

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

ECOLOGIA ALIMENTAR DE GIRINOS DO CERRADO DO BRASIL CENTRAL

Emayre Rebecca dos Santos Campos



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Ecologia Alimentar de Girinos do Cerrado do Brasil Central

Emayre Rebecca dos Santos Campos

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutora em Zoologia.

Orientador: Reuber Albuquerque Brandão

Ecologia Alimentar de Girinos do Cerrado do Brasil Central

Emayre Rebecca dos Santos Campos Reuber Albuquerque Brandão

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Zoologia.

Aprovada por

Presidente Reuber Albuquerque Brandão - UnB

Maria Júlia – UnB

Tiago Pezzuti – UNESP

Werther Ramalho - IFG

Julia Klaczko – UnB

Ficha catalográfica elaborada automaticamente, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

dos Santos Campos, Bmayre Rebecca

de ECOLOGIA ALIMENTAR DE GIRINOS DO CERRADO DO BRASIL

CENTRAL / Emayre Rebecca dos Santos Campos; orientador

Reuber Albuquerque Brandrão. -- Brasilia, 2023.

57 p.

Tese(Doutorado em Zoologia) -- Universidade de Brasília, 2023.

 Zoologia. 2. Anfibios amuros. 3. Dieta. I. Albuquerque Brandrão, Reuber , orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Eu queria agradecer ao meu orientador, Reuber Brandão, por me apoiar todos esses anos. Foram anos de muito aprendizado não só científico como pessoal também.

Agradeço também aos meus colegas de LAFUC. Sem vocês, eu não teria chegado aqui. Então, um abraço especial pra Fê, que sofreu comigo no meio de uma pandemia. Ao Luiz e a Isadora, por terem me ajudado muito, principalmente nesta reta final. Muito obrigada também ao Afonso, Pepa, Muri, Chiara e Ruth. Vocês todos foram maravilhosos e ajudaram muito, mesmo sem saber.

Não poderia faltar um agradecimento especial para minha família, amigos e a Ju, que segurou as pontas quando eu precisava. Um obrigada especial a amiga Bárbara, que fez toda a logística das análises e escrita da tese possível. Vocês todos foram essenciais.

Agradeço também ao PPG Zoologia e aos professores por me concederem essa oportunidade de realizar um sonho.

E, por fim, agradeço à CAPES por ter feito diferença não só na minha vida, mas na de milhares de outros pesquisadores. Nossa sociedade só se fortalece com a pesquisa científica. Então, muito obrigada.

RESUMO

Ecologia Alimentar de Girinos do Cerrado do Brasil Central

Emayre Rebecca dos Santos Campos Reuber Albuquerque Brandão

Resumo da tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pósgraduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutora em Zoologia.

Os girinos apresentam diversas adaptações para a vida aquática como respiração braquial, cauda natatória e intestino longo para a digestão de organismos com celulose em sua composição. Anuros adultos vêm sendo regularmente utilizados como indicadores de qualidade ambiental, no entanto, poucos estudos têm sido desenvolvidos utilizando girinos, organismos com grande sensibilidade aos distúrbios ambientais devido ao modo de vida exclusivamente aquático. O primeiro capítulo teve como objetivo identificar a relação entre variáveis morfométricas e a seleção de itens de origem animal e vegetal dos indivíduos de girinos de sete espécies de anuros do Cerrado (Boana albopunctata (Spix 1824), Elachistocleis cesarii (Miranda-Ribeiro 1920), Leptodactylus mystacinus (Burmeister 1861), Leptodactylus sertanejo (Giaretta and Costa 2007), Proceratophrys salvatori (Caramaschi 1996), Pithecopus oreades (Brandão 2002) e Scinax fuscovarius (Lutz em 1925) coletadas entre 2001 e 2021 na Chapada dos Veadeiros e na Fazenda Água Limpa. Após a captura os girinos foram imediatamente anestesiados e fixados em solução de formalina 10%. Os espécimes foram medidos com o auxílio de lupa eletrônica e paquímetro digital. Os itens animais e vegetais foram contabilizados e identificados até a menor categoria taxonômica possível. A proporção de itens dos tipos de dieta foi analisada utilizando o teste de Wilcoxon. A relação entre variáveis morfométricas e a dieta foi analisada utilizando a seleção de modelos de regressão generalizada (GLM). Cinco espécies apresentaram resultados significativos

