



Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC
Departamento de Ciências Biológicas - DCB
Programa de Pós-Graduação em Zoologia - PPGZOO



Áurea Maria Felícia Trindade Claudio

Estudo filogenético da dieta do gênero *Leptodactylus*

ILHÉUS – BAHIA

2019

Áurea Maria Felícia Trindade Claudio

Estudo filogenético da dieta do gênero *Leptodactylus*

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, da Universidade Estadual de Santa Cruz como pré-requisito para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Victor Goyannes
Dill Orrico

ILHÉUS – BAHIA

2019

AGRADECIMENTOS

Ao meu querido avô João, minha estrelinha e maior exemplo de vida, por sempre torcer por mim e me incentivar.

Aos meus pais, Líbia e Wanderley, por embarcarem comigo nesse sonho e estarem sempre ao meu lado me dando forças para continuar a lutar. Obrigada pelo apoio incondicional e por acreditarem que eu seria capaz.

A meus amigos do AVA II, Tânia, Taís, Dona Rita e Karine, minha família baiana, pelas palavras de conforto e apoio quando eu mais precisava.

Aos meus amigos da UESC e PPGZOO que sempre torceram por mim.

Ao meu orientador, Victor Dill por toda paciência em me ajudar e guiar no decorrer desse trabalho.

Ao meu orientador de IC, Mirco Solé, sem ele eu jamais teria começado a trabalhar com anuros.

À Universidade Estadual de Santa Cruz por conceder a infraestrutura necessária para desenvolvimento da pesquisa.

Ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia pela oportunidade de cursar o mestrado.

Ao PROTAX pela bolsa concedida.

Enfim, a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a conclusão desse trabalho, o meu muito obrigada!

Estudo filogenético da dieta do gênero *Leptodactylus*

RESUMO

Acredita-se que espécies próximas filogeneticamente tendem a uma diferenciação de nicho ecológico a fim de evitar competição por determinado recurso. Entretanto, muitas vezes essa diferenciação é estudada baseando-se apenas em mecanismos recentes, quando muitas dessas adaptações podem ser entendidas em um contexto histórico. É nesse sentido que surge o termo “Ecologia Histórica”, onde há uma integração entre sistemática e ecologia para fornecimento de hipóteses mais concretas sobre padrões e processos evolutivos em determinados grupos. Como objetivo o presente trabalho pretende ir um pouco além do que se faz nos trabalhos de dieta atualmente, buscando avaliar a influência das relações filogenéticas na determinação da dieta em rãs do gênero *Leptodactylus*. Para tal, usamos dados de dieta obtidos da literatura disponível para construção de uma matriz em que as ordens das presas consumidas são os caracteres. Esses foram divididos de forma binária como ausentes ou presentes na dieta. Posteriormente essa matriz foi otimizada na proposta filogenética mais recente existente para o gênero *Leptodactylus* para que fossem feitas as análises. Os resultados do presente estudo, mesmo que de forma conservadora, permitem entender como o contexto histórico/ filogenético é capaz de influenciar a dieta das espécies do gênero *Leptodactylus*.

Palavras chaves: Dieta; Filogenia; *Leptodactylus*.

Phylogenetic study of the diet of genus *Leptodactylus*

ABSTRACT

It's believed that species close phylogenetically tend to differentiate into an ecological niche in order to avoid competition for a given resource. However, this differentiation is often studied only based on recent mechanisms, when many of these adaptations can be understood in a historical context. It's in this sense that the term "*Historical Ecology*" arises, where there is an integration between systematics and ecology to provide more concrete hypotheses about patterns and evolutionary processes in certain groups. In order to evaluate the influence of phylogenetic relationships in the determination of diet in frogs of the genus *Leptodactylus*, the present work intends to go a bit beyond what is done in the diet work. For this, we use diet data obtained from the available literature for the construction of a matrix in which the orders of the prey consumed are the characters. These were divided binary as absent or present in the diet. Later, this matrix was optimized in the most recent phylogenetic proposal for the genus *Leptodactylus* for analysis. The results of this study, even if conservatively, allow us to understand how the historical / phylogenetic context is capable of influencing the diet of the species of the genus *Leptodactylus*.

Keywords: Diet; Phylogeny; *Leptodactylus*.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Filogenia modificada de De Sá et al. (2014) pela adição das espécies *Adenomera thomei* e *A. diptyx*. Árvore gerada utilizando programa Mesquite..... 13
- Figura 2. Espécies que tiveram a ordem anura presente em sua dieta. Árvore gerada pelo programa Mesquite..... 18
- Figura 3. Presas dulcícolas consumidas por espécies do grupo Latrans. A) Ahipoda, B) Decapoda, C) Cyprinodontiformes e D) Characiforme. Árvores geradas pelo programa Mesquite. 19
- Figura 4. Estimativa do estado ancestral para volume consumido de coleóptera (mm^3) e tamanho de CRC (mm). A legenda a esquerda da imagem indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do volume total de coleópteras por estômago e a direita indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do CRC..... 20
- Figura 5. Estimativa do estado ancestral para volume consumido de Hymenoptera (mm^3) e tamanho de CRC (mm). A legenda a esquerda da imagem indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do volume total de hymenopteras por estômago e a direita indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do CRC..... 21
- Figura 6. Estimativa do estado ancestral para volume consumido de Hemiptera (mm^3) e tamanho de CRC (mm). A legenda a esquerda da imagem indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do volume total de hemipteras por estômago e a direita indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do CRC..... 22

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	7
2	OBJETIVOS	11
2.1	<i>Objetivo Geral</i>	11
2.2	<i>Objetivos específicos</i>	11
3	MATERIAIS E MÉTODOS	12
3.1	<i>Dietas</i>	12
3.2	<i>Ecologia e filogenia</i>	13
4	RESULTADOS	15
5	DISCUSSÃO	23
5.1	<i>Limites dos dados de literatura</i>	23
5.2	<i>Eletividade e tamanho das presas</i>	24
5.3	<i>Ordens consumidas</i>	25
5.4	<i>Padrões alimentares</i>	28
	REFERÊNCIAS	32

1 INTRODUÇÃO

As 7.919 espécies reconhecidas de anuros no Mundo podem ser encontradas em quase todos os tipos de ambiente, com exceção apenas das extremas latitudes ao norte, Antártica e algumas ilhas oceânicas (FROST, 2018). Essa diversificação de ambientes pode ser explicada por vários fatores. Um destes fatores seria a mudança na disponibilidade de presas ou competição interespecífica em que as interações entre as espécies causam limitação do recurso e culminam na diferenciação do nicho (VITT & PIANKA, 2005).

Vitt et al. (2003) acreditam que espécies próximas filogeneticamente tendem a se diferenciar ecologicamente através de diferentes estratégias adaptativas ou uso diferenciado do nicho a fim de diminuir a competição por um recurso. Sugere-se que essa diferenciação de nicho tenha sido moldada por interações competitivas no passado e possivelmente, essas mudanças seriam consideradas pouco significativas num contexto filogenético (VITT & PIANKA, 2005). Por outro lado, Caldart et al. (2012) dizem que os mecanismos de alimentação dos anuros evoluíram em resposta a pressões seletivas e restrições filogenéticas. Segundo esses últimos autores, as dietas podem ser influenciadas por aspectos morfológicos, fisiológicos e comportamentais.

Uma das falhas nos estudos sobre comunidades ecológicas é a interpretação de dados baseada apenas em mecanismos contemporâneos, uma vez que muitos padrões podem ser explicados com base nas linhagens evolutivas da comunidade, os quais desempenham papel importante no uso diferencial de um habitat pela espécie (RICKLEFS, 1987; PRADO, 2006). O questionamento sobre o desenvolvimento de uma característica baseando-se no que se conhece apenas de uma espécie pode gerar uma teoria imprecisa. Porém, quando essa investigação é feita num contexto filogenético ela possibilita uma elucidação de questões complexas como origem e manutenção de determinado caractere (BROOKS et al., 1995). Traços ecológicos exibidos por duas ou mais espécies que interagem podem ter sido herdados inalteradamente de antepassados ou podem ser traços que evoluíram concomitantemente como consequência de pressões seletivas contemporâneas (BROOKS, 1985; ETEROVICK et al., 2010).

É neste contexto que é proposto o termo “*Ecologia Histórica*” (BROOKS, 1985), em que a integração entre sistemática e ecologia forneceria hipóteses mais concretas sobre padrões e processos evolutivos em determinados grupos. Assim, dada uma determinada árvore filogenética e um determinado caractere podemos procurar os fatores que

influenciaram sua origem e manutenção (BROOKS et al., 1995). Compreender o papel de um sinal evolutivo e das pressões evolutivas na formação de traços através de linhagens evolutivas tem muitas aplicações, entre elas a melhor avaliação para construção de certos tipos de caracteres para reconstrução filogenética (DE QUEIROZ & WIMBERGER, 1993).

Tentativas para relacionar o nicho de espécies e/ou morfologia com sua história evolutiva foram feitas para os mais variados clados (e.g. Colubridae em COLSTON, COSTA & VITT, 2010; Saponiformes ALENCAR, GAIARSA & MARTINS, 2013). Contudo, ainda não foram feitas tentativas para tentar entender o papel da relação filogenética na dieta de um gênero de anuro.

O conhecimento sobre a história natural dos anuros é incompleto e fragmentado. O que se sabe muitas vezes se limita a dados obtidos em uma única estação reprodutiva. Além de poucos, esses dados negligenciam a fauna dos trópicos, onde existe a maior diversidade de anuros. Da mesma maneira, a história evolutiva dos anuros neotropicais ainda não é bem resolvida (BRAGG, 1940; KLUGE, 1981; PADIAL et al., 2014). Não obstante, alguns grupos são melhor estudados e apresentam filogenias com cobertura taxonômica bastante completas (e.g. *Osteocephalus*, ver JUNGFER et al., 2013; *Leptodactylus*, ver de SÁ et al., 2014; Dendrobatoidea; ver GRANT et al., 2006; Hylini, ver FAIVOVICH et al., 2018; *Sphaenorhynchus*, ver ARAÚJO-VIEIRA et al., 2019).

