130	0,55	4372,97	0,20	0,40
Coleoptera	5	0,0009	5	0,02	20,94	0,0009	0,008
Hemiptera	1	0,0002	1	0,004	1,57	0	0,001
Diptera	1	0,0002	1	0,004	0,52	0	0,001
Araneae	2	0,0003	2	0,008	12,57	0,0006	0,003
Molusca	1	0,0002	1	0,004	1,05	0	0,001
Acari	4	0,0007	3	0,01	3,66	0,0001	0,004
Lepidoptera	5	0,0009	1	0,004	6,54	0,0002	0,001
Trichoptera	2	0,0003	1	0,004	2,09	0	0,001
Total	5686	1	237	1	22160,60	1	1

Tabela 4. Dieta de *Leptodactylus latrans* (N= 21) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. N= número de itens de presa; N%= porcentagem do número total; Frequência de ocorrência; Frequência de ocorrência relativa; V= volume em mm³; V%= volume relativo; IVI= Índice de Importância Relativa.

Itens de presas	N	N%	F	F%	V	V%	IVI
Isoptera (operário)	4	0,08	1	0,04	58,64	0,003	0,04
Formicidae	16	0,33	6	0,21	195,83	0,01	0,19
Coleoptera	9	0,19	6	0,21	6260,67	0,32	0,24
Hemiptera	2	0,04	2	0,07	233,00	0,01	0,04
Araneae	1	0,02	1	0,04	8,38	0,0004	0,02
Orthoptera	10	0,21	6	0,21	730,94	0,04	0,15
Blattaria	3	0,06	3	0,11	158,39	0,008	0,06
Opiliones	1	0,02	1	0,04	23,56	0,001	0,01
Diplopoda	1	0,02	1	0,04	117,81	0,006	0,02
Rodentia	1	0,02	1	0,04	11461,99	0,59	0,21
Total	48	1	29	1	19249,21	1	1

Tabela 5. Dieta de *Leptodactylus furnarius* (N= 16) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. N= número de itens de presa; N%= porcentagem do número total; Frequência de ocorrência; Frequência de ocorrência relativa; V= volume em mm³; V%= volume relativo; IVI= Índice de Importância Relativa.

Itens de presas	N	N%	F	F%	V	V%	IVI
Isoptera (reprodutor)	6	0,19	4	0,15	249,76	0,36	0,23
Formicidae	3	0,10	3	0,11	9,95	0,01	0,07
Hymenoptera (alado)	1	0,03	1	0,04	14,14	0,02	0,03
Coleoptera	7	0,23	5	0,19	286,93	0,41	0,28
Hemiptera	1	0,03	1	0,04	50,26	0,07	0,05
Diptera	4	0,13	3	0,11	8,70	0,01	0,09
Orthoptera	5	0,16	5	0,19	43,98	0,06	0,14
Symphita	1	0,03	1	0,04	14,66	0,02	0,03
Blattaria	2	0,06	2	0,08	9,82	0,01	0,05
Siphonaptera	1	0,03	1	0,04	8,38	0,01	0,03
Total	31	1	26	1	696,58	1	1

Tabela 6. Dieta de *Leptodactylus fuscus* (N= 10) na Estação Ecológica de Águas Emendadas, Distrito Federal, Brasil. N= número de itens de presa; N%= porcentagem do número total; Frequência de ocorrência; Frequência de ocorrência relativa; V= volume em mm³; V%= volume relativo; IVI= Índice de Importância Relativa.

Itens de presas	N	N%	F	F%	V	V%	IVI
Isoptera (reprodutor)	1	0,03	1	0,11	18,85	0,05	0,06
Isoptera (operário)	1	0,03	1	0,11	6,28	0,02	0,05
Formicidae	27	0,77	4	0,44	87,96	0,24	0,49
Coleoptera	2	0,06	2	0,22	42,93	0,12	0,13
Blattaria	4	0,11	1	0,11	207,34	0,57	0,26
Total	35	1	9	1	363,38	1	1

Tabela 7. Resumo da análise de regressão múltipla por passos entre o comprimento da presa e as variáveis morfológicas selecionadas de *Physalaemus centralis*.

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	Valor de t	Valor de p
Interceptação	-3,310	0,753	-4,396	< 0,0001
LC	2,721	0,473	5,757	< 0,0001
AC	-0,614	0,412	-1,490	0,138

Tabela 8. Resumo da análise de regressão múltipla por passos entre o comprimento da presa e as variáveis morfológicas selecionadas de *Physalaemus cuvieri*.

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	Valor de t	Valor de p
Interceptação	-10,345	2,194	-4,714	< 0,0001
CRC	4,257	0,793	5,365	< 0,0001
AC	-1,347	0,509	-2,646	0,010

Tabela 9. Resumo da análise de regressão múltipla por passos entre o comprimento da presa e as variáveis morfológicas selecionadas de *Elachistocleis cesarii*.

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	Valor de t	Valor de p
Interceptação	-0,363	0,995	-0,365	0,716
CRC	1,197	0,482	2,481	0,014
LC	-1,292	0,614	-2,103	0,037

Tabela 10. Resumo da análise de regressão múltipla por passos entre a raiz cúbica do volume das presas e as variáveis morfológicas selecionadas de *Physalaemus cuvieri*.

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	Valor de t	Valor de p
Interceptação	-2,321	0,936	-2,479	0,0162
CRC	1,720	0,389	4,419	< 0,0001
CC	-0,551	0,370	-1,490	0,142
AC	-0,479	0,216	-2,220	0,030

Tabela 11. Escores da dieta na análise de correspondência canônica.

	CCA 1	CCA 2
Isoptera (reprodutor)	0,710	0,022
Isoptera (operário)	-0,149	-0,197
Isoptera (soldado)	-0,228	-0,057
Hymenoptera (Formicidae)	-0,230	-0,031
Hymenoptera (alado)	0,416	0,755
Coleoptera	0,670	0,069
Hemiptera	0,660	-0,127
Diptera	0,252	-0,084
Larva	0,476	0,042
Araneae	0,056	-0,209
Molusca	0,418	0,013
Acari	-0,385	-0,062
Lepidoptera	0,782	-0,023
Orthoptera	-0,367	-0,416
Hymenoptera (Symphyta)	-0,300	-0,102
Blattaria	-0,768	-0,199
Siphonaptera	0,074	-0,0004
Opiliones	-0,0171	-0,117
Rodentia	-0,788	-0,272
Diplopoda	-1,279	-0,105

Tabela 12. Escores das variáveis morfológicas na análise de correspondência canônica.

	CCA 1	CCA 2
CRC	-0,144	0,989
AC	-0,643	0,766

Figuras

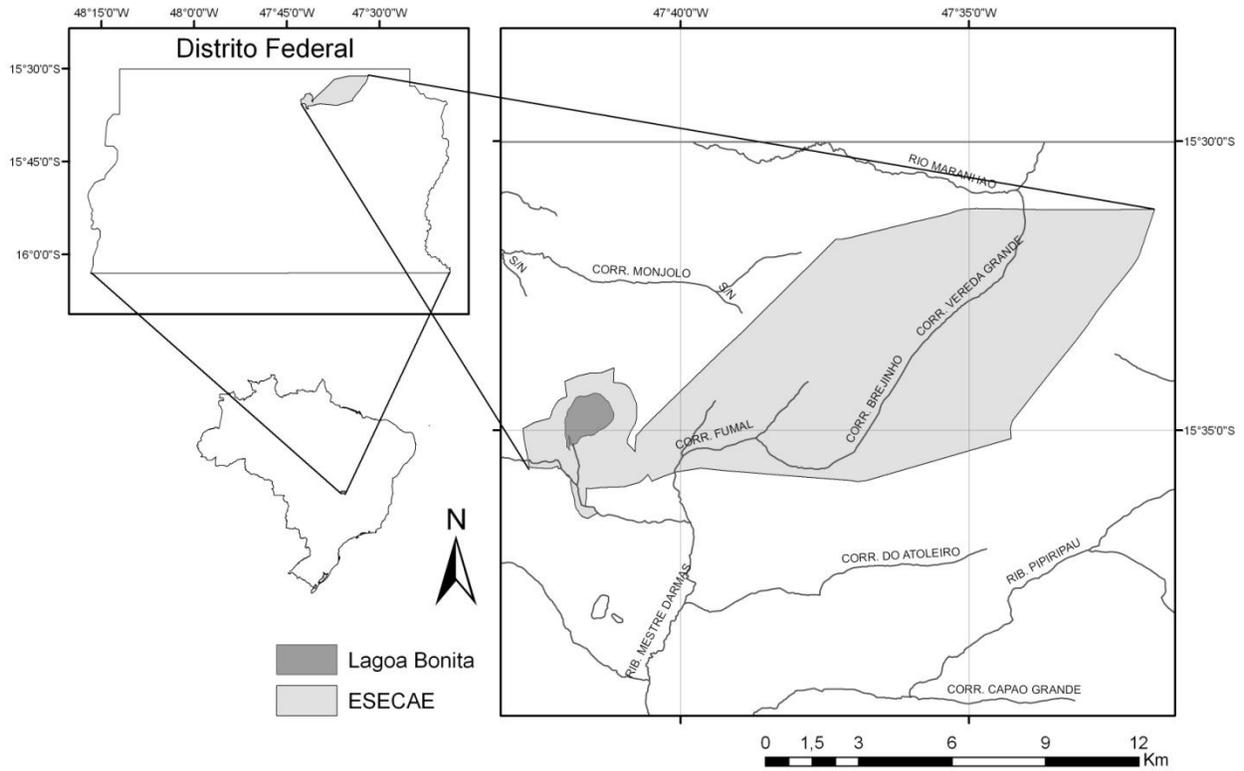


Figura 1. Localização da Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE) e da Lagoa Bonita. (Mapa: Pedro De Podestà)

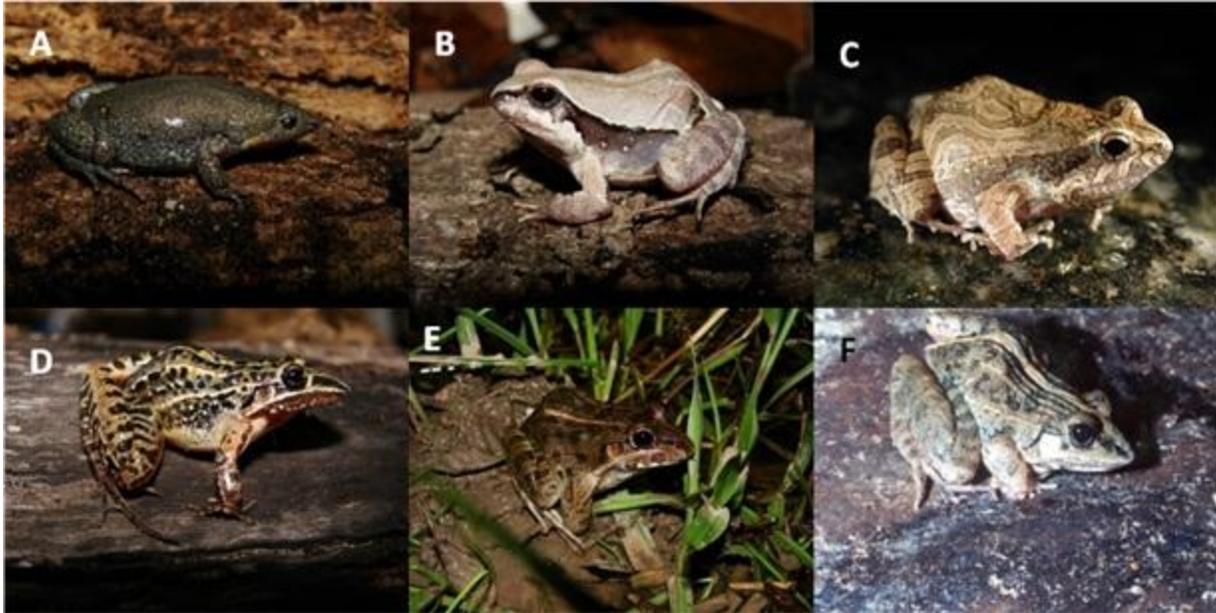


Figura 2. Espécies de anuros estudadas. A: *Elachistocleis cesarii*, B: *Physalaemus centralis*, C: *Physalaemus cuvieri*, D: *Leptodactylus furnarius*, E: *Leptodactylus latrans*, F: *Leptodactylus fuscus*.