quanto a preferência entre as dietas do tipo carnívora ou herbívora. A maioria das espécies apresentou maior proporção de itens vegetais, com exceção de *Proceratophrys* salvatori. O estágio larval teve um importante papel para descrever a dieta carnívora e herbívora em todas as espécies, seguindo a hipótese de que ao decorrer da diminuição do comprimento do intestino, a proporção dos itens de proteína animal de rápida absorção passa a aumentar na dieta. O segundo capítulo procurou descrever a dieta de girinos de uma assembleia que inclui Pithecopus oreades e de Proceratophrys salvatori e comparar sua sobreposição no uso de recursos alimentares. A coleta foi realizada na Fazenda Agua Limpa, Brasília, Distrito Federal, em novembro de 2021. Determinamos a frequência relativa, abundância relativa, Índice de Importância Relativa e Índice de Jacob para os itens alimentares analisados. Elaboramos modelos de GLM entre abundância, riqueza de itens e sete variáveis morfométricas e entre estágio larval, comprimento total e itens alimentares encontrados nos intestinos. A sobreposição de nicho foi avaliada usando dados de conteúdo intestinal com o índice de Pianka. Thecamoebina (Amoebozoa) foi o item mais abundante nos intestinos de Pithecopus oreades, seguido de Chlorophyceae (Chlorophyta). Thecamoebina também foi o item mais abundante para Proceratophrys salvatori, seguido de Cyanophyta (Bacteria). O índice de eletividade mostrou que Pithecopus oreades ingeriu Zygnematophyceae (Streptophyta) em proporção inferior à oferta do ambiente, enquanto Dinophyceae (Myzozoa) foi ingerido em proporção superior à observada no ambiente. Para Proceratophrys salvatori, o índice de eletividade mostrou que Chlorophyceae foi o item ingerido com frequência inferior à observada no ambiente, enquanto Chrysophyceae (Ochrophyta) foi ingerido em proporção superior à sua oferta no ambiente. Em P. oreades as medidas de cabeça e altura da cauda descreveram a riqueza de itens, enquanto medidas de cabeça e tamanho explicaram a abundância. O tamanho e estágio larval tiveram relação com os itens Chlorophyceae, Bacillarophyceae (Bacillariophyta), Thecamoebina, Dinophyceae e ovos de Artrópodes. Em P. salvatori, a altura da cauda e tamanho também descreveram a riqueza, enquanto o tamanho da cabeça e estágio larval descreveram a abundância de itens consumidos. Além disso, indivíduos com estágio larval e tamanho aproximado ingeriram os itens Chlorophyceae, Bacillarophyceae, Zygnematophyceae e Copepoda (Arthropoda) de forma semelhante. A riqueza de itens nos intestinos foi muito parecida com a riqueza desses itens no ambiente, no entanto, existe uma seletividade quanto a abundância dos itens. Ocorreram sobreposições intra e interespecífica, como previsto para indivíduos da mesma espécie e que utilizam o mesmo ambiente. Já espécies de

comportamento distintos tendem a diferir na dieta, no entanto, a disponibilidade de recursos é alterada em ambientes sazonais, gerando um aumento da competição e na composição do conteúdo alimentar. Larvas de anuros são responsáveis por funções e aspectos importantes no equilíbrio do hábitat e assim, a perda dessas espécies, muito sensíveis a modificações ambientais, é de grande prejuízo.