O gênero neotropical *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 é atualmente composto por 74 espécies e sua história se remete ao início do Plioceno na Argentina (GÓMEZ et al., 2013; FROST, 2017). Há uma filogenia recente e bastante completa para o gênero (DE SÁ et al., 2014), assim como se tem conhecimento sobre o comportamento reprodutivo gênero (e.g., ATTADAMO et al., 2014; CAMURUGI et al., 2017) e sobre estratégias de forrageamento de algumas espécies, bem como seu hábito alimentar (ver informações sumarizadas em DE SÁ et al., 2014). As espécies do gênero variam de tamanho médio a grande e normalmente consomem pequenos invertebrados, mas também podem preda outros anuros e pequenos vertebrados (DE SÁ et al., 2014).

A dieta em anuros varia em função de diversos fatores, tais como disponibilidade de presas, sazonalidade e competição (DUELLMAN & TRUEB, 1994). A maioria dos anuros se alimenta principalmente de invertebrados, entretanto, sua função na cadeia alimentar pode variar conforme seu tamanho (LIMA et al., 2006). Eventos de predação de anuros por invertebrados são cada vez mais relatados (CALDART et al., 2011; GAIARSA et al., 2012).

Sendo assim, ser predador ou presa pode ser reflexo do tamanho do anuro (LIMA et al., 2006).

As estratégias de forrageamento dos anuros podem ser do tipo “senta-e-espera”, (DUELLMAN & LIZANA, 1994) ou “forrageamento ativo” (OVASKA, 1991). Os forrageadores do tipo “senta-e-espera” investem pouco tempo e energia na captura de sua presa. Permanecem imóveis e capturaram apenas presas que se movem em seu campo de visão. Por esse motivo tem pouco gasto energético, diferentemente das espécies com “forrageamento ativo”, que saem pelo ambiente em busca de sua presa e, assim, gastam mais energia (ZUG et al., 2001). Indivíduos que apresentam estratégia do tipo “senta-e-espera” geralmente predam invertebrados grandes e móveis e apresentam uma taxa relativamente baixa de itens por estômago. Já os “forrageadores ativos” consomem presas menores e por este motivo em maior quantidade (SOLÉ & RÖDDER, 2009).

Toft (1980; 1981) diferencia os anuros em dois grupos: “especialistas em formigas”, que tem por característica ingerir itens altamente quitinizados, como formigas e cupins e os “não especialistas em formigas” que tem como padrão ingerir itens menos quitinizados, como aranhas e gafanhotos. Como exemplo, algumas espécies de Microhylidae apresentam o hábito alimentar do tipo “especialistas em formigas” (BERAZATEGUI, CAMARGO & MANEYRO, 2007) e algumas espécies de *Dendropsophus* são “não-especialistas em formigas” (JIMÉNEZ, & BOLAÑOS, 2012; CASTRO, REBOUÇAS & SOLÉ, 2015).

O presente trabalho pretende ir um pouco além do que se tem feito na maioria dos estudos de dieta com anfíbios, os quais geralmente relacionam os itens da dieta das espécies com variáveis ambientais ou apenas listam os itens de sua dieta. Assim, temos como objetivo (a) fazer o levantamento das dietas disponíveis para o gênero *Leptodactylus*; (b) procurar diferenças entre essas dietas; (c) otimizar os caracteres de dieta na filogenia existente para o gênero; (d) avaliar se existe alguma correlação entre a morfometria das espécies e sua dieta em um contexto filogenético. Neste cenário, nossa hipótese é que se as espécies apresentarem uso de recursos semelhantes fatores históricos terão uma maior influência na composição da dieta do gênero. Por outro lado, a influência de fatores ecológicos será confirmada se as espécies de cada linhagem divergirem no uso de recursos. A partir dessas informações pretende-se verificar o quanto da variabilidade existente na dieta das espécies poderia ser explicado pela filogenia a fim de inferir a história evolutiva desse atributo ecológico no gênero. Desse modo, novas contribuições ao conhecimento dos padrões ecológicos apresentados pelos anuros serão apresentadas e discutidas sob a perspectiva filogenética.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

- Avaliar a influência das relações filogenéticas na determinação da dieta em rãs do gênero *Leptodactylus*.

2.2 Objetivos específicos

- Construir uma matriz de dieta a partir de dados compilados da literatura disponível;
- Otimizar os dados da matriz de dieta na filogenia existente para o gênero;
- Avaliar se há correlação filogenética entre tamanho do corpo dos indivíduos de *Leptodactylus* com o volume das presas consumidas.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Dietas

As informações sobre as dietas das espécies foram coletadas de dados da literatura disponível. Para acessar os trabalhos realizamos pesquisas em fontes como registros zoológicos e Google Scholar. Ao todo, obtivemos dados sobre a dieta de 29 espécies de anfíbios anuros pertencentes aos gêneros *Adenomera*, *Lithodytes* e *Leptodactylus*; não encontramos dietas publicadas para espécies de *Hydrolaetare*, outro gênero de Leptodactylinae.

Alguns estudos identificam as presas ao nível de espécie. Porém, a maioria dos estudos apresentam uma classificação mais ampla. Por este motivo optamos por categorizar as presas ao nível de ordem. A desvantagem dessa escolha é que como resultado nossa análise fornece uma estimativa conservadora da divergência alimentar entre as espécies. Até o momento, foram considerados 43 caracteres (ordens das presas) na dieta das espécies estudadas.

Para construção da matriz, utilizamos o software Mesquite (MADDISON E MADDISON, 2009), e consideramos ausência ou presença de determinada ordem de presa na dieta da espécie. Sendo assim, a matriz é composta pelas espécies nas linhas e as categorias de presas nas colunas, essas divididas de forma binária: Estado 0 (ausente) e Estado 1 (presente). Assume-se como ausente se não há registros de determinada ordem em nenhum trabalho publicado sobre a dieta da espécie de *Leptodactylus* analisada. Para espécies que não possuem dietas conhecidas foi atribuído um sinal de interrogação (“?”) aos estados de caracteres.

Para análise comparativa, utilizamos a hipótese filogenética proposta por de Sá et al. (2014) inferida a partir de sequências nucleotídicas ribossômicas mitocondriais grandes (16s) e pequenas (12s), do gene nuclear rodopsina e caracteres morfológicos. Apesar de *Hydrolaetare* ser o grupo irmão de *Leptodactylus*, não achamos dietas publicadas para esse gênero. Por esse motivo optamos por usar *Adenomera* como grupo externo. Assim, as espécies *Adenomera diptyx* e *Adenomera thomei* que não eram contempladas hipótese filogenética proposta por de Sá et al. (2014) foram incluídas levando-se em conta suas afinidades filogenéticas com as espécies já presentes na filogenia (FOUQUET et al., 2014) utilizando o software TNT (GOLOBOFF et al., 2008) (Figura 1).

3.2 *Ecologia e filogenia*

A fim de testar se caracteres relacionados a dieta refletem algum padrão evolutivo na história do gênero, os dados de dieta foram otimizados na hipótese filogenética de evidencia total modificada de De Sá et al. (2014) por meio do programa Mesquite.

Também foi construída uma matriz de dados contínuos contendo o valor máximo do comprimento rostro-cloacal (CRC) obtidos para todas as espécies da literatura disponível. Como a maioria dos trabalhos não distingue a dieta para machos e fêmeas, desconsideramos o sexo para a obtenção do CRC para aproveitar ao máximo os dados disponíveis. Entretanto, como não há diferença significativa de CRC entre machos e fêmeas da mesma espécie essa escolha não deveria então interferir significativamente nos resultados. Para analisar o efeito do tamanho do predador em sua dieta foi realizada análise de correlação de Pearson entre CRC e volume total dos itens por estômago.

Por ser a ordem presente em todas as dietas, Coleoptera foi otimizado de forma contínua utilizando o volume máximo da ordem por estômago como um representativo do volume relativo das presas. Por estarem em 96% das dietas, Hemiptera e Hymenoptera também foram otimizadas. Quando traçados os caracteres alimentares através de parcimônia linear, são produzidos valores mínimos e máximos para cada nó da árvore. A hipótese de que a dieta evoluiu com as espécies foi testada com o modelo GLS (Generalized Least Squares). Esse modelo permite examinar o grau ao qual uma variação do traço está relacionada a filogenia, assim como o grau em que duas ou mais características covariam em um contexto filogenético (FRECKLETON et al., 2012).