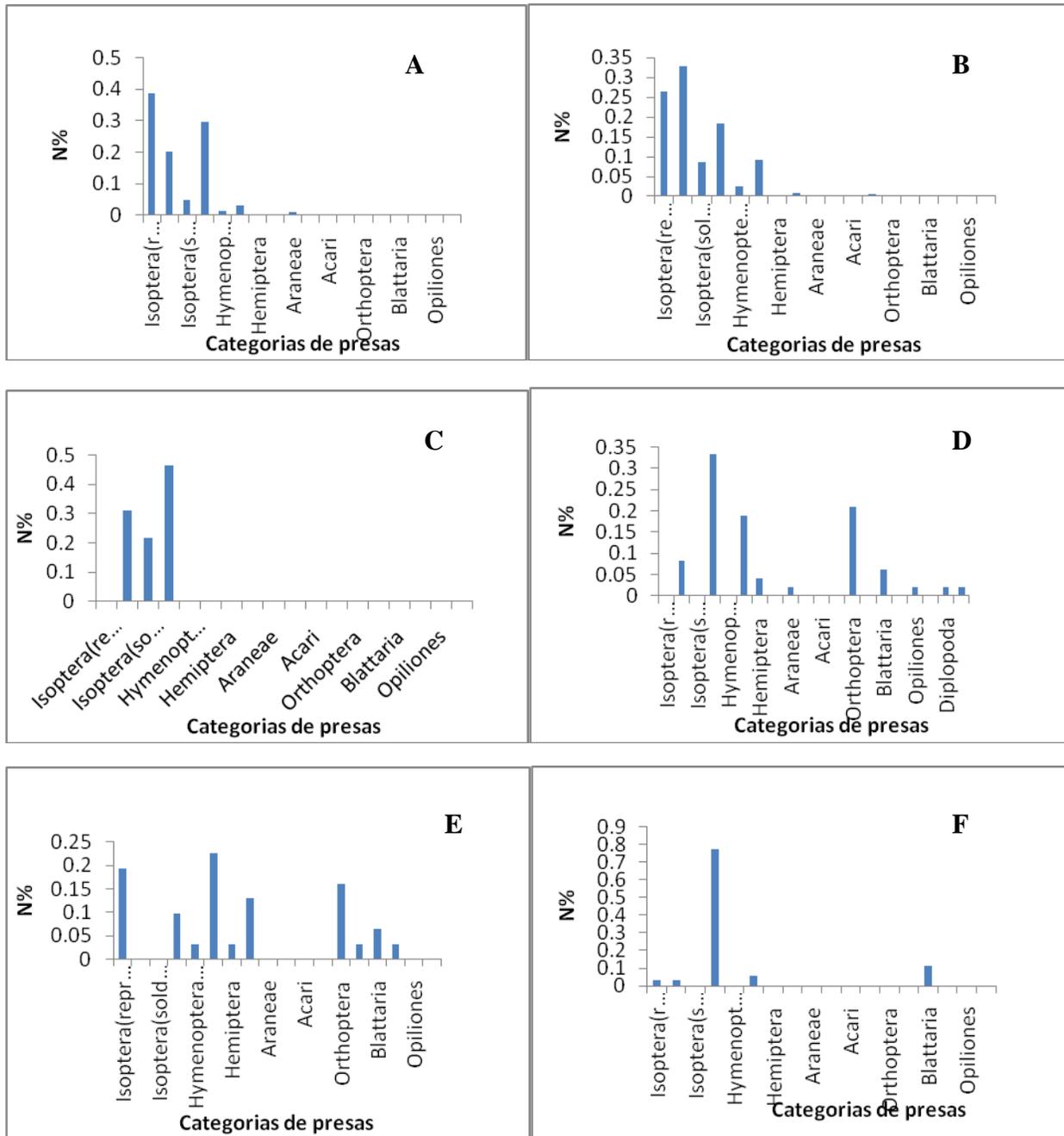


Figura 3. Importância numérica das categorias na dieta de: A: *Physalaemus centralis*, B: *Physalaemus cuvieri*, C: *Elachistocleis cesarii*, D: *Leptodactylus latrans*, E: *Leptodactylus furnarius*, F: *Leptodactylus fuscus*.

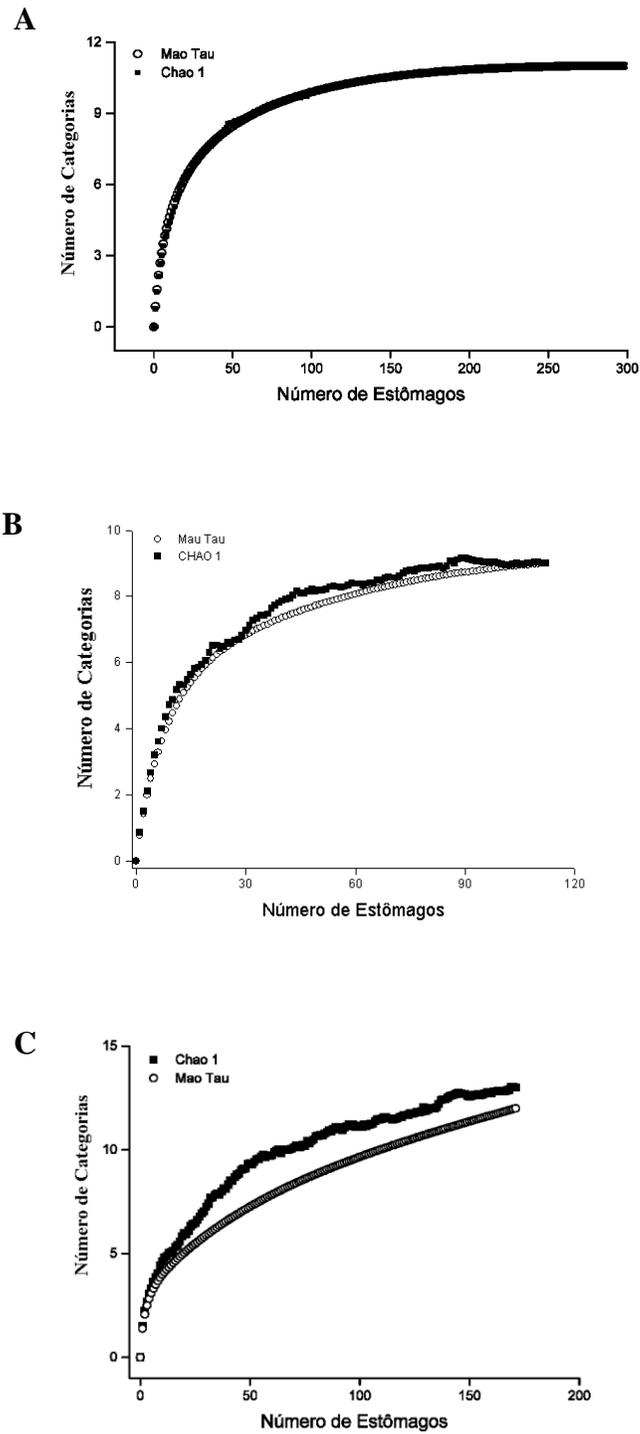


Figura 4. Curvas de rarefação baseadas em amostras na dieta de: A: *Physalaemus centralis*, B: *Physalaemus cuvieri*, C: *Elachistocleis cesarii*.

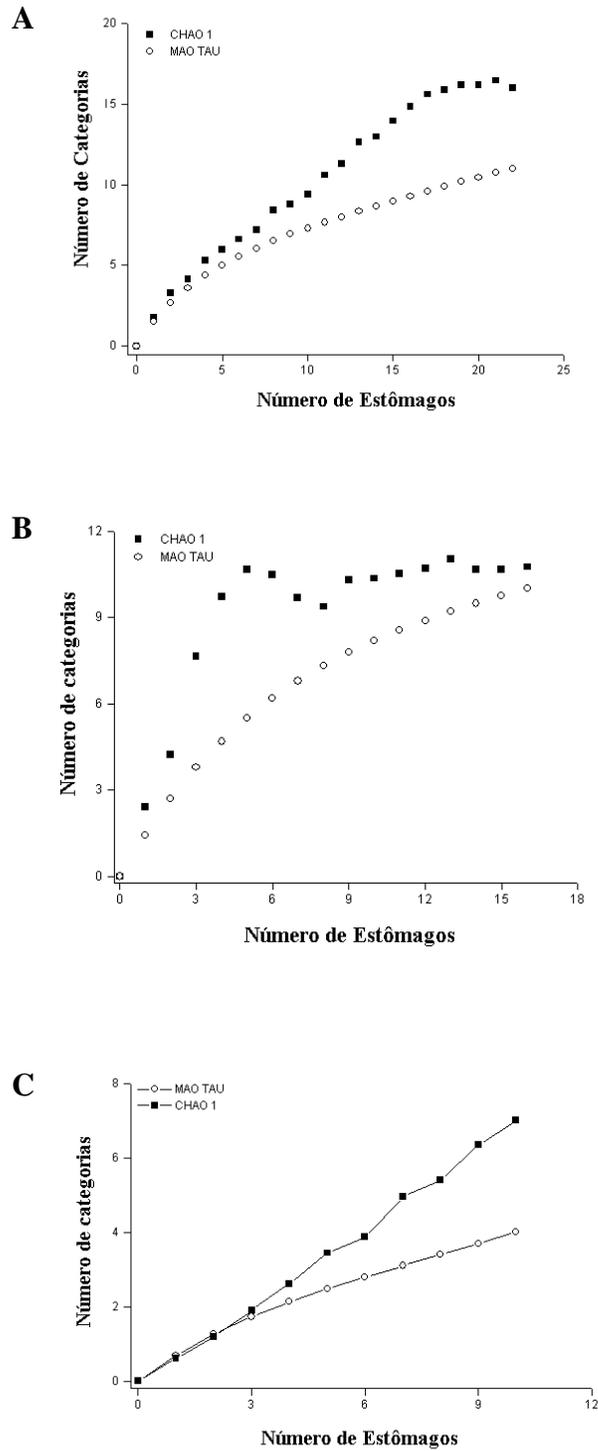


Figura 5. Curvas de rarefação baseadas em amostras da dieta de: A: *Leptodactylus latrans*, B: *Leptodactylus furnarius*, C: *Leptodactylus fuscus*.

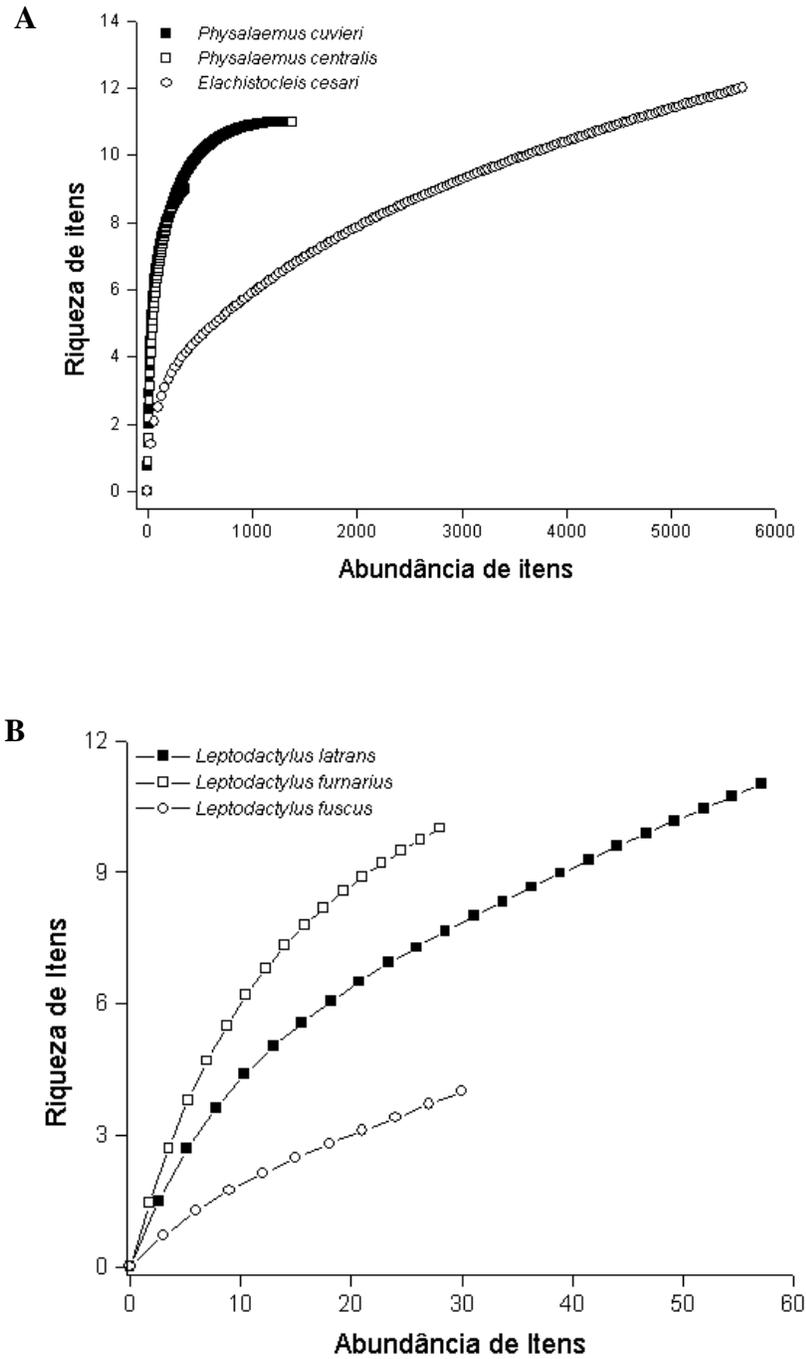


Figura 6. Curvas de rarefação baseadas na riqueza de itens em: A: Espécies mais comuns, B: Espécies de *Leptodactylus*.