Palavras-chave: Dieta, Anuros, Morfologia, Sobreposição de nicho, Nectônico, bentônico.

ABSTRACT

Trophic ecology of Cerrado tadpoles

Emayre Rebecca dos Santos Campos Reuber Albuquerque Brandão

Abstract da Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da

Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutora em Zoologia.

Tadpoles exhibit various adaptations for aquatic life, such as gill respiration, a tail for swimming, and a long intestine for digesting cellulose-based organisms. While adult anurans have been regularly used as environmental quality indicators, few studies have focused on their larvae, which are more sensitive to disturbances due to their exclusively aquatic lifestyle. The first chapter aimed to identify whether there is a correlation between morphometric variables and the selection of animal and plant-based items by tadpoles from seven species of anurans found in the Cerrado (Boana albopunctata (Spix 1824), Elachistocleis cesarii (Miranda-Ribeiro 1920), Leptodactylus mystacinus (Burmeister 1861), Leptodactylus sertanejo (Giaretta and Costa 2007), Proceratophrys salvatori (Caramaschi 1996), Pithecopus oreades (Brandão 2002) e Scinax fuscovarius (Lutz em 1925) collected between 2001 and 2021 in Chapada dos Veadeiros and Fazenda Água Limpa. Upon capture, the tadpoles were immediately anesthetized and fixed in a 10% formalin solution. Specimens were measured using an electronic magnifier and digital caliper. Counting of plant and animal items was performed by identifying items classified to the lowest possible taxonomic category through slide visualization. The proportion of items in the different diet types was analyzed using the Wilcoxon test. The relationship between morphometric variables and diet was analyzed through generalized regression model selection (GLM). Five species showed significant results regarding their preference between carnivorous and herbivorous diets. Most species exhibited a higher proportion of plant-based items, except for

Proceratophrys salvatori. The larval stage played a significant role in describing both carnivorous and herbivorous diets in all species, supporting the hypothesis that as intestinal length decreases, the proportion of quickly absorbable animal protein items increases. The second chapter aimed to describe the diet of tadpoles from a population of P. oreades and P. salvatori and compare their overlap in food resource use. Collection took place at Fazenda Água Limpa - DF in November 2021. In the laboratory, tadpoles were measured and dissected with an incision between the cloaca and the base of the head; slides were produced with intestinal contents, and items were identified using a 40x microscope. We determined the relative frequency, relative abundance, Index of Relative Importance, and Pianka index for niche overlap. GLM models were developed combining item abundance and richness with morphometric variables and the combination of larval stage, total length, and food items found in the intestines. The most abundant item in the intestines of *Pithecopus* oreades was Thecamoebina (Amoebozoa), followed by Chlorophyceae (Chlorophyta). Similarly, Thecamoebina was the most abundant item for *P. salvatori*, followed by Cyanophyta (Cyanobacteria). Electivity indices indicated that Pithecopus oreades consumed Zygnematophyceae (Streptophyta) in lower proportion than available in the environment, while Dinophyceae was ingested in a higher proportion. P. salvatori consumed Chlorophyceae far less frequently than observed in the environment, while Chrysophyceae (Ochrophyta) was ingested in a proportion significantly higher than its availability. In P. oreades, head and tail height measurements described item richness, while head measurements and size explained item abundance. The size and larval stage were related to Chlorophyceae, Bacillarophyceae (Ochrophyta), Thecamoebina, Dinophyceae (Myzozoa), and arthropod eggs. In P. salvatori, tail height and size also described richness, while head size and larval stage described item abundance; individuals with similar larval stages and sizes ingested Chlorophyceae, Bacillarophyceae, Zygnematophyceae, and Copepoda similarly. The most abundant items in the intestines were also found in substrate samples, indicating similarity in richness between the intestines and the environment, however, there was selectivity in item abundance. There was greater overlap than expected in both species and between them, demonstrating that, as predicted, individuals of the same species in the same environment have highly similar diets. Different behavior species tend to differ in their diets; however, resource availability is altered in seasonal environments,

leading to increased competition and changes in the composition of food content. Anuran larvae play crucial roles and have significant aspects in habitat balance, hence, the loss of these species, highly sensitive to environmental modifications, is of great detriment.