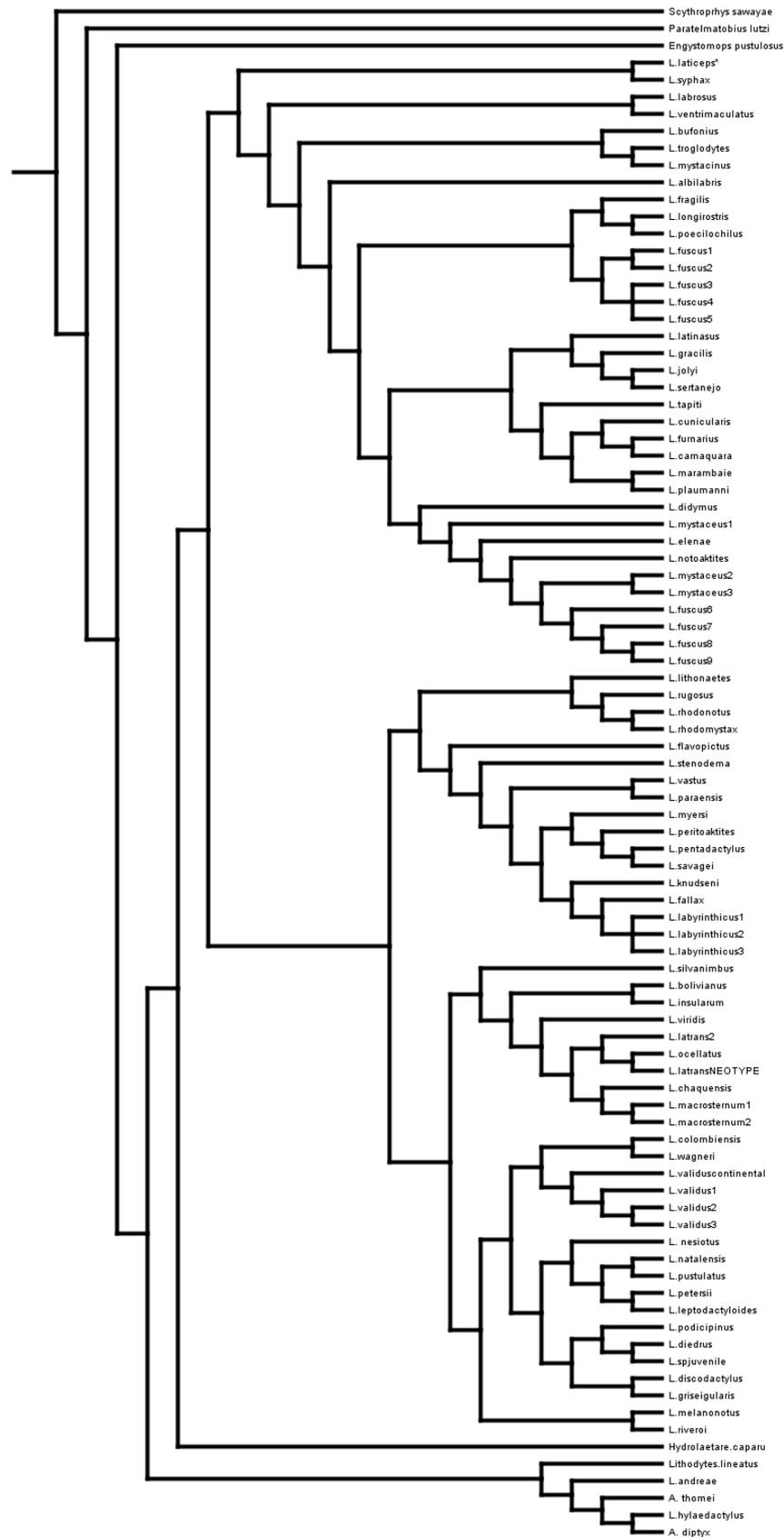


Figura 1. Filogenia modificada de De Sá et al. (2014) pela adição das espécies *Adenomera thomei* e *A. diptyx* com base nos resultados de Fouquet et al. (2014).

4 RESULTADOS

Para levantamento das dietas foram analisados 44 trabalhos dos quais 6 eram dissertações. Devido ao fato do material ingerido normalmente estar parcialmente digerido, maioria dos trabalhos identifica as presas a nível de ordem. Em alguns casos a identificação é feita somente a nível de classe e são pouquíssimas as presas identificadas até nível de espécie (essa identificação é mais comum para presas das ordens Anura, alguns casos de Hymenoptera, Formicidae, Characiforme, Cyprinodontiformes, Chiroptera e Squamata).

Foram recuperadas as dietas de 29 espécies; vinte e cinco de *Leptodactylus*; três de *Adenomera* e uma de *Lithodytes*. As espécies analisadas ingeriram uma grande variedade de presas, desde pequenos invertebrados, como ácaros, a pequenos vertebrados como morcegos, serpentes, e mesmo outros anuros. Todas as 28 espécies (25 do gênero *Leptodactylus* e 3 do gênero *Adenomera*) para as quais obtivemos dados de dieta provavelmente tem hábito generalista. As espécies analisadas ingeriram uma grande variedade de presas, sendo identificadas 43 ordens (Characiforme, Cyprinodontiformes, Anura, Acari, Araneae, Ixodida, Opiliones, Pseudoscorpionida, Scorpiones, Uropygi, Scolopendromorpha, Julida, Polydesmida, Spirostreptida, Collembola, Diplura, Protura, Blattaria, Coleoptera, Dermaptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Homoptera, Hymenoptera, Isoptera, Lepidoptera, Mantodea, Neuroptera, Odonata, Orthoptera, Phasmatodea, Plecoptera, Psocoptera, Siphonaptera, Trichoptera, Thysanura, Amphipoda, Decapoda, Isopoda, Chiroptera, Rodentia, Squamata).

A correlação de Pearson entre comprimento rostro-cloacal (CRC) e volume total dos itens por estômago se mostrou fraca ($r = -0,031$) segundo classificação de Dancey e Reidy (2006). Quando analisados separadamente, machos e fêmeas também apresentaram uma correlação fraca ($r = -0,026$ e $r = -0,0146$, respectivamente). Do mesmo modo, a correlação de Pearson entre CRC e número de ordens consumidas também se mostrou fraca ($r = 0,285$).

Presas da classe Insecta foram as mais comuns. A única ordem presente na dieta de todas as espécies é Coleoptera, seguida pelas ordens Hemiptera e Hymenoptera que aparecem em 96% das dietas. Araneae e Orthoptera representam 86% das dietas. Characiforme, Chiroptera, Cyprinodontiformes, Rodentia e Squamata são ocasionalmente encontrados na dieta do gênero *Leptodactylus*. Chordata aparece na dieta de quinze espécies do gênero *Leptodactylus*, estando a ordem Anura presente na dieta de nove espécies, Rodentia presente

na dieta de duas espécies, Characiforme, Cyprinodontiformes, Chiroptera e Squamata presentes na dieta de uma espécie cada.

Rodentia, Uropygi e Siphonaptera são ordens exclusivas das dietas das espécies do grupo Fuscus, sendo essa última ordem presente apenas na dieta de *L. furnarius*. O consumo de anuros é comum nas dietas das espécies *L. laticeps*, *L. bufonius* e para espécies dos grupos Pentadactylus, Latrans e Melanotus (Figura 2).

A ingestão das Ordens Odonata e Opiliones aparece como característica encontrada nos grupos Pentadactylus, Latrans e Melanotus. No grupo Pentadactylus, Ixodida, Siphonaptera e Squamata aparecem como autapomorfias da espécie *L. labyrinthicus*. Plecoptera e Protura são itens presentes apenas na dieta da espécie *L. podicipinus*.

É possível notar certa especialização dentro do grupo Latrans para consumo de presas dulcícolas. *Leptodactylus latrans* é a única espécie dentre as que obtivemos dieta que consome as ordens Amphipoda, Decapoda e Cyprinodontiformes, assim como *L. chaquensis* é o único que consome Characiforme (Figura 3).

A otimização do parâmetro volume máximo da ordem Coleoptera por estômago demonstrou uma origem em consumo de presas medianas (com volume de estado ancestral estimando em 90,14 – 135,21mm³). Aparentemente, houve um retorno para consumo de presas menores (0,01– 45,07mm³) pelos clados Melanotus, Latrans e Pentadactylus quando comparado ao estado ancestral do gênero. No grupo Fuscus a maior presa é consumida por *L. labrosus* (Figura 4).

Esse mesmo padrão foi encontrado para o consumo de presas da ordem Hymenoptera, onde houve uma origem do consumo de presas medianas (com volume estimado entre 17,38– 26,06mm³) para o gênero. Para o ancestral do grupo Fuscus há uma correlação entre volume da presa ingerida e CRC do predador, ou seja, conforme o CRC do anuro aumenta o volume da presa ingerida também aumenta. Já no ancestral dos grupos Melanotus, Latrans e Pentadactylus ocorre um padrão diferente, onde o volume da presa continua constante mesmo com a variação do CRC do anuro (Figura 5).

Para a otimização da ordem Hemiptera (Figura 6) encontramos um padrão diferente dos anteriores. O estado ancestral mostra o consumo de presas medianas (volume estimando entre 578,75 - 888,13 mm³). Nos grupos Fuscus, Latrans e Melanotus há um retorno para o consumo de presas menores (0,01 – 289,34 mm³) quando comparado ao estado ancestral. Para esses grupos é possível que as espécies prefiram consumir mais itens menores em maior

quantidade. No clado *Pentadactylus* aparentemente o tamanho das presas cresce conforme cresce o tamanho do predador.