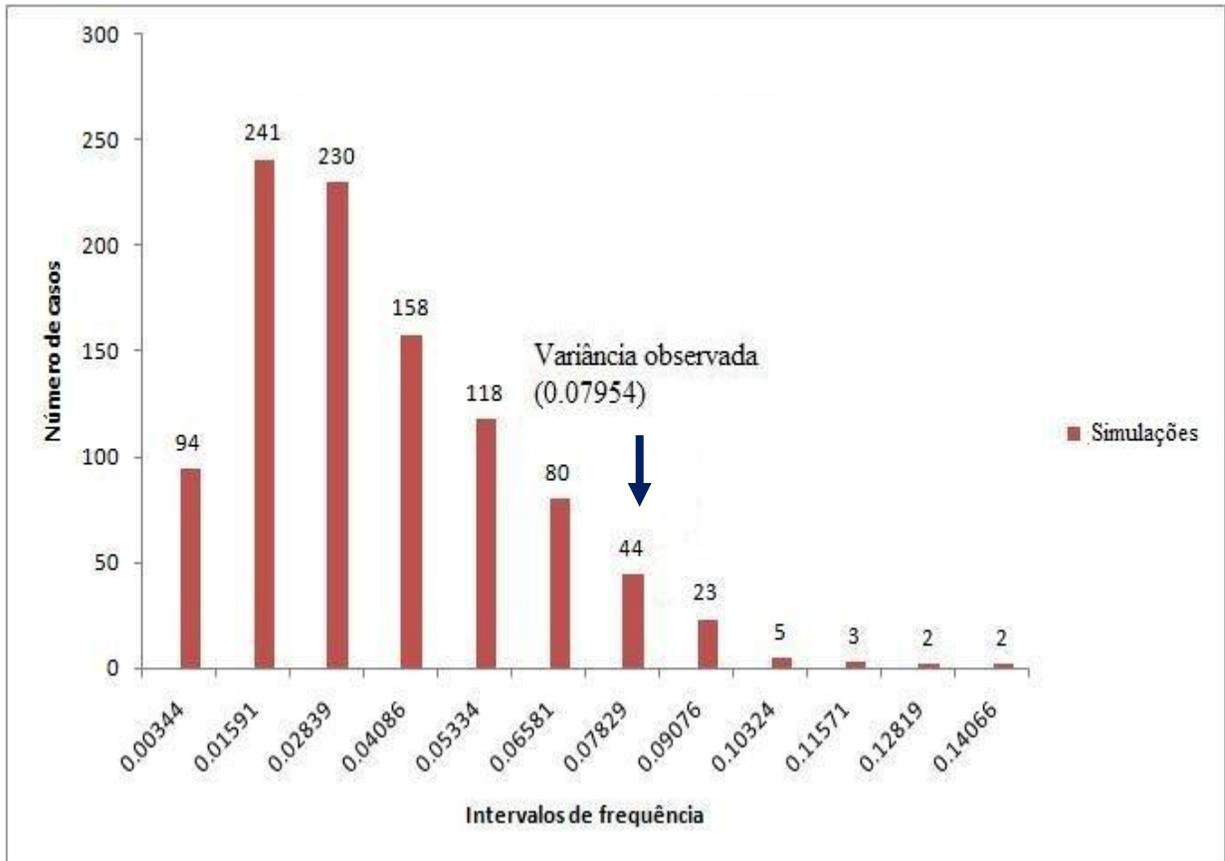


Figura 7. Histograma de distribuição de probabilidades mostrando a variância observada entre as simulações de comunidades naturais.

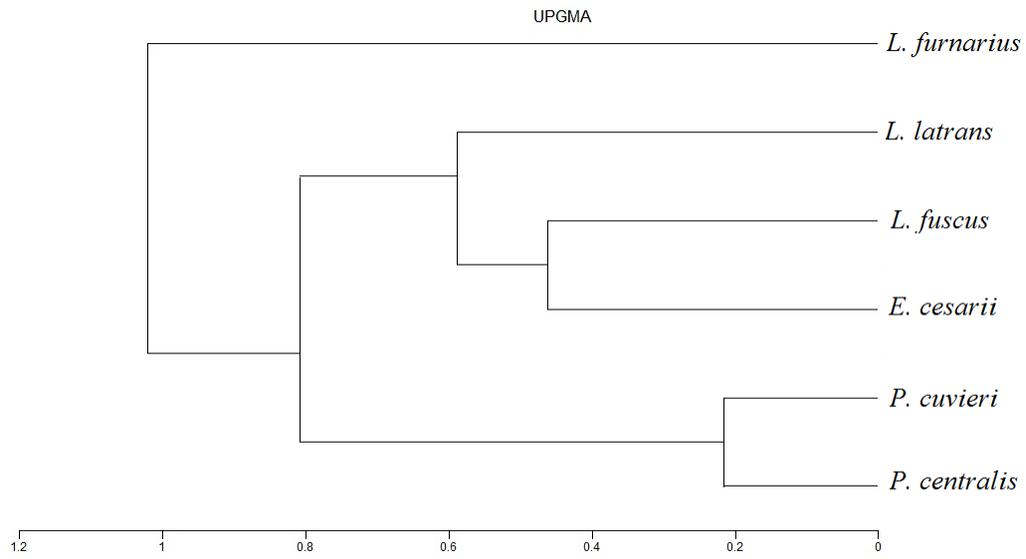


Figura 8. Análise de agrupamento (método UPGMA) baseada nas sobreposições de nicho.

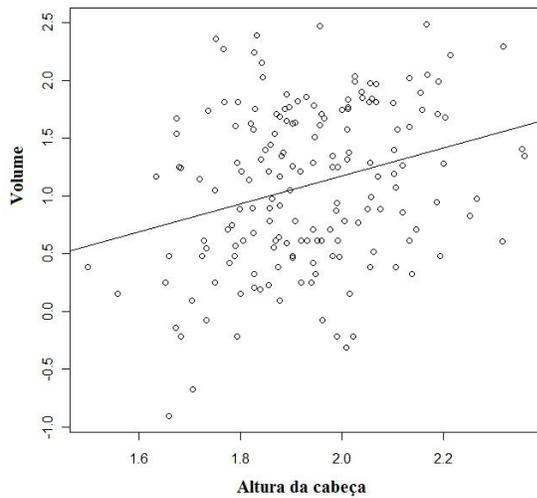


Figura 9. Relação entre a raiz cúbica do volume das presas e a altura da cabeça em *Physalaemus centralis* ($R^2 = 0,079$, $P = 0,0002$) $y = -1,25x + 1,212$, variáveis em logaritmo natural.

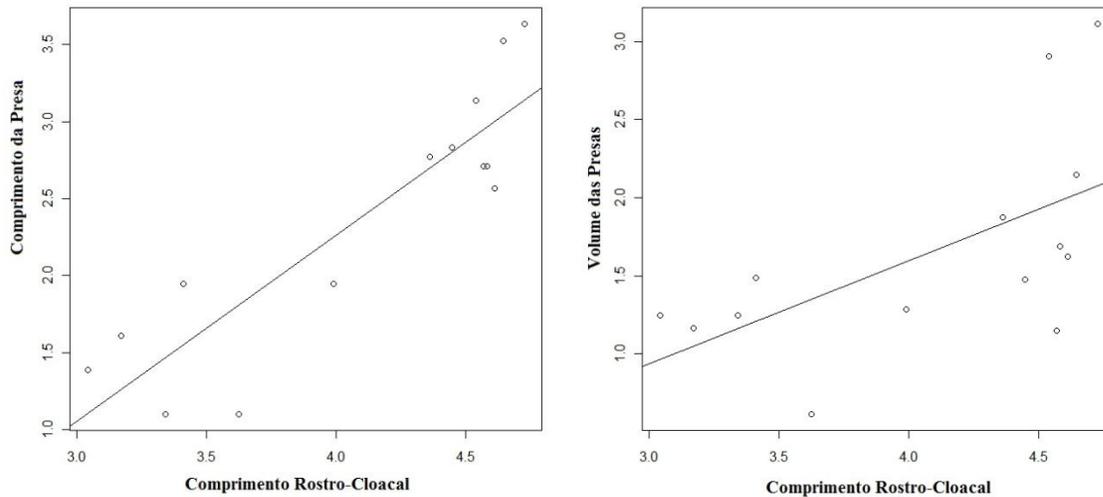


Figura 10. Esquerda: Relação entre o comprimento da presa e o comprimento Rostro-Cloacal em *Leptodactylus latrans* ($R^2 = 0,79$, $P < 0,0001$) $y = 2,563x + 1,207$, variáveis em logaritmo natural. Direita: Relação entre a raiz cúbica do volume das presas e o comprimento rostro-cloacal em *Leptodactylus latrans* ($R^2 = 0,367$, $P = 0,022$) $y = 0,769x + 0,222$, variáveis em logaritmo natural.

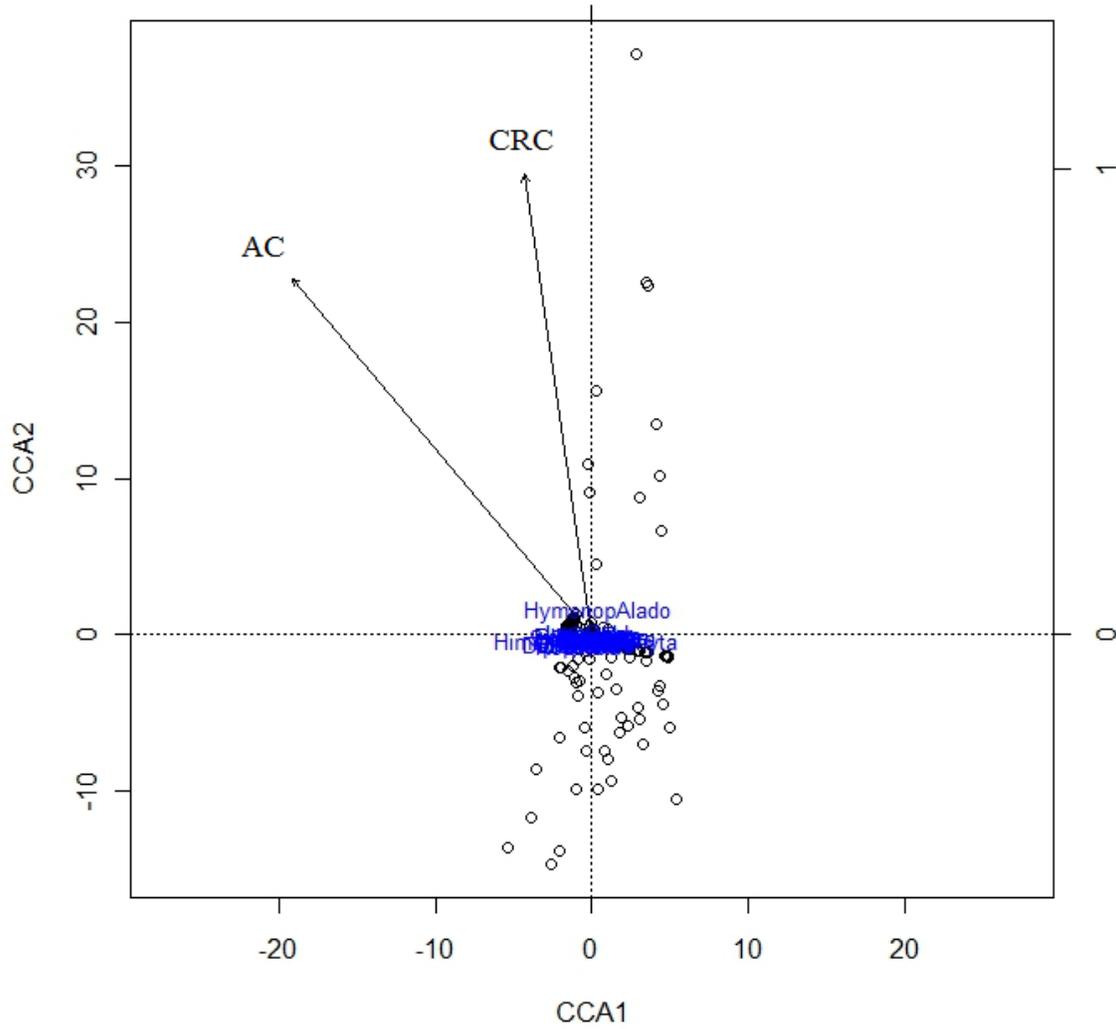


Figura 11. Análise de Correspondência Canônica mostrando a relação entre as categorias de presas consumidas e as variáveis morfométricas das espécies estudadas.

Capítulo 2 – Dieta e dimorfismo sexual em três espécies de anuros terrestres do Brasil Central

Resumo

O dimorfismo sexual pode ser resultado da seleção sexual ou da divergência no nicho ecológico, podendo ser refletido em diferenças nos caracteres para alimentação. As conseqüências deste processo são limitações morfológicas no desempenho de forrageio para ambos os sexos. A divergência nos caracteres para alimentação pode levar a diferenças no tamanho e tipo de presa em cada sexo. O tamanho corporal das fêmeas de anuros tende a ser maior devido à seleção por ninhadas maiores. Por outro lado, machos podem ter cabeças e braços maiores, associados a vantagens em disputas intrasexuais. Tais diferenças morfológicas podem provocar diferenças na dieta. Neste capítulo foi avaliado o dimorfismo sexual em tamanho corporal e na dieta; a segregação de nicho entre os sexos; e implicações na ecologia alimentar de *Physalaemus centralis*, *P. cuvieri* e *Elachistocleis cesarii*. Não houve diferença significativa no tamanho e volume das presas ingeridas entre os sexos das espécies estudadas. Ambos os sexos de *E. cesarii* não apresentaram relação entre o tamanho corporal e o volume das presas ou entre a largura da cabeça e o comprimento das presas. *P. centralis* apresentou relação entre o tamanho corporal e o volume das presas e entre a largura da cabeça e o comprimento da presa para ambos os sexos. *P. cuvieri* apresentou relação entre a largura da cabeça e o comprimento das presas para ambos os sexos. Todas as espécies estudadas apresentaram dimorfismo sexual no tamanho corporal e da cabeça. Apenas *E. cesarii* apresentou dimorfismo na forma do corpo. Aparentemente, a seleção sexual ou características da reprodução são as prováveis explicações para o dimorfismo sexual encontrado no tamanho corporal e forma da cabeça.