Key-words: Diet, Anuran, Morphology, Niche overlap, Nectonic, Benthic.

INTRODUÇÃO GERAL

Girinos são a fase larval exotrófica, livre-natante de anuros (Amphibia), quando a morfologia é adaptada para o ambiente aquático (Wilbur 1980). Essa fase é caracterizada por ser, via de regra, mais curta em comparação à fase adulta, sendo observado rápido desenvolvimento e crescimento dos indivíduos. O tipo de desenvolvimento exibe variação entre as espécies (Alvez-Ferreira et al. 2021), sob influência filogenética e ambiental. Os girinos apresentam diversas adaptações para a vida aquática, tais como respiração branquial, cauda natatória e intestino longo. correspondendo a até um terço do peso corporal dos indivíduos, para a digestão de organismos com celulose em sua composição (Hourdry et al. 1996, Buskirk & McCollum 2000). Considerando as necessidades de crescimento e desenvolvimento, bem como o grande investimento em sistema digestório, as adaptações observadas em girinos estão voltadas à eficiência da dieta (Sánchez 2013, Vences et al. 2016). No entanto, para a efetividade do seu desenvolvimento, é necessário que o ambiente tenha certa estabilidade e previsibilidade em suas características, como duração do corpo d'água e na oferta de recursos alimentares (Shelly 2001, Vasconcelos et al. 2011).

Com o aumento da degradação ambiental, a estabilidade dos ecossistemas é afetada e com isso os anuros podem servir como indicadores de qualidade ambiental (bioindicadores) (Pollo et al. 2017). Por apresentarem baixa resiliência aos distúrbios causados por ação antropogênica, anuros podem indicar o impacto desses efeitos no ambiente (Ferrante & Fearnside 2020, Ramalho et al. 2022). Muitas espécies, mais sensíveis, não conseguem se adequar a essas mudanças ambientais e acabam pendendo populações inteiras, sendo localmente extintas (Campos-Cerqueira & Aide 2017). Contudo, outras com maior plasticidade e adaptações conseguem permanecer no ambiente, mesmo com algum grau de alteração. Essas populações, no entanto, podem apresentar disfunções morfológicas no desenvolvimento embrionário, como a má formação de membros e cauda, afetando diretamente os estágios aquáticos (Costa & Nomura 2016; Zhelev et al. 2021, Lopes et al. 2023).

Girinos exercem importante papel nas relações tróficas dos ambientes aquáticos e terrestres (San Sebastian et al. 2015). Eles atuam no controle populacional de pequenos organismos aquáticos e servem como presa (Kloh et al. 2018), além de

transferirem nutrientes da água para a terra em forma de biomassa, contribuindo na cadeia trófica (Earl et al. 2011). O comportamento de forrageamento das espécies pode interferir na captação de itens alimentares, e esses vão possuir diferentes valores nutricionais (Craioveanu et al. 2019).

Diferente dos adultos com dieta majoritariamente carnívora, a dieta dos girinos pode ser constituída por itens vegetais (Hourdry et al. 1995, Pryor et al. 2014, Schafer et al. 2022). A maioria dos estudos mostra que há plasticidade nas larvas da maioria das espécies na seleção de itens alimentares, normalmente compostos por microinvertebrados, algas, bactérias, fungos e ovos de artrópodes (Dutra & Calisto 2005). Embora girinos sejam primariamente herbívoros, sabemos que itens proteicos, por serem de maior qualidade energética, acarretam maior desenvolvimento, crescimento e sobrevivência dos indivíduos (Craioveanu et al. 2019). Além disso, itens proteicos são absorvidos e digeridos de forma mais rápida, sugerindo que eles podem ter maior importância na dieta do que observado na literatura (Pryor et al. 2014). Desta forma, na presente tese foram explorados aspectos da dieta de larvas de anuros do Brasil Central, buscando entender a ecologia trófica desses organismos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alves-Ferreira G., Paixão I.B.F.D. & Nomura F. 2021: Morphological characterization and diversity of tadpoles (Amphibia: Anura) at Emas National Park and its surrounding, Goiás State, Brazil. *Biota Neotropica 21: 01-11.*