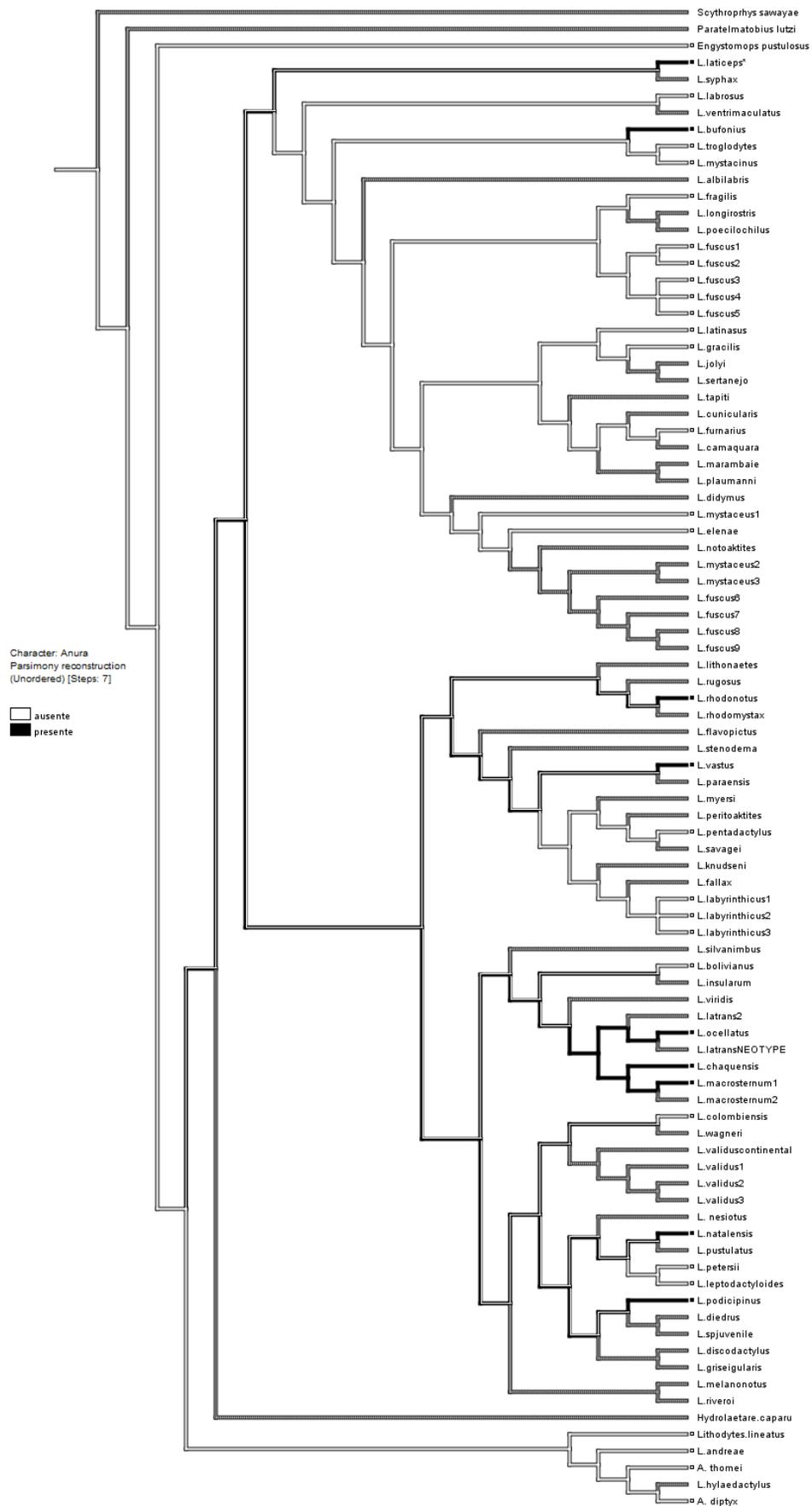


Figura 2. Espécies que tiveram a ordem anura presente em sua dieta.

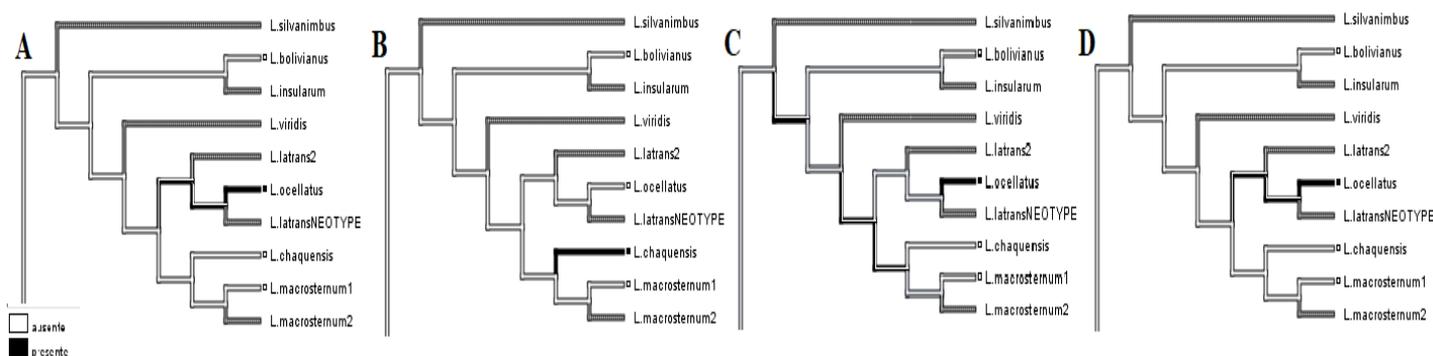


Figura 3. Presas dulcícolas consumidas por espécies do grupo *Latrans*. A) Aphipoda, B) Decapoda, C) Cyprinodontiformes e D) Characiforme. Árvores geradas pelo programa Mesquite.

Diferentemente do obtido nas análises morfológicas e moleculares, os dados de dieta não suportam a monofilia de nenhum dos quatro grupos em que o gênero *Leptodactylus* se divide (*Fuscus*, *Pentadactylus*, *Latrans* e *Melanotus*) uma vez que junta as espécies usadas como grupo externo (*Scythrophys sawayae* e *Paratelmatoebius lutzi*) com as demais espécies do gênero *Leptodactylus* em uma grande politomia e não recupera nenhum dos grupos do gênero.

Assim, encontramos relação entre a filogenia e as dietas das espécies, sugerindo que dieta é conservada filogeneticamente para o grupo. Propõem-se assim que provavelmente as hodiernas dietas das espécies são fruto de suas relações de ancestralidade, podendo ser resultado de um fator histórico. Contudo, não é possível descartar a influência de interações ecológicas atuais.

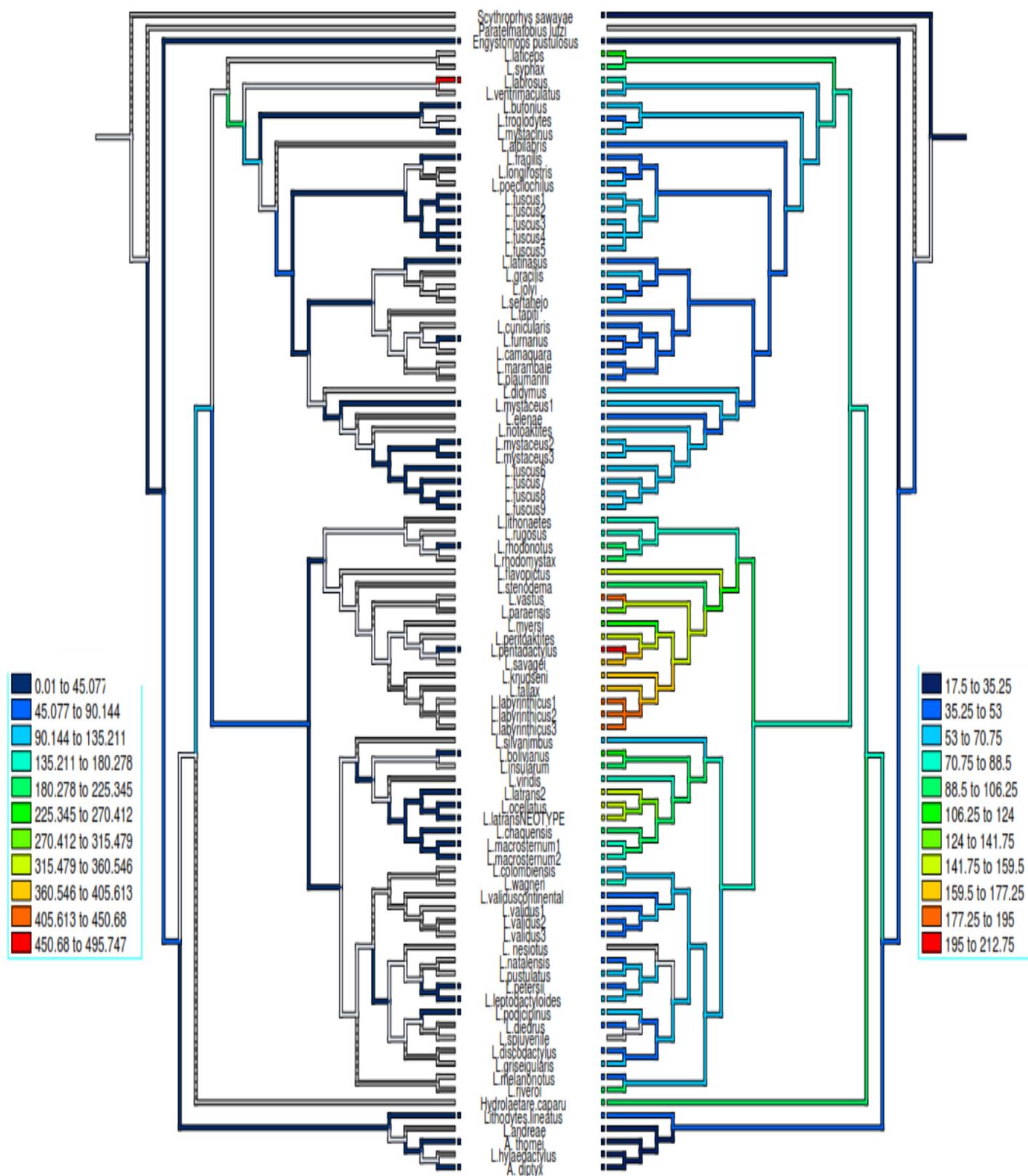


Figura 4. Estimativa do estado ancestral para volume consumido de coleópteras (mm³) e tamanho de CRC (mm). A legenda à esquerda da imagem indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do volume total de coleópteras por estômago e à direita indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do CRC.