Introdução

O dimorfismo sexual, especialmente no tamanho do corpo, está presente em diferentes táxons animais e sempre atraiu a atenção dos pesquisadores. A evolução do dimorfismo sexual pode ser resultado da seleção sexual ou divergência de nicho ecológico (Shine 1989). A maioria dos autores interpreta o dimorfismo sexual como resultado da seleção sexual (exemplos em: Selander 1972; Trivers 1976; Clutton-Brock *et al* 1977). Nesta hipótese, diferenças no sucesso reprodutivo entre machos e fêmeas resultam na seleção de diferentes tamanhos corporais entre os sexos. Um grande tamanho corporal para machos pode ter evoluído por ser importante durante os combates macho-macho, aumentando as chances de sucesso com as fêmeas (Shine, 1979). Uma hipótese alternativa para o dimorfismo sexual é que diferenças sexuais no tamanho do corpo ou morfologia podem evoluir por causas ecológicas, uma adaptação dos sexos a diferentes nichos ecológicos. Embora essa hipótese seja potencialmente aplicável para todos os grupos animais, ela foi testada primeiramente para pássaros (Selander 1966, 1972; Partridge & Green 1985). Estudos com outros táxons enfatizaram a seleção sexual e ignoraram ou dispensaram, sem maiores análises, as suas causas ecológicas (Ghiselin 1974; Gilbert & Williamson 1983; Woolbright 1983; Vitt & Cooper 1986).

A divergência de caracteres em estruturas morfológicas para alimentação pode oferecer evidências para o dimorfismo sexual no tamanho corporal e forma da cabeça como efeito da ecologia (segregação de nicho alimentar; Selander 1972). Além disso, na maioria dos táxons, o aparato trófico pode também ser modificado por seleção sexual, e a divergência entre os sexos pode ser devida ao maior sucesso reprodutivo de machos ou fêmeas maiores (Shine 1991). Evidências claras de que o dimorfismo sexual pode resultar em divergências na dieta são mais

fáceis de aparecer em consumidores limitados pela abertura da boca, e que não utilizam suas estruturas alimentares em interações sociais (Shine 1991). Em anuros (Leiuiperidae), as primeiras interações sociais ocorrem por vocalização (Ryan 1980), depois podem haver encontros agonísticos macho-macho, geralmente seguidos novamente pela atividade de vocalização para atrair fêmeas (Ryan 1983; Duellman & Trueb 1994). O maior tamanho e formato da cabeça nos machos podem ser importantes no caso de disputas por fêmeas ou territórios de vocalização ou desova (Martins & Haddad 1988), mas também podem diferenciar seus tipos e tamanhos de presas ingeridas dos tipos e tamanhos de presas ingeridos por fêmeas.

Embora seja freqüentemente difícil separar a contribuição precisa de cada pressão seletiva, pelo menos uma das hipóteses (seleção natural resultando numa redução na competição por recursos alimentares entre os sexos) pode ser refutada testando alguns pressupostos básicos. Para permitir diferenciação de nicho entre os sexos, a diferença no tamanho da cabeça deve resultar em pelo menos uma diferença na abertura ou desempenho da mordida, permitindo aos machos capturar presas não acessíveis às fêmeas ou vice-versa (presas maiores ou mais rígidas) (Herrel *et al* 1999). No caso da maior parte dos anuros, as fêmeas tendem a serem maiores (Shine 1979). Tal diferença costuma ser explicada pela relação positiva entre o tamanho corporal das fêmeas e o tamanho das ninhadas (Collins 1975; Crump 1974; Crump & Kaplan 1979; Davies & Halliday 1977; Howard 1978; Hulse 1979; Oplinger 1966; Salthe & Duellman 1973). Vantagens de um maior tamanho para machos não são sempre evidentes e constantemente são consideradas inexistentes (Crump 1974).

Em muitas espécies animais, machos e fêmeas diferem consideravelmente no tamanho e forma do corpo quando adultos. Machos e fêmeas podem evoluir e possuírem diferentes tamanhos de corpo quando adultos pelo fato de se alimentarem de presas de diferentes tamanhos

e tipos. Modelos matemáticos confirmam a possibilidade dessa hipótese. Se a distribuição de recursos apresenta picos adaptativos bimodais para tamanho de corpo, então os dois sexos podem evoluir para ocupar esses diferentes “tamanhos de corpo ótimos” (Slatkin 1984).

Mesmo que forças seletivas relacionadas à reprodução influenciem fortemente a direção e o grau do dimorfismo sexual, o ambiente local (amplitude de tamanhos de presas disponíveis) pode influenciar o tamanho do corpo atingido pelos organismos. Em tal situação, o dimorfismo sexual pode variar geograficamente porque recursos de presas locais restringem os sexos a tamanhos de corpo semelhantes, dessa forma evitando a expressão dos genes de crescimento no genoma (Madsen & Shine 1993) ou porque a seleção na biologia do forrageio favorece adaptações a recursos diferentes de presas em machos e fêmeas. Desta forma, favorece a evolução de diferenças sexuais no tamanho do corpo, estruturas alimentares e comportamento (Pearson *et al* 2002).

Neste capítulo será estudado e comparado o dimorfismo sexual no tamanho corporal e forma da cabeça nas espécies *Physalaemus centralis*, *Physalaemus cuvieri* e *Elachistocleis cesarii*, verificando como o dimorfismo sexual interfere na dieta de cada uma das espécies estudadas anteriormente; quais as implicações da segregação de nicho entre os sexos e como diferenças morfológicas afetam a ecologia alimentar destas espécies. Os objetivos do trabalho são: (1) Verificar a relação entre medidas morfológicas de machos e fêmeas e medidas das presas; (2) Verificar se há dimorfismo sexual no tamanho e forma da cabeça e corpo das espécies estudadas; (3) Verificar a existência de diferenças nas medidas das presas entre os sexos, e se os resultados encontrados demonstram diferenças ecológicas. As hipóteses a serem testadas: (1) As medidas da cabeça e corpo determinam as medidas das presas ingeridas entre os sexos; (2) Machos e fêmeas apresentam tamanhos e formas de corpo e cabeça diferentes; (3) As dietas de

machos e fêmeas são diferentes em tamanho e volume de presas.

Material e métodos

Os espécimes utilizados no trabalho estão armazenados no laboratório de Fauna e Unidades de Conservação da Universidade de Brasília (LAFUC/EFL/UnB). Todos os indivíduos foram coletados na Estação Ecológica de Águas Emendadas, às margens da Lagoa Bonita ($15^{\circ}29'12''\text{S}$ - $15^{\circ}36'57''\text{S}$ e $47^{\circ}41'19''\text{W}$ - $47^{\circ}31'36''\text{W}$), por R. A. Brandão. Os espécimes foram coletados apenas na estação chuvosa, no início do período de chuvas, portanto o trabalho não envolve variação sazonal. No entanto, como a maior parte das espécies de anuros está mais ativa no período chuvoso, isto não invalida os resultados das análises.

Foram utilizadas armadilhas de queda para capturar os anuros terrestres. As armadilhas consistiram de vasilhames de aço, com 20 litros de capacidade, em linha paralela à margem da lagoa, sem cerca, distantes cinco metros um do outro. Ficaram abertos de novembro de 1995 a fevereiro de 1996. Depois de retirados das armadilhas, os espécimes foram sacrificados com imersão em anestésico, fixados com solução de formaldeído a 10%, e posteriormente conservados em álcool 70% para a preservação dos conteúdos estomacais. Em seguida os exemplares foram etiquetados.

O comprimento rostro-cloacal (CRC), o comprimento (CC), a largura (LC) e a altura (AC) da cabeça de cada indivíduo foram medidos, com paquímetro digital (precisão 0,01 mm), para posteriormente compará-los com as medidas dos itens ingeridos. Os indivíduos foram separados por sexo e número da etiqueta de tombo. Os estômagos foram extraídos e seus

respectivos itens alimentares contados, medidos e identificados ao nível de ordem, quando possível, com um microscópico estereoscópico.

Para a análise de dimorfismo sexual, primeiro foi calculada a média e o desvio padrão do tamanho corporal e medidas da cabeça em cada sexo. Em seguida, os componentes de forma e tamanho foram separados. Foi calculado o vetor isométrico (Jelicouer, 1963) para a variável morfométrica de tamanho corporal e para as variáveis morfométricas das medidas da cabeça. Depois foi feita uma transformação dos dados morfométricos para logaritmo e criada uma matriz (Rohlf & Bookstein 1967; Somers 1986). Foi calculado o tamanho isométrico do corpo e também a média e desvio padrão do tamanho isométrico para machos e para fêmeas. Foi retirado o efeito do tamanho isométrico (Burnaby 1966) com o cálculo das variáveis de forma do corpo. Foi realizada uma ANOVA para verificar o dimorfismo sexual na forma do corpo e depois uma regressão logística (Tabachnick & Fidell 2007) para verificar o dimorfismo sexual no tamanho do corpo e da cabeça. A significância da regressão foi testada com qui-quadrado. A importância das variáveis de tamanho do corpo e da cabeça foi testada com um procedimento chamado “*model averaging*”. Por último, foi realizada uma seleção manual, considerada mais robusta, onde foi criado um modelo completo e um modelo nulo. As variáveis eram adicionadas ao modelo nulo conforme o menor índice de Akaike. Foi checado se as variáveis selecionadas pelos dois métodos eram as mesmas.

Análises de variância (ANOVA) foram utilizadas para analisar se as variâncias nos comprimentos e volumes de presas diferem por sexo nas três espécies estudadas. Os outliers foram removidos uma única vez pela análise dos gráficos dos resíduos versus valores ajustados. Como as variáveis não foram normalizadas mesmo após remoção dos outliers e transformação

para logaritmo, foi utilizada uma alternativa não-paramétrica (Teste de Kruskal-Wallis) com os dados ranqueados. Um valor de $p < 0,05$ foi considerado significativo para o teste.

Regressões lineares foram utilizadas, no programa R v.2.11.1 (R Core Team 2010), em cada sexo com objetivo de verificar se o comprimento das presas ingeridas era explicado pela largura da mandíbula de cada indivíduo. Os dados foram previamente verificados quanto à linearidade, normalidade e homocedasticidade dos resíduos e retirados os outliers. Foram feitas transformações dos dados para logaritmo natural quando necessário. Devido ao número de casos (N) x número de variáveis não cumprir a premissa para este tipo de análise, não foi possível realizar uma regressão múltipla com mais variáveis independentes (morfométricas).

Regressões lineares foram utilizadas, no programa R v.2.11.1 (R Core Team 2010), para cada sexo com objetivo de verificar se a raiz cúbica do volume das presas era explicada pelo CRC de cada indivíduo. O volume foi transformado em raiz cúbica para tornar a relação entre a variável dependente e a independente linear. Os dados foram previamente verificados quanto à linearidade, normalidade e homocedasticidade dos resíduos e retirados os outliers. Foram feitas transformações dos dados para logaritmo natural quando necessário. Devido ao número de casos (N) x número de variáveis não cumprir a premissa para este tipo de análise, não foi possível realizar uma regressão múltipla com mais variáveis independentes (morfométricas).

Resultados

Dimorfismo sexual no tamanho e forma do corpo

Para todas as espécies analisadas foram utilizados apenas indivíduos adultos. Mediu-se 298 indivíduos de *Physalaemus centralis*, sendo 117 fêmeas e 181 machos (Tabela 1). Não houve diferença significativa (Figura 7) no tamanho do corpo isométrico (ANOVA: $F_{1, 296} = 2,754$, $P = 0,098$). A Regressão Logística indicou diferenças significativas na forma do corpo entre os sexos ($\chi^2 = 203,32$, $df = 3$, $P < 0,0001$). Pelo método *model averaging*, a variação corporal entre os sexos foi explicada principalmente pelo CRC e largura da cabeça (Tabela 4). A seleção manual encontrou as mesmas variáveis explicativas do método *model averaging*.

Para a espécie *Physalaemus cuvieri* foram medidos 112 indivíduos de, sendo 56 fêmeas e 56 machos (Tabela 2). Não houve diferença significativa (Figura 8) no tamanho isométrico (ANOVA: $F_{1, 296} = 0,014$, $P = 0,905$). A Regressão Logística indicou diferenças significativas na forma do corpo entre os sexos, porém o modelo não foi significativo ($\chi^2 = 103,82$, $df = 3$, $P < 0,303$). Apesar disso, pelo método *model averaging*, a variação no tamanho corporal entre os sexos foi explicada principalmente pelo CRC e comprimento da cabeça (Tabela 5). A seleção manual confirmou o CRC e comprimento da cabeça como sendo as variáveis explicativas da variação no tamanho do corpo.

Quanto à *Elachistocleis cesarii*, 170 indivíduos foram medidos, compreendendo 78 fêmeas e 92 machos (Tabela 3). Houve diferença significativa (Figura 9) no tamanho isométrico do corpo (ANOVA: $F_{1, 296} = 16,905$, $P < 0,0001$). A Regressão Logística indicou diferenças significativas na forma do corpo entre os sexos, porém o modelo não foi significativo ($\chi^2 =$

146,52, $df= 3$, $P < 0,097$). Apesar disso, pelo método *model averaging*, a variação no tamanho corporal entre os sexos foi explicada principalmente pelo CRC e altura da cabeça (Tabela 6). A seleção manual confirmou o CRC e altura da cabeça como sendo as variáveis explicativas da variação no tamanho do corpo.