Babini M.S., Cibils M.L., ... & Luque E. 2017: Anuran larvae diet from agroecosystem's ponds: environmental quality and implications for their populations. *Journal of Limnology* 76: 137-147.

Buskirk, J.V. & Mccollum S.A. 2000: Influence of tail shape on tadpole swimming performance. *Journal of Experimental Biology 203: 2075-2092.*

Campos-Cerqueira M. & Aide, T.M. 2017: Lowland extirpation of anuran populations on a tropical mountain. *PeerJ 5: 1-21.*

Costa R.N. & Nomura F. 2016: Measuring the impacts of Roundup Original® on fluctuating asymmetry and mortality in a Neotropical tadpole. *Hydrobiologia* 765: 85-96.

Earl J.E., Luhring T.M., ... & Williams B.K. 2011: Biomass export of salamanders and anurans from ponds is affected differentially by changes in canopy cover. *Freshwater Biology* 56: 2473-2482.

Craioveanu O., Craioveanu C., Ghira I., Mireşan V. & Hartel T. 2019: Does carnivory pay off? Experiments on the effects of different types of diet on growth and development of Bufo bufo (Linnaeus, 1758) tadpoles and carry-over effects after metamorphosis. *Herpetozoa 32: 21-31.*

Dutra S.L. & Callisto M. 2005: Macroinvertebrates as tadpole food: importance and body size relationships. *Revista Brasileira de Zoologia 22*: 923-927.

Ferrante, L., & Fearnside, P.M. 2020: Evidence of mutagenic and lethal effects of herbicides on Amazonian frogs. *Acta Amazonica 50: 363-366.*

Hourdry J., L'Hermite A. & Ferrand R. 1996: Changes in the digestive tract and feeding behavior of anuran amphibians during metamorphosis. *Physiological Zoology* 69: 219-251.

Kloh J.S., Figueredo C.C. & Eterovick P. C. 2019: How close is microhabitat and diet association in aquatic ecomorphotypes? A test with tadpoles of syntopic species. *Hydrobiologia 828: 271-285*.

Lopes A.T.D.C. de Benvindo-Souza M., Sotero D.F., Pedroso T.M.A., Guerra V., Vieira T. B., ... & de Melo e Silva D. 2023: The use of multiple biomarkers to assess the health of anuran amphibians in the Brazilian Cerrado Savanna: An ecotoxicological approach. *Environmental Toxicology and Chemistry 42: 2422-2439.*

Pollo F.E., Cibils-Martina L., Otero M.A., Baraquet M., Grenat P.R., Salas N.E. & Martino A.L. 2019: Anuran tadpoles inhabiting a fluoride-rich stream: diets and morphological indicators. *Heliyon 5: 1-8.*

Pryor G.S. 2014: Tadpole nutritional ecology and digestive physiology: implications for captive rearing of larval anurans. *Journal of Zoo Biology* 33: 502-507.

Ramalho W.P., With K.A., de Sousa Mesquita G., de Arruda F.V., Guerra V., Ferraz D., ... & do Prado V.H.M. 2022: Habitat fragmentation rather than habitat amount or habitat split reduces the diversity and abundance of ground-dwelling anurans within forest remnants of the Brazilian Cerrado. *Journal for Nature Conservation 69: 1-10.*

Sanchez D.A. 2013: Larval morphology of dart-poison frogs (Anura: Dendrobatoidea: Aromobatidae and Dendrobatidae). *Zootaxa 3637*: *569-591*.