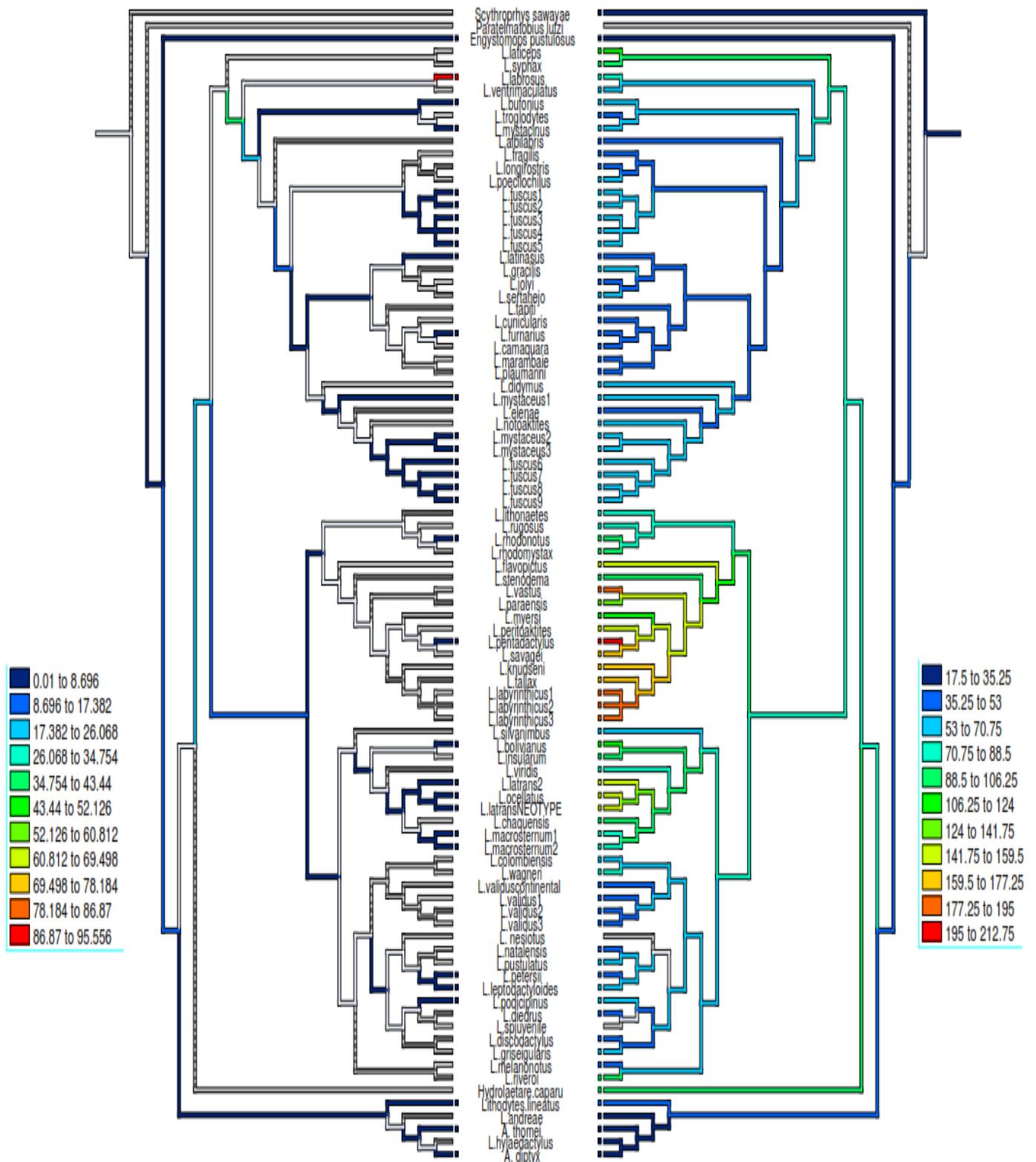


Figura 5. Estimativa do estado ancestral para volume consumido de Hymenopteras (mm^3) e tamanho de CRC (mm). A legenda à esquerda da imagem indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do volume total de hymenopteras por estômago e à direita indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do CRC.

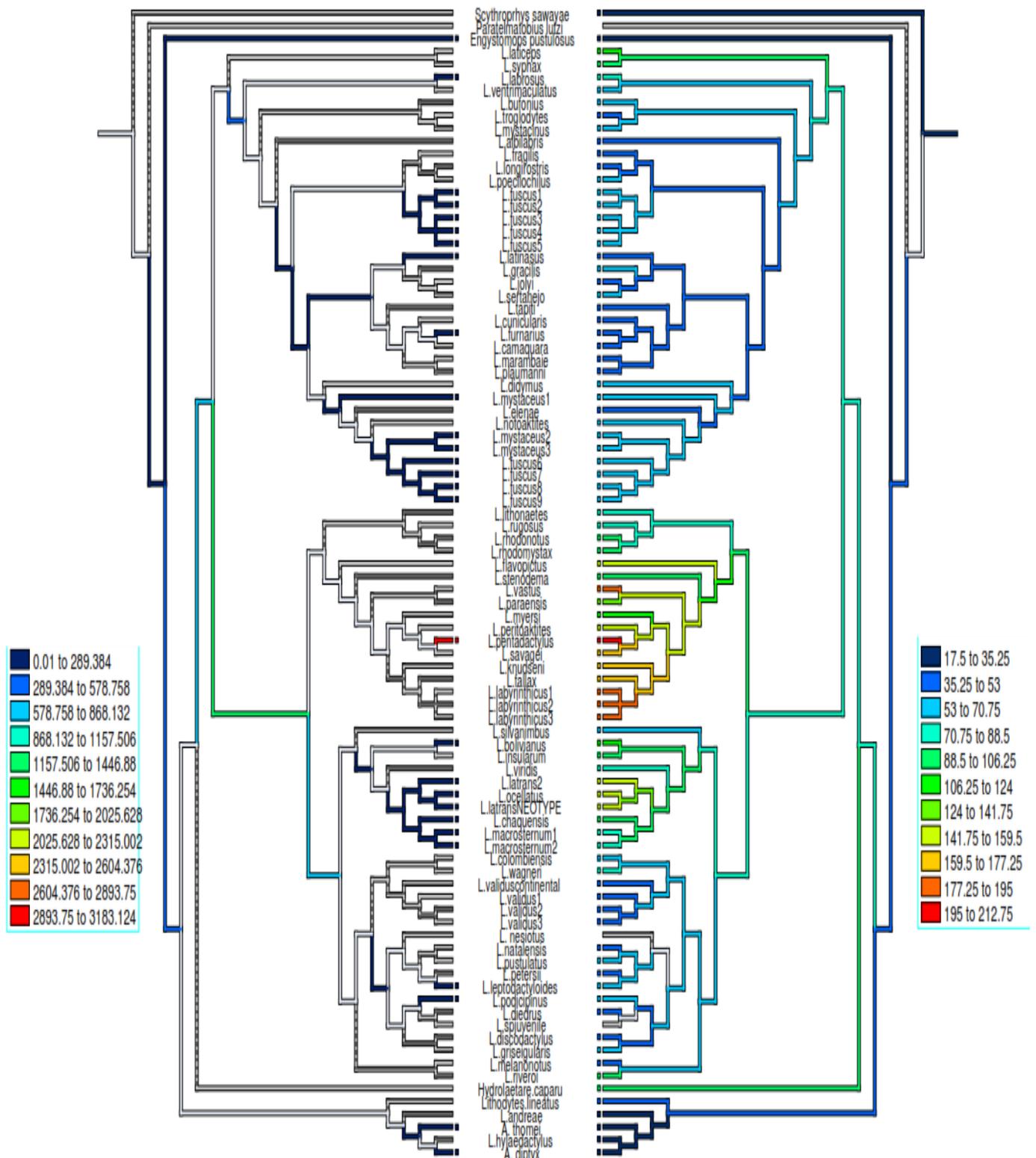


Figura 6. Estimativa do estado ancestral para volume consumido de Hemipteras (mm^3) e tamanho de CRC (mm). A legenda à esquerda da imagem indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do volume total de hemipteras por estômago e à direita indica a distribuição dos valores contínuos do Squared Length calculados através do CRC.

5 DISCUSSÃO

5.1 *Limites dos dados de literatura*

É importante destacar que os trabalhos de dieta da forma como são feitos atualmente acrescentam poucas informações acerca da ecologia alimentar das espécies. Emerson (1985) já destacava isso e pontuava que muitos trabalhos apenas listam as ordens das presas consumida. Em alguns casos a identificação é feita de forma abrangente, ao nível de classe e são raríssimos os casos em que as presas são identificadas a nível de espécie, possivelmente pelo estado semi-digerido do material. Além da listagem de itens é apresentado a porcentagem de ocorrência de um item no estômago e o percentual do volume que o item representa.

Poucos trabalhos fazem o levantamento de presas disponíveis no habitat (CALDART et al., 2012) para determinar se o anuro tem uma preferência pré-estabelecida por consumo de determinada presa ou se sua dieta é oportunista. A ausência desse levantamento é uma questão de custo/benefício: fazer a disponibilidade de presas de um habitat é um trabalho árduo e claramente não é considerado essencial para se publicar uma dieta. Além disso conseguir uma amostra que represente as reais proporções de determinado item no ambiente é difícil. Alguns autores defendem que a depender do método de amostragem pode haver sub ou superestimação de categorias (CALDART et al., 2012).

Para um conhecimento eficaz sobre dieta de anuros e respectivas especializações se faz necessária uma identificação mais precisa da presa. Bem como a inserção no trabalho de dados brutos como tamanho da presa e predador de forma padronizada. A indisponibilidade de dados quantitativos e comparáveis sobre proporções de presas na dieta da maioria das espécies fez com que a maior parte do presente trabalho fosse baseada em uma matriz de ausência/presença. Como consequência, nossa análise pode ser considerada conservadora, pois é possível que com a ausência desses dados quantitativos mudanças potenciais nas dietas foram perdidas.

Da mesma forma, é sugerido que existe uma mudança ontogenética na dieta das espécies. Entretanto, como usamos dados obtidos da literatura e a maioria dos autores não forneceu informação sobre o estágio de maturidade dos espécimes não podemos descartar a possibilidade de que a amostra tenha subestimado a dieta dos juvenis, causando assim um viés no resultado.

5.2 *Eletividade e tamanho das presas*

O gênero *Leptodactylus* tem ampla distribuição geográfica, agrupa muitas espécies e aparentemente apresenta certa homogeneidade quanto as dietas. Nossa análise das dietas indicou que mudanças significativas ocorreram no início da história evolutiva do gênero. Isto corrobora com o que é descrito para lagartos (VITT & PIANKA, 2005) e cobras (COLSTON et al., 2010; ALENCAR, GAIARSA & MARTINS, 2013). Entretanto, é possível que essa ampla distribuição geográfica aliada a variedade morfológica decorrente do modo particular de vida de cada espécie (PONSSA, 2008) resulte em apomorfias na dieta dado que as disponibilidades locais devem ser diferentes e diferentes assembleias dividem seus recursos de acordo com seus componentes (VITT & PIANKA, 2005).