Comprimento da presa e largura da mandíbula por sexo

Para fêmeas de *Physalaemus centralis* (Figura 1), o comprimento da presa ingerida foi relacionado com a largura da mandíbula do anuro ($R^2 = 0,223$, $P < 0,0001$). O modelo da regressão linear foi significativo pela ANOVA empregada ($F = 19,49$, $P < 0,0001$). Para machos de *P. centralis* (Figura 1), o comprimento da presa ingerida também foi relacionado com a largura da mandíbula do anuro ($R^2 = 0,222$, $P < 0,0001$). O modelo da regressão linear foi significativo segundo a ANOVA empregada ($F = 29,65$, $P < 0,0001$).

Nas fêmeas de *Physalaemus cuvieri* (Figura 2), o comprimento da presa ingerida estava relacionado com a largura da mandíbula do indivíduo ($R^2 = 0,183$, $P = 0,047$). Pela ANOVA, o modelo da regressão linear foi significativo ($F = 4,47$, $P = 0,047$). Da mesma maneira, para machos de *P. cuvieri* (Figura 2), o comprimento da presa ingerida também estava relacionado com a largura da mandíbula do indivíduo ($R^2 = 0,217$, $P = 0,005$). O modelo da regressão linear foi significativo pela ANOVA empregada ($F = 9,17$, $P = 0,005$).

Em fêmeas de *Elachistocleis cesarii* (Figura 3), o comprimento da presa ingerida não estava relacionado com a largura da mandíbula do anuro ($R^2 = 0,049$, $P = 0,071$). Pela ANOVA, o modelo da regressão linear não foi significativo. ($F = 3,36$, $P = 0,071$). Muito pouco da

variação no comprimento da presa foi explicada pela largura da mandíbula. Para machos de *E. cesarii* (Figura 3), o comprimento da presa ingerida estava relacionado com a largura da mandíbula do anuro ($R^2 = 0,09$, $P = 0,009$). O modelo da regressão linear foi significativo pela ANOVA empregada ($F = 7,288$, $P = 0,009$). Porém, muito pouco da variação no comprimento da presa foi explicada pela largura da mandíbula.

Tamanho corporal e volume das presas por sexo

Em fêmeas de *Physalaemus centralis* (Figura 4), a raiz cúbica do volume das presas ingeridas estava relacionada com o comprimento rostro-cloacal do indivíduo ($R^2 = 0,27$, $P < 0,0001$). O modelo da regressão linear foi significativo com o emprego da ANOVA ($F = 21,49$, $P < 0,0001$). Para machos de *P. centralis* (Figura 4), a raiz cúbica do volume das presas ingeridas também obteve relação com o comprimento rostro-cloacal do indivíduo ($R^2 = 0,193$, $P < 0,0001$). O modelo da regressão linear foi significativo ($F = 23,22$, $P < 0,0001$) pela ANOVA.

Nas fêmeas de *Physalaemus cuvieri* (Figura 5), a raiz cúbica do volume das presas ingeridas não apresentou relação com o comprimento rostro-cloacal do anuro ($R^2 = 0,023$, $P = 0,513$). O modelo da regressão linear não foi significativo depois de realizada a ANOVA ($F = 0,44$, $P = 0,513$). Muito pouco da variação na raiz cúbica do volume das presas foi explicada pelo comprimento rostro-cloacal. Nos machos de *P. cuvieri* (Figura 5), a raiz cúbica do volume das presas ingeridas estava relacionada com o comprimento rostro-cloacal do anuro ($R^2 = 0,152$, $P = 0,021$). O modelo da regressão linear foi significativo segundo a ANOVA empregada ($F = 5,92$, $P = 0,021$).

Para fêmeas de *Elachistocleis cesarii* (Figura 6), a raiz cúbica do volume das presas ingeridas não apresentou relação com o comprimento rostro-cloacal do indivíduo ($R^2 = 0,036$, $P = 0,128$). Pela ANOVA, o modelo da regressão linear não foi significativo ($F = 2,38$, $P = 0,128$). Muito pouco da variação na raiz cúbica do volume das presas foi explicada pelo comprimento rostro-cloacal. Para machos de *E. cesarii* (Figura 6), também não houve relação entre a raiz cúbica do volume das presas ingeridas e o comprimento rostro-cloacal do indivíduo ($R^2 = 0,013$, $P = 0,352$). A ANOVA também não mostrou significância para o modelo da regressão linear ($F = 0,88$, $P = 0,352$). Muito pouco da variação na raiz cúbica do volume das presas foi explicada pelo comprimento rostro-cloacal.

Diferenças no comprimento e volume das presas entre os sexos

Não foram encontradas diferenças significativas entre os comprimentos de presas ingeridas por machos e fêmeas de *Physalaemus centralis*, pelo teste de Kruskal-Wallis empregado com o ranqueamento dos dados ($\chi^2 = 11,658$, $df = 14$, $P = 0,634$). Ainda não foram encontradas diferenças significativas entre os comprimentos de presas ingeridas por machos e fêmeas de *Physalaemus cuvieri*, pelo emprego do teste de Kruskal-Wallis com o ranqueamento dos dados ($\chi^2 = 8,748$, $df = 9$, $P = 0,461$). A espécie *Elachistocleis cesarii* também não apresentou diferenças significativas entre os comprimentos de presas ingeridas por machos e fêmeas, segundo o teste de Kruskal-Wallis empregado com o ranqueamento dos dados ($\chi^2 = 8,616$, $df = 10$, $P = 0,569$).

Quanto ao volume das presas ingeridas, *Physalaemus centralis* não apresentou diferenças significativas entre os sexos ($\chi^2 = 47,911$, $df = 52$, $P = 0,635$). Em *Physalaemus cuvieri* também

não há diferenças significativas entre machos e fêmeas ($\chi^2 = 18,249$, $df = 18$, $P = 0,439$).

Resultado semelhante foi encontrado para *Elachistocleis cesarii* ($\chi^2 = 56,072$, $df = 59$, $P = 0,584$).

Discussão

Dimorfismo Sexual no Tamanho Corporal

As fêmeas são maiores que os machos em 90% das espécies de anuros (Shine, 1979). Em todas as espécies estudadas as fêmeas foram maiores que os machos. Muitas tentativas foram feitas para explicar esse padrão como sendo consequência de seleção sexual (Shine 1989). Shine (1979) sugeriu que os machos são maiores que as fêmeas em espécies onde os machos estão envolvidos em combates físicos entre si, com o objetivo de adquirir territórios ou fêmeas reprodutivas. Apenas no gênero *Physalaemus* foram relatados combates entre machos por fêmeas ou territórios (Ryan 1980, 1983; Ryan & Rand 1990). Woolbright (1983) propôs que a seleção sexual favorece machos maiores. Em espécies com reprodução prolongada, machos maiores são favorecidos, enquanto restrições energéticas limitam o tamanho corporal do macho, dependendo da duração da estação reprodutiva e da estação de crescimento. Entre as espécies estudadas, os machos foram menores que as fêmeas, sugerindo que podem ter sofrido restrições energéticas que afetam o crescimento. Machos podem ser menores em *E. cesarii* devido às espécies do gênero também apresentarem reprodução explosiva após fortes chuvas (Wells 1977), como foi o caso dos indivíduos coletados, e espécies nestas condições de reprodução em curto período de tempo tem crescimento limitado para machos (Woolbright 1983). Uma espécie de hilídeo, que

tem reprodução explosiva, também apresentou forte dimorfismo sexual, com fêmeas maiores que machos (Vrcibradic *et al* 2009).

Usualmente existe um balanço energético entre crescimento e reprodução, onde as fêmeas dedicam primeiramente mais tempo e energia para atingir um tamanho corporal grande que posteriormente vai proporcionar uma ninhada maior, após atingir esse tamanho, a maior parte da energia é dedicada à reprodução (Collins 1975; Crump 1974; Crump & Kaplan 1979; Davies & Halliday 1977; Howard 1978; Hulse 1979; Oplinger 1966; Salthe & Duellman 1973). Este padrão também foi encontrado entre as espécies estudadas; as fêmeas podem ter sido maiores devido a vantagens reprodutivas. Apesar de um tamanho de ovo maior em *Hyla crucifer* resultar num girino maior na eclosão, estes indivíduos não tiveram benefícios durante a metamorfose: não aumentaram a taxa de sobrevivência nem metamorfosearam mais rápido (Crump 1984); contudo, girinos maiores de *Bombina variegata* metamorfosearam mais rápido que girinos menores de *B. bombina* (Rafinska 1991). Um tamanho de ovo variável pode aumentar o valor adaptativo de uma fêmea, produzindo alguns ovos pequenos ela pode aumentar sua fecundidade, uma consequência importante num ambiente larval incerto (Crump 1984). O tamanho de ovo ótimo é definido por fatores ambientais, onde a variação na qualidade do ambiente larval favorece diferentes estratégias reprodutivas (Berven & Chadra 1988). O maior tamanho da fêmea pode ser beneficiado por um maior número de indivíduos pequenos na ninhada ou um menor número de indivíduos de maior tamanho, dependendo das circunstâncias ambientais.

Monet & Cherry (2002) acreditam que o dimorfismo sexual pode ser explicado pela história de vida de machos e fêmeas. As diferenças no tamanho corporal entre machos e fêmeas podem ser explicadas pelas diferenças entre os sexos na média de idade em que se reproduzem,

ou seja, a estrutura etária da população determinaria o dimorfismo sexual. Em alguns casos as fêmeas são maiores porque são mais velhas e tiveram mais tempo para crescer. As taxas de crescimento para cada sexo também são importantes e influenciam o tempo de maturação sexual (Arantes, 2010), fêmeas do mesmo gênero de anuro se diferenciaram nas taxas de crescimento e tempo de maturação sexual. Estas características da história de vida dos anuros podem estar determinando as diferenças de tamanho entre os sexos nas espécies estudadas, os machos sempre menores que as fêmeas.

Evidências sugerem que a vocalização dos anuros machos pode ser a atividade que demanda mais energia entre os vertebrados ectotérmicos (Bucher *et al.* 1982; Taigen & Wells, 1985). Além disso, machos de anuros não se alimentam enquanto estão vocalizando (Woolbright, 1985), reduzindo o sucesso de forrageio total (Woolbright & Stewart, 1987). Townsend (1984) relatou que machos em reprodução podem perder 20% de massa corporal durante este período. Parece provável que a soma de todos estes efeitos pode deplecionar uma considerável quantidade de energia que seria disponibilizada para o crescimento (Woolbright, 1989), esta também sendo uma possível explicação para os machos das espécies estudadas não crescerem tanto quanto as fêmeas.

Análises de tamanho que relacionaram o sucesso reprodutivo de machos e fêmeas em *Eleutherodactylus coqui* não parecem explicar porque as fêmeas devem ser maiores que os machos; embora animais maiores de ambos os sexos tenham um rendimento reprodutivo maior que os animais menores, o aumento no sucesso reprodutivo com o tamanho do corpo parece ser mais rápido em machos do que em fêmeas (Woolbright, 1989). Esta análise sugere que machos das espécies estudadas poderiam ser maiores, devido à maior vantagem de um corpo grande em machos, mas na natureza acontece o contrário.

Diferenças no tamanho da cabeça podem ser devidas à seleção sexual: em *Physalaemus pustulosus*, as interações físicas entre machos são para manter o espaçamento inter-individual (Ryan 1980; Ryan 1983); machos com cabeças maiores podem ter vantagem para conseguir territórios maiores e melhores e atrair mais fêmeas pela vocalização (Ryan & Rand 1990). As espécies de *Physalaemus* estudadas apresentam cabeças maiores nos machos, corroborando a hipótese testada de diferença no tamanho da cabeça entre os sexos, sendo a seleção sexual a possível explicação. Em *Elachistocleis cesarii*, houve uma exceção, as fêmeas tiveram cabeças maiores.

Em algumas espécies de lagarto, as fêmeas tiveram cabeças menores que os machos (Carothers 1984; Vitt & Cooper 1985, 1986), as diferenças entre os sexos apareceram após a maturação sexual e foram atribuídas a uma diminuição na taxa de crescimento da cabeça das fêmeas e não a um crescimento maior na cabeça dos machos (Cooper Jr & Vitt 1989); as fêmeas direcionaram o crescimento para o corpo, o que traz uma vantagem reprodutiva para elas, produzindo uma ninhada maior, sendo esta também uma possível explicação para as cabeças das fêmeas de *Physalaemus* serem menores.

Rodrigues *et al* (2003) e Thomé & Brasileiro (2007) encontraram dimorfismo sexual no tamanho corporal em espécies do gênero *Elachistocleis*, as fêmeas foram maiores que os machos; mesmo resultado encontrado para as espécies estudadas, indicando um efeito do conservatismo filogenético. Garda *et al* (2006, 2007) também relataram que as fêmeas são maiores que os machos, mas não encontraram diferenças significativas na forma do corpo entre os sexos de *Lysapsus limellum* (Hylidae) e *Pipa arrabali* (Pipidae). Em *Adenolotus brevis* (Myobatrachidae) foi encontrado um dimorfismo sexual extremo, porém com os machos sendo maiores que as fêmeas e diferentes na forma do corpo (Katsikaros & Shine 1997). *Rhinella*

rubescens e *R. schneideri* também apresentaram diferenças na forma do corpo (Arantes 2010), assim como encontrado para *E. cesarii* neste trabalho.

Dimorfismo Sexual na Dieta

As diferenças em tamanho corporal nas espécies estudadas, e na forma do corpo em *Elachistocleis cesarii* poderiam levar a um dimorfismo sexual na dieta, porém não houve diferença nos tamanhos e volumes de presas ingeridos entre os sexos, o que não corrobora a explicação ecológica (segregação de nicho intraespecífica) para o dimorfismo sexual no tamanho corporal (Schoener 1982; Selander 1966, 1972; Partridge & Green 1985). A consistência das presas de machos e fêmeas analisadas em uma espécie de lagarto não apresentou diferenças (Herrel *et al* 1999), não sendo necessárias forças de mordida diferentes entre os sexos, então as diferenças nos tamanhos das cabeças foram atribuídas à seleção sexual. Em outra espécie de lagarto, o dimorfismo sexual no tamanho corporal e na composição da dieta não teve uma origem ecológica, porque as diferenças surgiram primeiramente por seleção sexual (Perry, 1996). O fato de não haverem diferenças nos tamanhos e volumes das presas ingeridas para cada sexo nas espécies estudadas, também leva a crer que o dimorfismo no tamanho corporal e da cabeça nas espécies estudadas é devido à seleção sexual. Em *Adenolotus brevis*, as diferenças morfológicas entre machos e fêmeas não implicaram também em diferenças na composição da dieta (Katsikaros & Shine 1997), as características morfológicas relativas aos machos também são atribuídas à seleção sexual, aumentaram o sucesso de encontros com fêmeas, e não influenciaram na dieta, não segregando recursos entre os sexos, o que parece ser o caso das espécies estudadas.

Ficou evidente que para ambos os sexos de *Elachistocleis cesarii*, a morfologia do corpo e da cabeça não é importante na definição dos tamanhos e volumes de presas ingeridos; devido à especialização em cupins e formigas (Berezategui *et al* 2007; Solé *et al* 2002; Lopez *et al* 2007), que são tipos de presas pequenas. O fato das fêmeas serem maiores no tamanho corporal e da cabeça, também não proporcionou uma vantagem na manipulação de presas maiores, estas também ingerindo presas pequenas, não havendo explicação na ecologia alimentar para fêmeas serem maiores em tamanho corporal e da cabeça, sendo a seleção sexual ou vantagem reprodutiva em fêmeas maiores a explicação mais provável (Thomé & Brasileiro 2007; Crump & Kaplan 1979; Prado *et al* 2000). Para as demais espécies estudadas houve um padrão, onde a morfologia da cabeça explicou o comprimento da presa ingerida, deixando clara esta relação entre a medida das presas e a morfometria da cabeça do anuro para ambos os sexos. Biavati *et al* (2004) não encontraram diferenças nos números e volumes das presas ingeridas entre os sexos de *Epipedobates flavopictus*, machos e fêmeas apresentando dietas semelhantes, assim como encontrado para as espécies estudadas.

Vicent *et al* (2004) mostraram que diferenças no tamanho da cabeça levaram ao dimorfismo no tipo e tamanho de presas consumidos entre os sexos de serpentes; estas diferenças permitem aos sexos explorarem presas de diferentes tipos e tamanhos (Camilieri & Shine, 1990; Houston & Shine 1993; Shine *et al* 1996), reduzindo a competição intraespecífica por recursos (Slatkin, 1984; Shine, 1989; Shine *et al* 1998). Aparentemente, as diferenças em tipos e tamanhos de presas entre os sexos são mais frequentes em serpentes, devido às características peculiares na morfologia da cabeça, que permitem a segregação de nicho ecológico intra-específica; as diferenças no tamanho da cabeça entre os sexos dos anuros estudados não permitem segregação de nicho ecológico, baseado em tamanho e volume de presas.

Conclusões

Todas as espécies apresentaram dimorfismo sexual no tamanho corporal e da cabeça. As fêmeas foram maiores que os machos, fêmeas de *Elachistocleis cesarii* também tiveram cabeças maiores, mas as cabeças das fêmeas das espécies de *Physalaemus* foram menores. Não há diferenças no comprimento e volume das presas adquiridas entre os sexos em todas as espécies estudadas, então o dimorfismo no tamanho corporal e da cabeça é devido à seleção sexual ou vantagens reprodutivas, não tendo base na segregação de nicho alimentar intra-específica. A morfometria da cabeça está relacionada com a medida da presa igualmente entre os sexos, com exceção de *E. cesarii*, que não apresentou relação devido à especialização em presas pequenas.

Referências Bibliográficas

- Arantes, I. C. 2010. Dimorfismo sexual, crescimento e longevidade de *Rhinella rubescens* e *R. schneideri* (Anura: Bufonidae) no Cerrado do Brasil central. Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília.
- Berazategui, M., A. Camargo & R. Maneyro. 2007. Environmental and seasonal variation in the diet of *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838) (Anura: Microhylidae) from Northern Uruguay. *Zoological Science* 24: 225-231.
- Berven, K. A. & B. G. Chandra. 1988. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). *Oecologia* 75(1): 67-72.
- Biavati, G. M., H. C. Wiederhecker & G. R. Colli. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology* 38(4): 510-518.
- Bucher, T. L., M. J. Ryan & G. A. Bartholomew. 1982. Oxygen consumption during resting, calling, and nest-building in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Physiological Zoology* 55: 10-22.

- Burnaby, T. P. 1966. Growth-Invariant Discriminant Functions and Generalized Distances. *Biometrics* 22: 96-110.
- Camilleri, C. & R. Shine. 1990. Sexual dimorphism and dietary divergence: differences in trophic morphology between male and female snakes. *Copeia* 3: 649–658.
- Carothers, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *The American Naturalist* 124(2): 244-254.
- Clutton-Brock, T. H., P. H. Harvey & B. Rudder. 1977. Sexual dimorphism, sociometric sex ratio and body weight in primates. *Nature* 269: 797-799.
- Collins, J. P. 1975. A comparative study of the life history strategies of a community of frogs. Ph.D. Dissertation, University of Michigan, Ann Arbor.
- Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2.0. User's guide and applications published at: <http://viceroy.eeb.unconn.edu/estimates>.
- Cooper Jr, W. E. & L. J. Vitt. 1989. Sexual dimorphism of head and body size in an iguanid lizard: paradoxical results. *The American Naturalist* 133(5): 729-735.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History University of Kansas* 61:1-68.
- Crump, M.L. & R. H. Kaplan. 1979. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). *Copeia* 1979: 626-635.
- Crump, M. L. 1984. Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Copeia* 1984(2): 302-308.
- Davies, N. B. & T. R. Halliday. 1977. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature* 269: 56-58.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. Baltimore, USA.
- Garda, A. A., G. C. Costa, F. G. R. França & D. O. Mesquita. 2007. Ecology of *Lysapsus limellum* in the Brazilian Amazon river basin. *Herpetological Journal* 17: 141-148.
- Garda, A. A., G. M. Biavati & G. C. Costa. 2006. Sexual dimorphism, female fertility, and diet of *Pipa arrabali* (Anura: Pipidae) in Serra do Cachimbo, Pará, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 1(1): 20-24.

- Ghiselin, M. T. 1974. *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley.
- Gilbert, J. J. & C. E. Williamson. 1983. Sexual dimorphism in zooplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 1-33.
- Herrel, A., L. Spithoven, R. Van Damme & F. De Vree. 1999. Sexual dimorphism of head size in *Gallotia galloti*: Testing the niche divergence hypothesis by functional analyses. *Functional Ecology* 13(3): 289-297.
- Howard, R. D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.
- Houston, D. & R. Shine. 1993. Sexual Dimorphism and Niche Divergence: Feeding Habits of the Arafura Filesnake. *Journal of Animal Ecology* 62(4): 737-748.
- Howard, R. D. 1981. Sexual dimorphism in bullfrogs. *Ecology*, New York 62(2): 303-310.
- Hulse, A. C. 1979. Notes on the biology of *Pleurodema cinerea* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) in northwestern Argentina. *Journal of Herpetology* 13:153-156.
- Jolicouer, P. 1963. The Multivariate Generalization of the Allometry Equation. *Biometrics* 19: 497-499.
- Katsikaros, K. & R. Shine. 1997. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura:Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 39-51.
- López, J. A., R. Ghirardi, P. A. Scarabotti & M. C. Medrano. 2007. Feeding ecology of *Elachistocleis bicolor* in a riparian locality of the middle Paraná River. *The Herpetological Journal* 17(1): 48-53.
- Madsen, T. & R. Shine. 1993. Phenotypic plasticity in body sizes and sexual size dimorphism in european grass snakes. *Evolution* 47(1): 321-325.
- Monet, J. M. & M. I. Cherry. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 269: 2301-2307.
- Martins, M. & C. F. B. Haddad. 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 9(1): 49-60.
- Oplinger, C. S. 1966. Sex ratio, reproductive cycles, and time of ovulation in *Hyla crucifer* crucifer Wied. *Herpetologica* 22: 276-283.

- Partridge, L. & P. Green. 1985. Intraspecific feeding specialization and population dynamics. In: R. M. Sibly and R. H. Smith(eds.), Behavioral Ecology. Ecological Consequences of Adaptive Behaviour p. 207-226. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- Pearson, D., R. Shine & R. How. 2002. Sex-specific niche partitioning and sexual size dimorphism in Australian pythons (*Morelia spilota imbricata*). Biological Journal of the Linnean Society 77: 113-125.
- Perry, G. 1996. The evolution of sexual dimorphism in the lizard *Anolis polylepis* (Iguania): Evidence from intraspecific variation in foraging behavior and diet. Canadian Journal of Zoology 74: 1238-1245.
- Prado, C. P. A.; M. Uetanabaro & F. S. Lopes. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. Journal of Herpetology, Saint Louis 34(1): 135-139.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rafinska, A. 1991. Reproductive biology of the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura: Discoglossidae): egg size, clutch size and larval period length differences. Biological Journal of the Linnean Society 43: 197-210.
- Rodrigues, D. J., F. S. Lopes & M. Uetanabaro. 2003. Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura: Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. Iheringia, Série Zoológica, Porto Alegre 93(4): 365-371.
- Rohlf, F. J. e Bookstein, F. L. 1987. A Comment on Shearing as a Method for "size correction". Systematic Zoology 36: 356-367.
- Ryan, M. J. 1980. Female mate choice in a Neotropical frog. Science 209: 523-525.
- Ryan, M. J. 1983. Sexual Selection and Communication in a Neotropical Frog , *Physalaemus pustulosus*. Evolution 37(2): 261-272.
- Ryan, M. J. & A. S. Rand. 1990. The Sensory Basis of Sexual Selection for Complex Calls in the Tungara Frog, *Physalaemus pustulosus* (Sexual Selection for Sensory Exploitation). Evolution 44(2): 305-314.
- Salthe, S. N. & W. E. Duellman. 1973. Qualitative constraints associated with reproductive mode in anurans. Pages 229-249 In: J. L. Vial, ed. Evolutionary Biology of the Anurans. University of Missouri Press, Columbia.

- Schoener, T. W. 1982. Intraspecific variation in home range size in some *Anolis* lizards. *Ecology* 63: 809-823.
- Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68: 113-151.
- Selander, R. K. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: B. Campbell (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*, p. 180-230. Aldine Publ. Co., Chicago.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia* 1979(2): 297-306.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A Review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64(4): 419-461.
- Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist* 138(1): 103-122.
- Shine, R., P. S. Harlow, W. R. Branch & J. K. Webb. 1996. Life on the lowest branch: Sexual dimorphism, diet, and reproductive biology of an African twig snake, *Thelotornis capensis* (Serpentes, Colubridae). *Copeia* 1996(2): 290-299.
- Shine, R., P. S. Harlow, J. S. Keogh & Boeadi. 1998. The influence of sex and body size on food habits of a tropical snake, *Python reticulatus*. *Functional Ecology* 12: 248-258.
- Slatkin, M. 1984. Ecological Causes of Sexual Dimorphism. *Evolution* 38(3): 622-630.
- Sole, M., J. Ketterl, M. Di-Bernardo & A. Kwet. 2002. Ants and termites are the diet of the microhylid frog *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) at an araucarian forest in Rio Grande do Sul, Brazil. *Herpetological Bulletin* 79: 14-17.
- Somers, K. M. 1986. Multivariate Allometry and Removal of Size With Principal Component Analysis. *Systematic Zoology* 35: 359-368.
- Taigen, T. L. & K. D. Wells. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology B* 155: 163-170.
- Thomé, M. T. C. & C. A. Brasileiro. 2007. Dimorfismo sexual, uso do ambiente e abundância sazonal de *Elachistocleis cf. ovalis* (Anura: Microhylidae) em um remanescente de Cerrado no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 7(1): 27-36.
- Townsend, D. S. 1984. The Adaptive Significance of Male Parental Care in a Neotropical Frog. Ph.D. Dissertation, State University of New York, Albany.

- Trivers, R. L. 1976. Sexual selection and resource-accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30: 253-269.
- Vicent, S. E., A. Herrel & D. J. Irschick. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264: 53-59.
- Vitt, L. J. & W. E. Cooper, Jr. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: an example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology* 63: 995-1002.
- Vitt, L. J. & W. E. Cooper, Jr. 1986. Skink reproduction and sexual dimorphism: *Eumeces fasciatus* in the southeastern United States, with notes on *Eumeces inexpectatus*. *Journal of Herpetology* 20: 65-76.
- Vrcibradic, D., R. L. Teixeira & V. N. T. Borges-Júnior. 2009. Sexual dimorphism, reproduction and diet of the casque-headed treefrog *Itapotihyla langsdorffii* (Hylidae: Lophiohylini). *Journal of Natural History* 43(35-36): 2245-2256.
- Woolbright, L. L. & M. M. Stewart. 1987. Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: the cost of calling. *Copeia* 1987(1): 69-75.
- Woolbright, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *American Naturalist* 121: 110-119.
- Woolbright, L. L. 1985. Patterns of nocturnal movement and calling by the tropical frog *Eleutherodactylus coqui*. *Herpetologica* 41: 1-9.
- Woolbright, L. L. 1989. Sexual Dimorphism in *Eleutherodactylus coqui*: Selection Pressures and Growth Rates. *Herpetologica* 45(1): 68-74.