Os Artrópodes são considerados a base da alimentação de muitas espécies de anuros (SOLÉ & RÖDDER, 2009). Como esperado, as espécies do gênero *Leptodactylus* refletiram esse padrão sendo que as espécies que apresentam CRCs menores, em sua maioria, restringiram seus itens alimentares à classe Insecta. Porém, espécies com maior CRC apresentaram uma dieta mais diversificada, também contemplando pequenos vertebrados como peixes, sapos, roedores e morcegos (HADDAD et al., 2013). Essa diversidade de itens alimentares retrata a preferência das espécies em comer qualquer tipo de presa ao invés de se especializar em um determinado conjunto de alimentos (COSTA et al., 2008). O presente resultado concorda com a ideia de que a mudança de itens alimentares requeira alterações concomitantes na morfologia, tamanho corporal ou conjunto de outras características (VITT & PIANKA, 2005).

As diferenças na eletividade de presas feitas pelas espécies pode ser atribuída a busca pela dieta ideal (*optimal diet*), onde o melhor custo-benefício entre a qualidade de energia ingerida frente ao gasto energético necessário para obtenção do alimento é alcançado. (SCHOENER, 1971; PYKE, PULLIAM & CHARNOV, 1977). As diferentes estratégias de forrageamento usadas pelas espécies também influenciam no tipo e quantidade de presas que compõem a dieta. É de se esperar que espécies que forrageiam por uma área mais extensa, conhecidas como forrageadores ativos, tenham uma dieta mais diversificada do que aquelas de nicho mais reduzido, no caso as denominadas “senta-e-espera”.

Alguns trabalhos destacam a relação positiva entre o tamanho da cabeça do animal com o volume da presa ingerida (DIETL et al., 2009, DE CARVALHO BATISTA et al.,

2011). Conquanto, a correlação de Pearson entre CRC do predador e volume das presas ingeridas se mostrou fraca. Ou seja, o tamanho máximo da presa aumenta com o tamanho do corpo do predador enquanto o tamanho mínimo da presa permanece constante. Neste cenário, os predadores adicionam itens maiores à sua dieta e ainda atacam itens menores. Portanto, a diversidade global de presas de predadores maiores é aumentada. Segundo a Teoria do Forrageamento ótimo predadores maiores tendem a evitar presas muito diminutas devido à dificuldade de manuseio e reduzido ganho energético (MACARTHUR & PIANKA, 1966). O que podemos concluir é que cada espécie tem uma faixa de tamanho de presas como preferência e alia esse fato a disponibilidade de itens no ambiente em que habita.

5.3 *Ordens consumidas*

Coleoptera foi a única ordem presente na dieta de todas as espécies o que é esperado, já que a ordem é a maior dentre os insetos com aproximadamente 375.000 espécies descritas. Os representantes dessa ordem variam quanto a morfologia, podendo ser diminutos ou grandes e ocupam todos os ambientes. Apesar de presente na dieta de todas as 28 espécies para as quais existem trabalhos sobre o hábito alimentar publicado, não foi possível otimizar essa informação para todas as espécies na reconstrução do ancestral comum pois, alguns trabalhos não apresentarem dados brutos sobre o volume das presas consumidas.

Díptera é uma ordem grande e diversificada que ocorre em todos os ambientes, até mesmo naqueles extremos. A ordem tem 151.000 espécies descritas (BRUSCA & BRUSCA, 2007) e é comum a dieta de várias espécies do gênero *Leptodactylus*. O consumo de Díptera e Coleoptera reflete a disponibilidade de presas no ambiente uma vez que são as categorias mais abundantes.

Protura é composto por animais de no máximo 2mm de comprimento além de ser um grupo extremamente restrito (aproximadamente 205 espécies descritas) que tem por característica ocupar folhíço, solos úmidos e matéria vegetal em decomposição. Seu tamanho pequeno pode ser uma explicação para aparecer na dieta de indivíduos com no máximo 54mm de CRC. A restrição do grupo quanto ao número de espécies pode explicar o fato de ser presente apenas na dieta de *L. podicipinus*, provavelmente integrantes dessa ordem foram ingeridos por estar no ambiente ocupado pela espécie em questão e não por representar uma possível preferência.

Ephemeroptera, Odonata e Plecoptera são ordens associadas a corpos d'água e as presas dessas ordens provavelmente foram predados enquanto ainda eram ninfas. Ephemeroptera conta com 2.100 espécies descritas e aparece na dieta de *L. podicipinus*. Já Odonata apresenta aproximadamente 5.000 espécies descritas e aparece na dieta de seis espécies do gênero *Leptodactylus*. Para Plecoptera existem 1.600 espécies descritas e essa ordem aparece apenas na dieta de *L. podicipinus*. Larvas de Lepidóptera são frequentemente encontradas na dieta de anuros. A ordem conta com 120.000 espécies descritas que variam de diminutas a grandes (BRUSCA & BRUSCA, 2007). O consumo de larvas pode ser explicado por terem maior valor nutritivo, serem mais indefesos do que os adultos da mesma espécie e serem mais fáceis de capturar depois de detectados.

Isoptera só não aparece nas dietas das espécies do grupo *Pentadactylus*. Essa ordem contempla cerca de 2.000 espécies estritamente sociais (BRUSCA & BRUSCA, 2007). Na temporada de chuva emergem das colônias em enxames e esse fato pode justificar sua ampla ocorrência nas dietas. Duré & Kehr (2004) perceberam em seu estudo que as espécies *L. latinasus* e *L. bufonius* seguiam cupins por curtas distâncias até suas colônias, onde encontrariam estas presas em grandes proporções.

Segundo Clarke (1974) Hymenoptera é a ordem que prevalece em todo o mundo. Formicidae é frequentemente encontrada na dieta de várias espécies de anuros devido ao fato de ocupar todos os substratos de uma floresta, desde o folhiço até o dossel. Além do mais, Formicidae e Isoptera são gregários, então uma vez localizados representam um recurso concentrado.

Dermaptera, popularmente conhecido como “tesourinhas”, são insetos de hábito noturno. A ordem é composta por 1.200 espécies sendo em sua maioria de região tropical e algumas podendo habitar regiões temperadas (BRUSCA & BRUSCA, 2007). O consumo desses indivíduos é associado a ambientes antropizados, onde eles seriam atraídos por fontes luminosas bem como seus predadores (CAMERA, KRINSKI & CALVO, 2014).

Orthoptera tem aproximadamente 13.000 espécies descritas, sendo essas comuns e abundantes em todas as altitudes. Estão incluídos nessa ordem algum dos maiores insetos vivos (com até 12 cm). Esses insetos são mais frequentemente encontrados em áreas menos complexas, com predomínio de gramíneas, por exemplo. O elevado consumo dessa ordem pode ser reflexo da alta biomassa desses insetos em ambientes como serrapilheira e troncos de árvore.

Acari compreende o maior grupo entre os aracnídeos. Assim, era de se esperar que essa ordem fosse encontrada na dieta da maioria das espécies. Entretanto ela só ocorre na dieta de 12 espécies, sendo que com exceção de *L. rhodonotus* (CRC = 89,7mm) todas as espécies que consomem essa ordem têm CRC inferior a 69,32mm, o que pode ser explicado pela preferência das espécies maiores em comer presas maiores e, portanto, com maior valor nutritivo.

Araneae é um dos grupos terrestres mais abundantes, com seus representantes sendo capazes de explorar com sucesso grande parte do ambiente terrestre e também ambientes de água doce e entre marés (BRUSCA & BRUSCA, 2007). Assim era de se esperar que essa ordem estivesse presente na dieta de 24 das 28 espécies analisadas.

Opiliones compreende cerca de 5000 espécies distribuídas em praticamente todas as regiões climáticas, mas preferencialmente na região tropical da América do Sul. Apesar do seu tamanho diminuto (menos de 2cm de comprimento) as espécies dessa ordem geralmente apresentam pernas muito longas (até 10 cm) (BRUSCA & BRUSCA, 2007) o que pode justificar a maior ocorrência dessa ordem na dieta das espécies que apresentam maior CRC.

Pseudoscorpionida é uma ordem cosmopolita em que seus maiores representantes não ultrapassam 7mm de comprimento (BRUSCA & BRUSCA, 2007). Assim essa ordem é observada principalmente na dieta de espécies com CRC inferior a 69,32mm.

A ordem Chiroptera apareceu apenas na dieta da espécie *L. vastus* e foi considerada como uma predação oportunista frente a disponibilidade de um novo recurso, visto que o morcego estava preso em uma rede de neblina (LEITE FILHO, FEIJÓ & ROCHA, 2014). Comportamento semelhante já havia sido observado em *Rhinella jimi* (Stevaux 2002) (SILVA, SANTOS & AMORIM, 2010).

Gouveia et al. (2009) observaram a predação ativa de morcegos por *L. vastus* em uma caverna de Itabaiana - SE. Registros semelhantes foram feitos na mesma localidade por aproximadamente uma década. Assim, é possível que o consumo de Chiroptera não seja um evento oportunístico, mas uma preferência alimentar da espécie. Vale ressaltar que *L. vastus* apresenta o maior CRC dentre as espécies analisadas e esse fato favoreceu a ingestão de presas maiores como Chiroptera e Anura.

É relatado que espécies do grupo *Latrans* parecem não ser muito bem adaptadas a ambientes secos (FRANÇA et. al., 2004). *Leptodactylus latrans* é frequentemente encontrado em associação a corpos d'água e essa frequente associação a corpos lânticos pode ser a justificativa para o consumo das ordens Amphipoda, Characiforme, Cyprinodontiformes e

Decapoda. A ordem Characiforme também está presente na dieta de outra espécie desse grupo (*L. chaquensis*), provavelmente pelo mesmo motivo. A presença dessas ordens nas dietas das espécies também sugere que essas podem ser capazes de capturar presas submersas. *L. labyrinthicus*, que também é frequentemente encontrado em associação com corpos d'água aparenta ser mais resistentes a ambientes secos do que *L. ocellatus* (FRANÇA et. al., 2004) o que justifica além do consumo de Cyprinodontiformes a presença da ordem Squamata em sua dieta.