Tabelas

Tabela 1. Média e desvio padrão das variáveis morfométricas de *Physalaemus centralis* na taxocenose. Os números em parênteses são referentes às variáveis transformadas (sem influência do tamanho corporal).

	Macho (n=181)	Fêmea (n=117)
Comprimento rostro-cloacal	30,51 ± 3,71 (0,42 ± 0,024)	31,68 ± 3,38 (0,45 ± 0,02)
Comprimento da cabeça	8,70 ± 1,21 (- 0,12 ± 0,03)	8,37 ± 0,91 (-0,12 ± 0,02)
Largura da cabeça	9,08 ± 1,38 (- 0,10 ± 0,02)	8,84 ± 1,09 (-0,10 ± 0,02)
Altura da cabeça	7,29 ± 1,46 (- 0,20 ± 0,04)	6,67 ± 0,92 (-0,22 ± 0,03)

Tabela 2. Média e desvio padrão das variáveis morfométricas de *Physalaemus cuvieri* na taxocenose. Os números em parênteses são referentes às variáveis transformadas (sem influência do tamanho corporal).

	Macho (n=57)	Fêmea (n=55)
Comprimento rostro-cloacal	29,55 ± 3,42 (0,42 ± 0,02)	31,70 ± 3,01 (0,46 ± 0,02)
Comprimento da cabeça	8,52 ± 0,99 (- 0,11 ± 0,03)	8,27 ± 0,79 (- 0,13 ± 0,03)
Largura da cabeça	8,73 ± 1,18 (- 0,10 ± 0,02)	8,83 ± 0,99 (- 0,10 ± 0,02)
Altura da cabeça	6,98 ± 1,42 (- 0,21 ± 0,04)	6,59 ± 1,01 (- 0,23 ± 0,04)

Tabela 3. Média e desvio padrão das variáveis morfométricas de *Elachistocleis cesarii* na taxocenose. Os números em parênteses são referentes às variáveis transformadas (sem influência do tamanho corporal).

	Macho (n=92)	Fêmea (n=78)
Comprimento rostro-cloacal	26,95 ± 2,16 (0,51 ± 0,02)	30,53 ± 3,87 (0,54 ± 0,02)
Comprimento da cabeça	6,21 ± 0,46 (- 0,12 ± 0,02)	6,39 ± 0,65 (- 0,14 ± 0,02)
Largura da cabeça	6,69 ± 0,51 (- 0,09 ± 0,02)	6,92 ± 0,75 (- 0,10 ± 0,02)
Altura da cabeça	4,21 ± 0,55 (- 0,29 ± 0,04)	4,43 ± 0,60 (- 0,30 ± 0,04)

Tabela 4. Modelo médio e melhor modelo mínimo da relação entre sexo e quatro variáveis da forma do corpo de *Physalaemus centralis* de Águas Emendadas - DF. Modelo médio calculado a partir de oito modelos cujo $\Delta AIC_c \ll 4$. Para o modelo mínimo, $AIC_c = 303,89$ e $w = 0,29$.

Parâmetro	Coefficiente médio	Erro-Padrão	Importância relativa	Coefficiente do modelo mínimo
Interseção	29,80	3,92		22,1
Comprimento rostro-cloacal	-51,00	29,60	0,88	-13,26
Comprimento da cabeça	13,80	29,40	0,46	-43,8
Largura da cabeça	27,00	31,00	0,75	-33,8
Altura da cabeça	11,90	29,10	0,54	-45,2

Tabela 5. Modelo médio e melhor modelo mínimo da relação entre sexo e quatro variáveis da forma do corpo de *Physalaemus cuvieri* de Águas Emendadas - DF. Modelo médio calculado a partir de sete modelos cujo $\Delta AIC_c \ll 4$. Para o modelo mínimo, $AIC_c = 109,85$ e $w = 0,31$.

Parâmetro	Coefficiente médio	Erro-Padrão	Importância relativa	Coefficiente do modelo mínimo
Interseção	31,80	6,27		19,3
Comprimento rostro-cloacal	-53,20	34,30	0,88	-121,0
Comprimento da cabeça	35,20	34,40	0,80	-32,3
Largura da cabeça	9,81	32,10	0,49	-53,3
Altura da cabeça	13,70	32,70	0,57	-50,5

Tabela 6. Modelo médio e melhor modelo mínimo da relação entre sexo e quatro variáveis da forma do corpo de *Elachistocleis cesarii* de Águas Emendadas - DF. Modelo médio calculado a partir de seis modelos cujo $\Delta AIC_c \ll 4$. Para o modelo mínimo, $AIC_c = 167,53$ e $w = 0,35$.

Parâmetro	Coefficiente médio	Erro- Padrão	Importância relativa	Coefficiente do modelo mínimo
Interseção	34,00	5,5		23,2
Comprimento rostro-cloacal	-57,20	37,5	0,87	-131,0
Comprimento da cabeça	24,10	36,50	0,52	-47,5
Largura da cabeça	28,00	38,1	0,52	-46,8
Altura da cabeça	-7,16	36,7	0,87	-79,2

Figuras

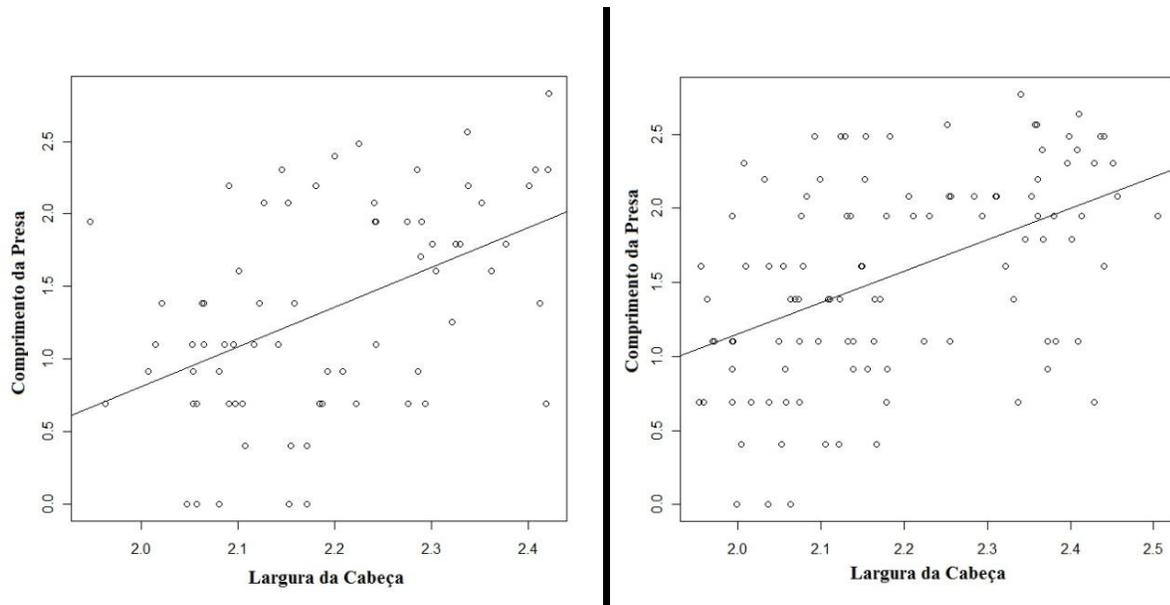


Figura 1. Relação entre a largura da cabeça e o comprimento da presa entre os sexos de *Physalaemus centralis*. Variáveis em logaritmo. Fêmeas à esquerda: $R^2 = 0,223$, $P < 0,0001$. $Y = -4,68x + 2,74$. Machos à direita: $R^2 = 0,222$, $P < 0,0001$. $Y = -3,08x + 2,11$

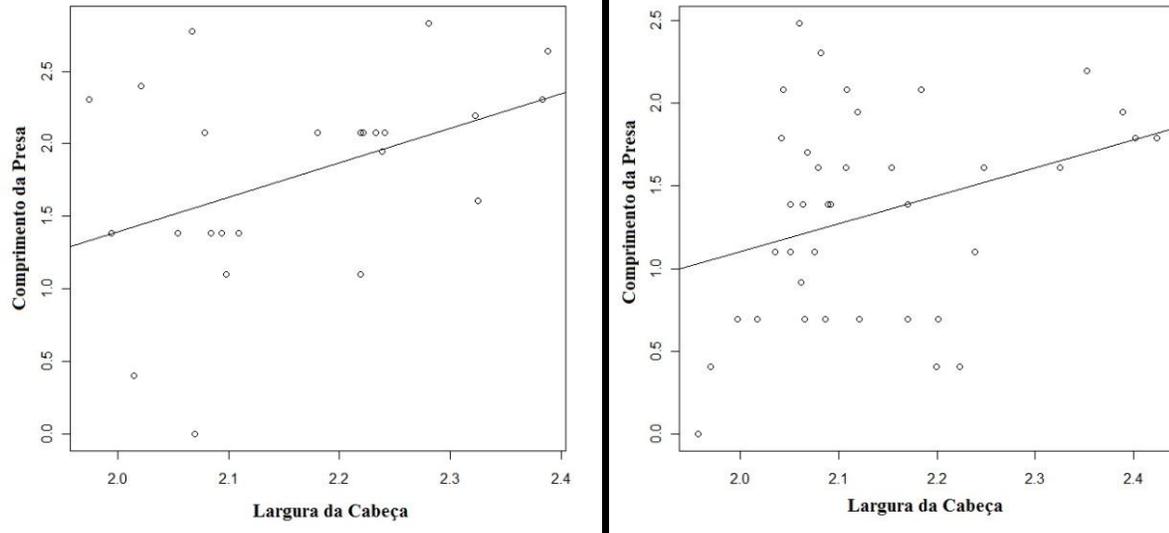


Figura 2. Relação entre a largura da cabeça e o comprimento da presa entre os sexos de *Physalaemus cuvieri*. Variáveis em logaritmo. Fêmeas à esquerda: $R^2 = 0,183$, $P = 0,047$. $Y = -1,93x + 1,75$. Machos à direita: $R^2 = 0,217$, $P = 0,005$. $Y = -3,36x + 2,18$.

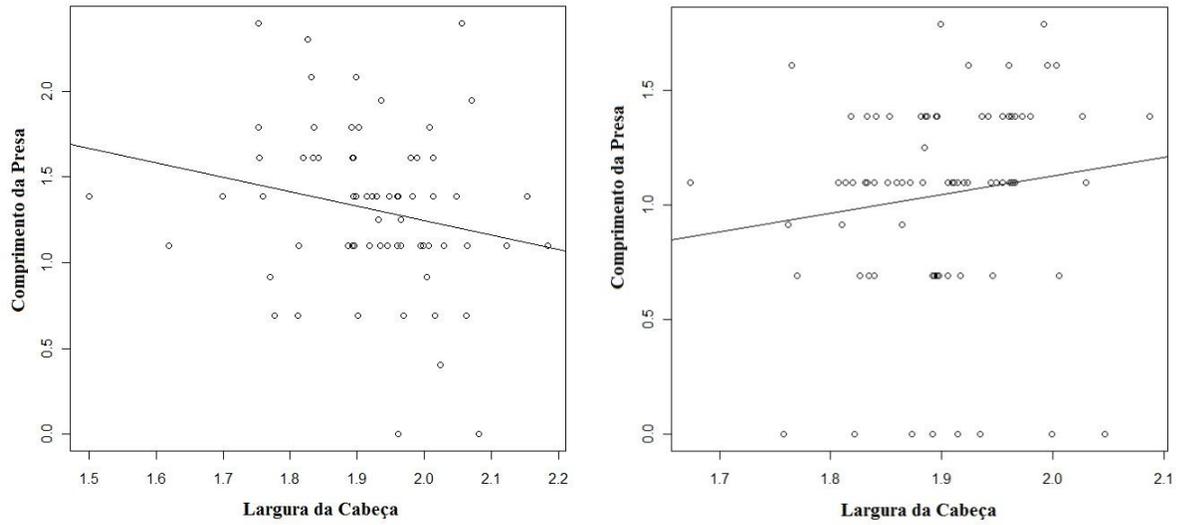


Figura 3. Relação entre a largura da cabeça e o comprimento da presa entre os sexos de *Elachistocleis cesarii*. Variáveis em logaritmo. Fêmeas à esquerda: $R^2 = 0,049$, $P = 0,071$. $Y = 2,78x - 0,75$. Machos à direita: $R^2 = 0,089$, $P = 0,008$. $Y = -2,08x + 1,67$.