Parece não haver uma correlação entre tamanho e a ingestão da ordem Scorpiones visto que é uma ordem presente na dieta de espécies com variados tamanhos de CRC. Os indivíduos dessa ordem são estritamente terrestres e podem chegar a medir 18cm (BRUSCA & BRUSCA, 2007). É possível que as espécies que ingerem essa ordem possuam alguma adaptação para lidar com a peçonha comum aos representantes dessa ordem.

Uropygi é uma ordem pouquíssimo diversa sendo representada por aproximadamente 100 espécies que chegam a medir até 8 cm de comprimento. São animais de hábito noturno e quando se sentem ameaçados emite um líquido ácido proveniente das glândulas repugnatórias (BRUSCA & BRUSCA, 2007). Essa ordem está restrita a duas espécies do grupo Fuscus.

5.4 Padrões alimentares

Nossos resultados mostraram que a evolução do consumo de itens é linear. Para as ordens Coleoptera e Hymenoptera o crescimento do valor de CRC é concomitante com o crescimento do volume das presas ingeridas. Entretanto, essas são consumidas em menor quantidade. Esse padrão se inicia no ancestral comum dos gêneros *Hydroleatare* e *Leptodactylus*. Posteriormente, no ancestral dos grupos *Pentadactylus*, *Latrans* e *Melanotus* paralelamente ao aumento do CRC das espécies de anuro há uma diminuição do volume das presas ingeridas, indicando que essas passam a ser consumidas em maior quantidade. No grupo *Fuscus*, o tamanho da presa acompanha o crescimento/ diminuição do tamanho do CRC do predador enquanto que para os demais grupos o volume da presa permanece constante em contraste a variação do CRC.

O padrão encontrado para a ordem Hemiptera difere do encontrado para Coleoptera e Hymenoptera nos clados *Fuscus* e *Pentadactylus*. No grupo *Fuscus* o tamanho da presa permanece constante mesmo com o aumento do CRC do predador. Já no clado *Pentadactylus* aparentemente o volume da presa acompanha o crescimento do CRC do predador.

Essa variação volume da presa x CRC poderia ser explicada das seguintes maneiras: a) em uma relação de custo benefício, o teor de quitina da presa seria priorizado em detrimento a seu tamanho b) o tipo de forrageamento da espécie influenciaria na quantidade de itens ingeridos e conseqüentemente em no volume das presas e c) a morfologia do anuro como fator determinante, onde o tamanho da cabeça determinaria o tamanho máximo da presa a ser capturada.

Para primeira situação, o alto consumo de pequenos itens pode reduzir o tamanho da presa, o que acarreta em uma falta de correlação significativa entre tamanho da presa e tamanho do predador. Essa diferença entre tamanho x número de itens consumidas pode ser explicada da seguinte forma: se as presas diferem apenas no tamanho, o predador deve optar pela maior, por oferecer um melhor custo benefício. Já se tiver que escolher entre uma presa maior, mas com muita quitina e uma menor com quitina reduzida a menor oferece melhor custo benefício por ser de mais fácil digestão (JAEGER, 1990). Isso explicaria o padrão alimentar de todos os grupos exceto o para o grupo Fuscus, onde o ancestral das espécies *L. laticeps*, *L. labrosus*, *L. ventrimaculatus*, *L. bufonius*, *L. troglodytes* e *L. mystacinus* consumia presas de volume alto, ao passo que as demais espécies do grupo consomem presas de volume baixo.

No segundo cenário, a possibilidade para explicar o padrão encontrado entre CRC e volume da presa é a estratégia de forrageamento utilizada pelo predador. Assim espécies que forrageiam utilizando a estratégia “senta-e-espera” tenderiam a consumir itens maiores em menor quantidade enquanto “forrageadores ativos” tenderiam a consumir itens menores em maior quantidade (PARMELEE, 1999; SOLÉ & RÖDDER, 2009). Isso se deve ao fato que em um forrageamento ativo há muito gasto energético, e o predador deve escolher aquele item que se encontra em maior disponibilidade no ambiente em detrimento a sua massa. Para ambas as estratégias há custos e benefícios. Forrageadores ativos ficam mais expostos a predadores enquanto forrageadores do tipo “senta-e-espera” ocasionalmente encontram menos presas por unidade de tempo (PARMELEE, 1999). *Leptodactylus* em geral é considerada do tipo “senta-e-espera” (SOLÉ et al., 2009).

Para o grupo Fuscus, as espécies *L. fragilis*, *L. bufonius*, *L. mystacinus*, *L. fuscus*, *L. latinasus*, *L. gracilis* são classificadas na literatura como forrageadoras intermediárias, adotando tanto a estratégia de “forrageamento ativo” quanto “senta-e-espera” (DURÉ & KEHR, 2004; CUEVAS & MARTORI, 2007; MÉNDEZ-NARVÁEZ, OSPINA-SARRIA & BOLÍVAR-G, 2014). Desse grupo apenas as espécies *L. mystaceus* e *L. labrosus* foram

consideradas forrageadoras “senta-e-espera” (CISNEROS-HEREDIA, 2006; CAMERA, KRINSKI & CALVO, 2014). Essa classificação corrobora os resultados que encontramos para o grupo, visto que o ancestral das espécies do mesmo consumia presas de maior volume.

As espécies *L. vastus*, *L. latrans*, *L. chaquensis* e *L. podicipinus* são classificadas como forrageadoras “senta-e-espera” (MANEYRO et al., 2004; ALVES, 2013; CERON et al., 2018). Essa seriação não corrobora nossos resultados para as ordens, visto que para os grupos *Pentadactylus*, *Latrans* e *Melanotus* as espécies tendem a comer mais itens de menor volume quando consideramos as ordens *Coleoptera* e *Hymenoptera* e quando consideramos a ordem *Hemiptera* as espécies dos clados *Latrans* e *Melanotus* tendem a comer mais itens de menor volume. Entretanto, o esperado para forrageadores “senta-e-espera” é consumir itens maiores em menor quantidade.

Emerson (1985), encontrou uma correlação entre o formato do crânio e o tipo de presa consumida por cada espécie, onde espécies que consomem presas pequenas tem a mandíbula relativamente mais curta e espécies que consomem presas maiores tenderiam a ter um crânio mais largo e mandíbulas mais longas em relação ao tamanho do corpo. Essa explicação vai em contramão a nossos resultados visto que *L. fuscus* e *L. gracilis* tem mandíbula longa porem consomem presas menores enquanto *L. troglodytes* e *L. latrans* tem crânios mais largos e mandíbula mais curta em relação ao tamanho do corpo e são espécies com tendência a consumir presas maiores.

Emerson (1985) também sugere que a morfologia da língua pode estar associada a características específicas da presa. Segundo ele a velocidade de protrusão da lingua é importante para consumo de presas rápidas enquanto a força de protrusão é importante para o consumo de presas grandes. Entretanto, não é possível comprovar essa associação para o gênero *Leptodactylus* uma vez que não há estudos específicos sobre a morfologia da língua das espécies componentes do gênero.

Os resultados do presente estudo demonstram que as grandes mudanças no hábito alimentar de *Leptodactylus* ocorreram no início da história evolutiva do gênero, corroborando, portanto, a hipótese de que ao apresentar uso de recursos semelhantes o grau de parentesco das espécies terá uma maior influência na composição da dieta do gênero. Os resultados também demonstram que nem sempre mudanças comportamentais são consequência de uma mudança morfológica, sendo esses novos padrões quiçá moldados por relações interespecíficas (competição e predação).

A diferenciação da dieta dos anuros parece, destarte, ser mais influenciada pela seleção de microhabitats e história evolutiva do gênero. Contudo, é complexo avaliar os efeitos da filogenia na dieta baseando-se apenas em estudos que não avaliam disponibilidade de presas (CALDART et al., 2012).

REFERÊNCIAS

ALENCAR, L. R.; GAIARSA, M. P.; MARTINS, M. The evolution of diet and microhabitat use in Pseudoboine snakes. **South American Journal of Herpetology**, v. 8, n. 1, p. 60-66. 2013.

ALVES, L. S. **Hábitos alimentares e biologia reprodutiva de duas espécies sintópicas de anfíbios anuros na Serra do Amolar, Pantanal Sul**. 2013. Dissertação (Mestrado Biologia Animal) Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, 2013.

ARAÚJO- VIEIRA, K. et al. A total evidence analysis of the phylogeny of hatchet- faced treefrogs (Anura: Hylidae: *Sphaenorhynchus*). **Cladistics**. 2019.

ATTADEMO, A. M. et al. Age, size at sexual maturity, longevity, and reproductive potential of *Leptodactylus latinasus* and *Leptodactylus mystacinus* in a soybean crop and a native forest from mideastern Argentina. **Revista Mexicana de biodiversidad**, v. 85, n.1, p.315-317. 2014.

BERAZATEGUI, M.; CAMARGO, A.; MANEYRO, R. Environmental and seasonal variation in the diet of *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville 1838) (Anura: Microhylidae) from northern Uruguay. **Zoological Science**, v. 24, n. 3, p. 225-231. 2007.

BRAGG, A. N. Observations on the ecology and natural history of Anura. I. Habits, habitat and breeding of *Bufo cognatus* Say. **The American Naturalist**. v. 74, n.753, p. 322-349. 1940.

BROOKS, D. R. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 660-680. 1985.

BROOKS, D. R. et al. Systematics, ecology, and behavior. **Bioscience**, v. 45, n. 10, p. 687-695. 1995.

BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. **Invertebrados**. 2ª edição. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan, 2007.

CALDART, V.M. et al. Diurnal and nocturnal predators of *Crossodactylus schmidtii* Gallardo, 1961 (Anura, Hylodidae) in southern Brazil. **North-Western Journal of Zoology**, v. 7, n. 2, p. 342-345. 2011.

CALDART, V.M. et al. Feeding Ecology of *Crossodactylus schmidtii* (Anura: Hylodidae) in Southern Brazil. **Zoological Studies**, v. 51, n. 4, p. 484-493. 2012.

CAMERA, B. F.; KRINSKI, D.; CALVO, I. A. Diet of the Neotropical frog *Leptodactylus mystaceus* (Anura: Leptodactylidae). **Herpetology Notes**, v. 7, n. 0, p. 31-36. 2014.

CAMURUGI, F. et al. Reproduction, Sexual Dimorphism, and Diet of *Leptodactylus chaquensis* (Anura, Leptodactylidae) in Northeastern Brazil. **Herpetological Conservation and Biology**, v. 12, n. 2, p. 498-508. 2017.

CASTRO, I.M.; REBOUÇAS, R.; SOLÉ, M. (in press): Diet of *Dendropsophus branneri* (Cochran, 1948) (Anura: Hylidae) from a cocoa plantation in southern Bahia, Brazil. **North Western Journal of Zoology**, v. 12, n. 1. 2015.

CERON, K. et al. Diet and first report of batracophagy in *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae). **Neotropical Biodiversity**, v. 4, n. 1, p. 69-73. 2018.

CISNEROS-HEREDIA, D. Distribution and ecology of the western Ecuador frog *Leptodactylus labrosus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). **Zoological Research**, v. 27, n. 3, p. 225. 2006.

CLARKE, R. D. Postmetamorphic growth rates in a natural population of Fowler's toad, *Bufo woodhousei fowleri*. **Canadian Journal of Zoology**, v. 52, n. 12, p. 1489-1498. 1974.

COLSTON, T. J.; COSTA, G. C.; VITT, L. J. Snake diets and the deep history hypothesis. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 101, n. 2, p. 476-486. 2010.

COSTA, G. C. et al. Optimal foraging constrains macroecological patterns: body size and dietary niche breadth in lizards. **Global Ecology and Biogeography**, v. 17, n. 5, p. 670-677. 2008.

CUEVAS, M. F.; MARTORI, R. Diversidad trófica de dos especies sintópicas del género *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) del sudeste de la provincia de Córdoba, Argentina. **Cuadernos de Herpetología**, v. 21. 2007.

DANCEY, C.; REIDY, J. Estadística Sem Matemática para Psicologia: Usando SPSS para Windows. Porto Alegre, Artmed. 2006.

DE CARVALHO BATISTA, R. et al. Diet of *Rhinella schneideri* (Werner, 1894)(Anura: Bufonidae) in the Cerrado, Central Brazil. **Herpetology Notes**, v. 4, p. 17-21. 2011.

DE SÁ, R. O. et al. Phylogeny of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non - molecular evidence, and species account. **South American Journal of Herpetology**, v. 9, p. 1-128, 2014.

DE QUEIROZ, A.; WIMBERGER, P. H. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavior and morphological characters. **Evolution**, v. 47, n. 1, p.46-60. 1993.

DIETL, J., ENGELS, W., SOLÉ, M. Diet and feeding behaviour of the leaf-litter frog *Ischnocnema henselii* (Anura: Brachycephalidae) in Araucaria rain forests on the Serra Geral of Rio Grande do Sul, Brazil. **J Nat Hist**. v. 43, n. 23, p.1473-1483. 2009.

DUELLMAN, W.E.; LIZANA, M. Biology of a sit-and-wait predator, the leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. **Herpetologica**, v. 50, n. 1, p. 51-64. 1994.

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

- DURÉ, M.I.; KEHR, A.I. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two Leptodactylids from Northeastern Argentina. **Herpetologica**, v. 60, n. 3, p. 295-303. 2004.
- EMERSON, S. B. Skull shape in frogs: correlations with diet. **Herpetologica**, p.177-188. 1985.
- ETEROVICK, P. C.; Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. **Evolutionary Ecology**, v. 24, n. 1, p. 1-24. 2010.
- FAIVOVICH, J. et al. On the monophyly and relationships of several genera of Hylini (Anura: Hylidae: Hylinae), with comments on recent taxonomic changes in hylids. **South american journal of herpetology**, v. 13, n. 1, p. 1-33. 2018.
- FOUQUET, A. et al. Species delimitation, patterns of diversification and historical biogeography of the Neotropical frog genus *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae). **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 5, p. 855-870. 2014.
- FRANÇA, L. F.; FACURE, K. G.; GIARETTA, A. A. Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in southeastern Brazil. **Stud Neotrop Fauna E.** v. 39, n. 3, p. 243-248. 2004.
- FRECKLETON, R. P., HARVEY, P. H., & PAGEL, M. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. **The American Naturalist**, v. 160, n. 6, p. 712-726. 2002.
- FROST, D. R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. 2018. Disponível em: <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>. Acesso em: 11 set. 2018.
- GAIARSA, M.P. et al. Predator or prey? Predatory interactions between the frog *Cycloramphus boraceiensis* and the spider *Trechaleoides biocellata* in the Atlantic Forest of Southern Brazil. **Herpetology Notes**, v. 5, p. 67-68. 2012.
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, n. 5, p. 774-786. 2008.
- GÓMEZ R.O.; PÉREZ BEN C.M.; STEFANINI M.I. Oldest record of *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura, Leptodactylidae), from the early Pliocene of the South American Pampas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, p. 1321-1327.
- GOUVEIA, S. F. et al. *Rhinella jimi* (Cururu toad) and *Leptodactylus vastus* (Northeastern pepper frog). Predation on bats. **Herpetological Review**, St. Louis, v. 40, p. 210. 2009.
- GRANT, T., et al. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). **Bulletin of the American Museum of natural History**, p. 1-262. 2006.
- HADDAD, C. F. et al. Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia. **Anolis Books**. 2013.

- JAEGER, R. G. Territorial salamanders evaluate size and chitinous content of arthropod prey. In: Behavioural mechanisms of food selection. **Springer**, Berlin, Heidelberg, p. 111-126. 1990.
- JIMÉNEZ, R.; BOLAÑOS, F. Use of food and spatial resources by two frogs of the genus *Dendropsophus* (Anura: Hylidae) from La Selva, Costa Rica. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 11, n. 1, p. 51-62. 2012.
- JUNGFER, K. H., et al. Systematics of spiny-backed treefrogs (Hylidae: *Osteocephalus*): an Amazonian puzzle. **Zoologica Scripta**, v. 42, n. 4, p. 351-380. 2013.
- KLUGE, A.G. The life history, social organization and parental behavior of *Hyla rosebergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan**, v. 160, p. 1-170. 1981.
- LEITE FILHO, E.; FEIJÓ, A.; ROCHA, P. A. Opportunistic predation on bats trapped in mist nets by *Leptodactylus vastus* (Anura: Leptodactylidae). **Revista Biotemas**, v. 27, n. 3. 2014.
- LIMA, Albertina Pimentel, et al. **Guide to the frogs of Reserva Adolpho Ducke, central Amazonia**. Manaus: Áttema Design Editorial, 2006. 168p.
- MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist**, v. 100, n. 916, p. 603-609. 1966.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. **Mesquite**: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2. 2017. Disponível em <<http://mesquiteproject.org>>.
- MÉNDEZ-NARVÁEZ, J.; OSPINA-SARRIA, J. J.; BOLÍVAR-G, W. Diet and trophic ecology of *Leptodactylus fragilis* (Leptodactylidae) and *Dendropsophus columbianus* (Anura: Hylidae) in a disturbed area in southwestern Colombia. **Herpetology Notes**, v. 7, p. 299-305. 2014.
- MANEYRO, R. et al. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 94, n. 1, p. 57-61. 2004.
- OVASKA, K. Diet of the Frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. **Journal of Herpetology**, v. 25, n. 4, p. 486-488. 1991.
- PADIAL, J. M.; GRANT, T.; FROST, D. R. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. **Zootaxa**, v. 3825, p. 001-132. 2014.
- PARMELEE, J. R. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. [S.I.], 1999.
- PONSSA, M. L. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 46, n. 3, p. 249-266. 2008.
- PRADO, V. H. M. **Similaridade ecológica em comunidades de girinos (Amphibia, Anura): o papel de componentes históricos (filogenéticos) e contemporâneos (ecológicos)**.

2006. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, 2006.

PYKE, G. H.; PULLIAM, H. R.; CHARNOV, E. L. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. **The quarterly review of biology**, v. 52, n. 2, p. 137-154. 1977.

RICKLEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science**, v. 235, p. 167-171. 1987.

SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. **Annual review of ecology and systematics**, v. 2, n. 1, p. 369-404. 1971.

SILVA, L. A. M.; SANTOS, E. M.; AMORIM, F. O. Predação oportunística de *Molossus molossus* (Pallas, 1766) (Chiroptera: Molossidae) por *Rhinella jimi* (Stevaux, 2002) (Anura: Bufonidae) na Caatinga, Pernambuco, Brasil. **Biotemas**, Florianópolis, v. 23, p. 215-218. 2010.

SOLÉ, M. et al. Stomach-flushing for diet analysis in anurans: an improved protocol evaluated in a case study in Araucaria forests, southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 40, n. 1, p. 23-28. 2005.

SOLÉ, M.; RÖDDER, D. Dietary assessments of adult amphibians. **Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques**. Oxford University Press, Oxford, p. 167-184. 2010.

TOFT, C. A. Feeding Ecology of Thirteen Syntopic Species of Anurans in a Seasonal Tropical Environment. **Oecologia**, v. 45, n. 1, p. 131-141. 1980.

TOFT, C. A. Feeding Ecology of Panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. **Journal of Herpetology**, v. 15, p. 139-144. 1981.

VITT, L. J. et al. History and the global ecology of squamate reptiles. **The American Naturalist**, v. 162, n.1, p. 44-60. 2003.

VITT, L. J.; PIANKA, E. R. Deep history impacts present - day ecology and biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 22, p. 7877-7881. 2005.

ZUG, G.R.; VITT, L.J.; CALDWELL, J.P. **Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles**. 4 ed. San Diego: Academic Press, 2001. 630p.