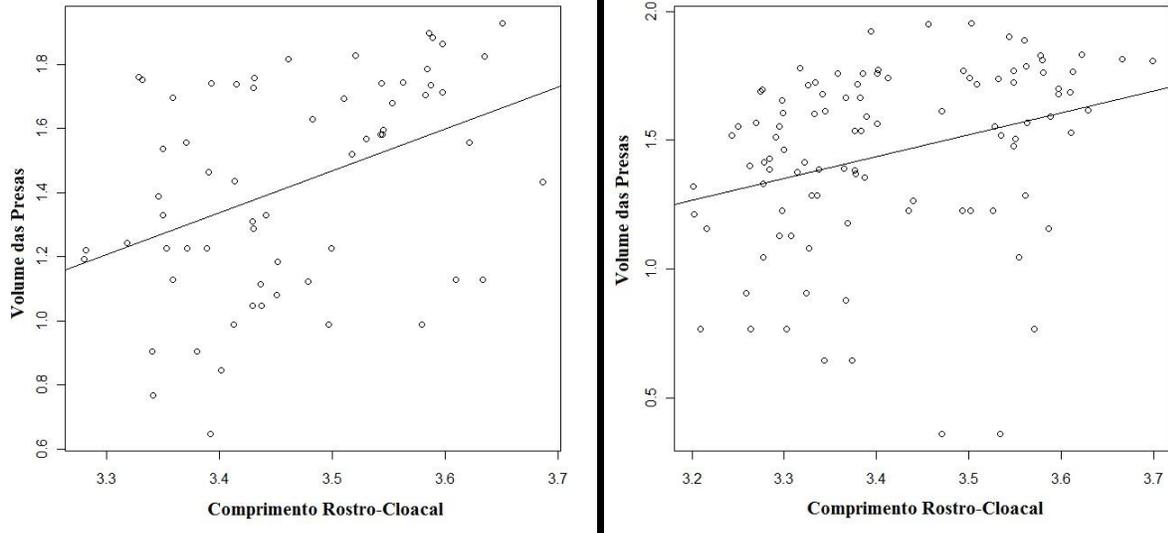


Figura 4. Relação entre o comprimento rostro-cloacal e a raiz cúbica do volume das presas entre os sexos de *Physalaemus centralis*. Variáveis em logaritmo. Fêmeas à esquerda: $R^2 = 0,27$, $P < 0,0001$. $Y = -4,39x + 1,68$. Machos à direita: $R^2 = 0,193$, $P < 0,0001$. $Y = -2,17x + 1,07$.

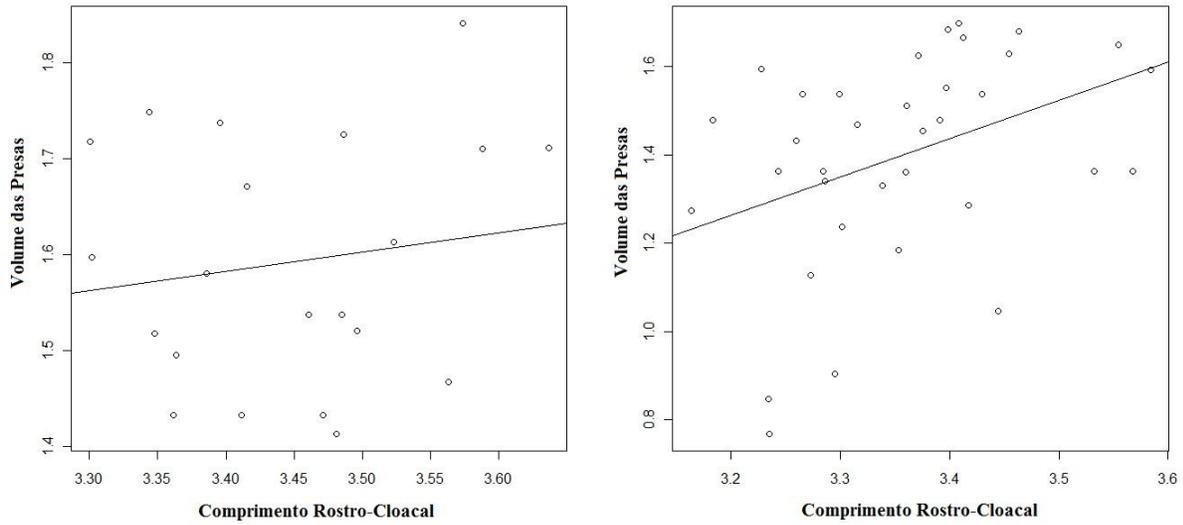


Figura 5. Relação entre o comprimento rostro-cloacal e a raiz cúbica do volume das presas entre os sexos de *Physalaemus cuvieri*. Variáveis em logaritmo. Fêmeas à esquerda: $R^2 = 0,023$, $P = 0,513$. $Y = 0,899x + 0,201$. Machos à direita: $R^2 = 0,152$, $P = 0,021$. $Y = -1,52x + 0,87$.

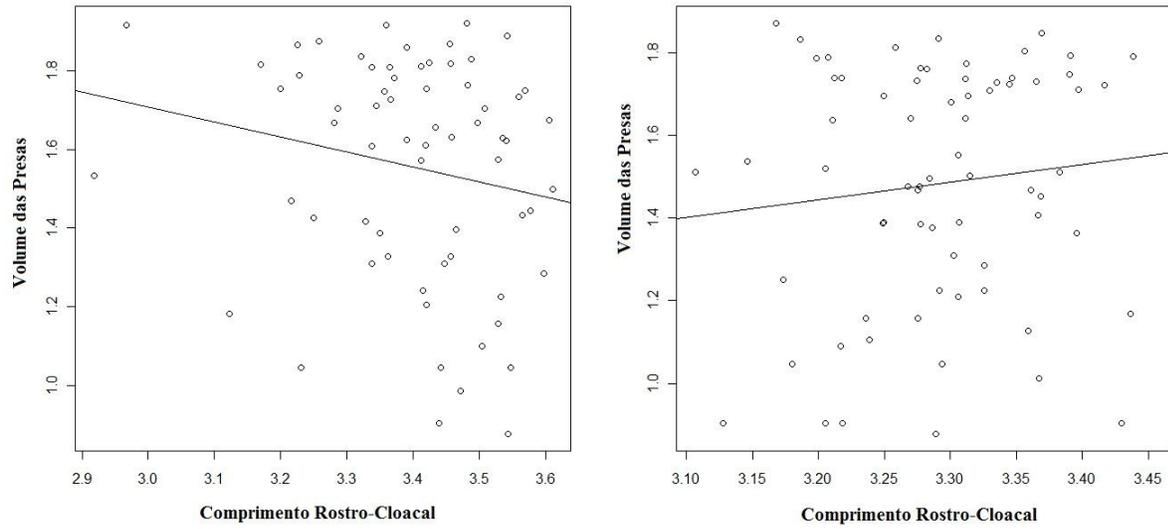


Figura 6. Relação entre o comprimento rostro-cloacal e a raiz cúbica do volume das presas entre os sexos de *Elachistocleis cesarii*. Variáveis em logaritmo. Fêmeas à esquerda: $R^2 = 0,036$, $P = 0,128$. $Y = 2,84x - 0,38$. Machos à direita: $R^2 = 0,013$, $P = 0,352$. $Y = 0,06x + 0,43$.

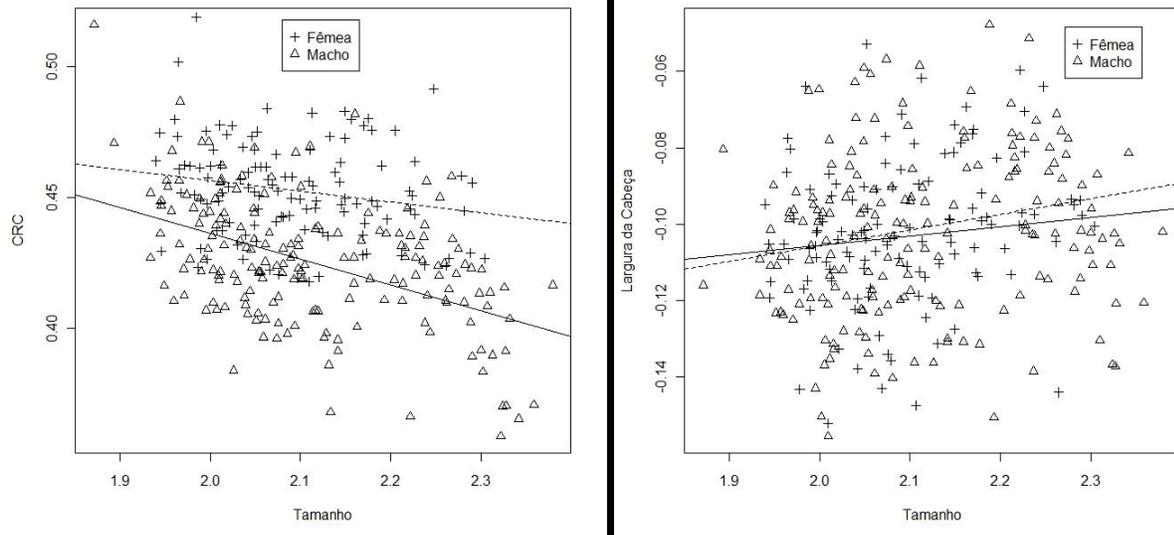


Figura 7. Esquerda: Relação entre a variável ajustada CRC com o tamanho corporal (vetor isométrico) de acordo com o sexo em *Physalaemus centralis*. Linha tracejada para fêmeas. Direita: Relação entre a variável ajustada largura da cabeça com o tamanho corporal (vetor isométrico) de acordo com o sexo em *Physalaemus centralis*. Linha tracejada para fêmeas.

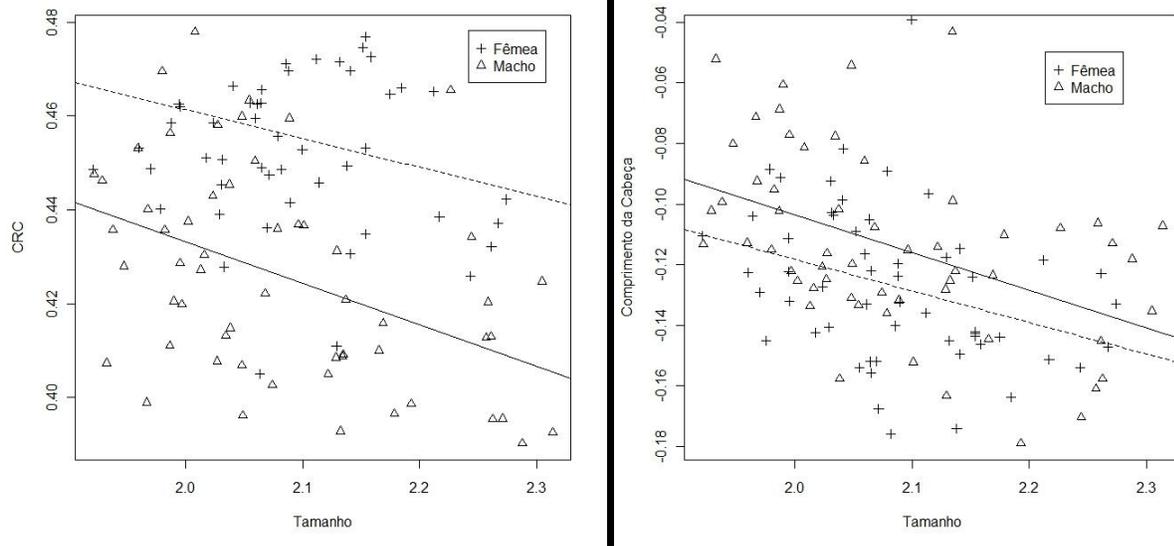


Figura 8. Esquerda: Relação entre a variável ajustada CRC com o tamanho corporal (vetor isométrico) de acordo com o sexo em *Physalaemus cuvieri*. Linha tracejada para fêmeas. Direita: Relação entre a variável ajustada comprimento da cabeça com o tamanho corporal (vetor isométrico) de acordo com o sexo em *Physalaemus cuvieri*. Linha tracejada para fêmeas.

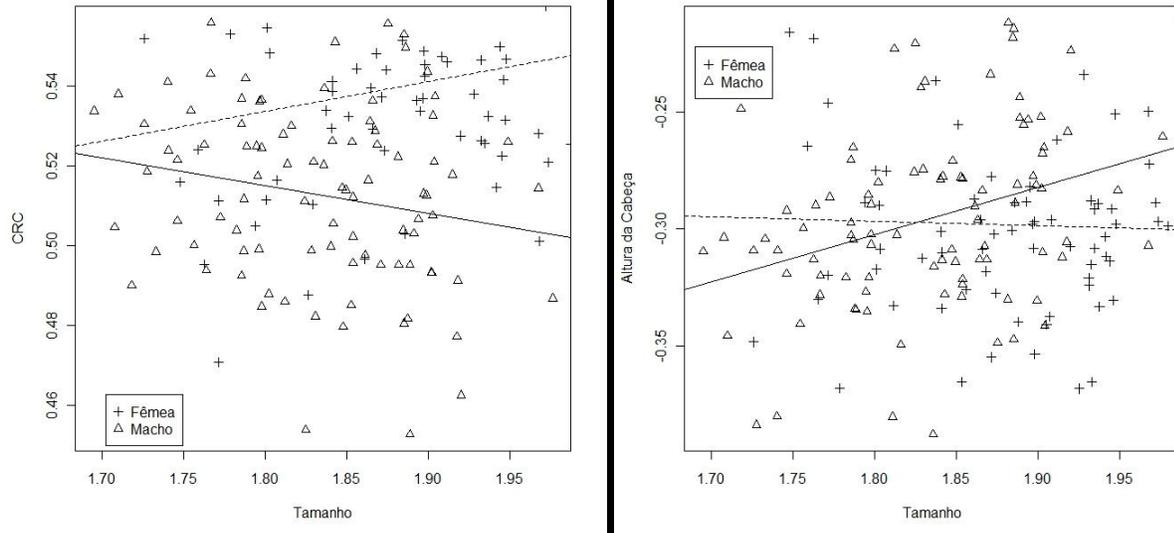


Figura 9. Esquerda: Relação entre a variável ajustada CRC com o tamanho corporal (vetor isométrico) de acordo com o sexo em *Elachistocleis cesarii*. Linha tracejada para fêmeas. Direita: Relação entre a variável ajustada altura da cabeça com o tamanho corporal (vetor isométrico) de acordo com o sexo em *Elachistocleis cesarii*. Linha tracejada para fêmeas.