Schäfer M., Neira-Salamea K., Sandberger-Loua L., Doumbia J. & Rödel M.O. 2022: Genus-specific and Habitat-dependent Plant Ingestion in West African Sabre-toothed Frogs (Anura, Odontobatrachidae: Odontobatrachus). *Herpetological Monographs 36:* 49-79.

San Sebastián O., Pujol-Buxó E., Garriga N., Richter-Boix Á. & Llorente G.A. 2015: Differential trophic traits between invasive and native anuran tadpoles. *Aquatic Invasions* 10: 475-484.

Skelly D.K. 2001: Distributions of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. Israel Journal of Zoology 47: 313-332. Vasconcelos T.D.S., Dos Santos T.G., Rossa-Feres D.D.C. & Haddad C.F. 2011: Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia 673: 93-104.*

Vences M., Lyra M.L., Kueneman J.G., Bletz M.C., Archer H.M., Canitz J., ... & Glos J. 2016: Gut bacterial communities across tadpole ecomorphs in two diverse tropical anuran faunas. *The Science of Nature 103: 1-14.*

Wilbur, H.M. 1980: Complex life cycles. *Annual review of Ecology and Systematics 11:* 67-93.

Zhelev Z.M., Popgeorgiev G.S. & Tsonev S.V. 2021: Fluctuating Asymmetry in Pelophylax ridibundus (Anura: Ranidae) and Bufotes viridis (Anura: Bufonidae) Meristic Morphological Traits as Indicators of Ecological Stress and a Method for Assessing Environmental Quality of Their Habitats-9 years Monitoring in Bulgaria: Systematic review. *Ecologia Balkanica* 13: 257-287.

No capítulo 1, intitulado "A morfologia determina a contribuição de itens alimentares de origem animal ou vegetal em girinos do cerrado?", buscamos identificar se existe relação entre variáveis morfométricas e a seleção de itens de origem animal e vegetal das larvas de sete espécies de anuros do Cerrado (*Boana albopunctata* (Spix 1824), *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro 1920), *Leptodactylus mystacinus* (Burmeister 1861), *Leptodactylus sertanejo* (Giaretta and Costa 2007), *Proceratophrys salvatori* (Caramaschi 1996), *Pithecopus oreades* (Brandão 2002) e *Scinax fuscovarius* (Lutz 1925)).

No capítulo 2, intitulado "Dieta dos girinos de *Pithecopus oreades* (Brandão 2002) e *Proceratophrys salvatori* (Caramaschi 1996) em riachos temporários de altitude no Brasil Central: Diferenças na estratégia de forrageamento produzem dietas diferentes", exploramos como substratos de forrageamento diferentes podem gerar dietas diferenciadas, comparando o conteúdo do trato intestinal de uma espécie primariamente nectônica (*Pithecopus oreades*) e uma espécie bentônica (*Proceratophrys salvatori*) que coocorrem em riachos temporários e oligotróficos.

Capítulo 1. A morfologia influencia a contribuição de itens alimentares de origem animal ou vegetal em girinos do cerrado?

RESUMO

O tipo de proteína consumida por girinos no ambiente aquático se torna um importante fator para entender como funciona a dinâmica do fluxo de nutrientes. O objetivo do presente trabalho foi identificar se existe relação entre variáveis morfométricas e a seleção de itens de origem animal e vegetal das larvas de sete espécies de anuros do Cerrado (Boana albopunctata (Spix 1824), Elachistocleis cesarii (Miranda-Ribeiro 1920), Leptodactylus mystacinus (Burmeister 1861), Leptodactylus sertanejo (Giaretta and Costa 2007), Proceratophrys salvatori (Caramaschi 1996), Pithecopus oreades (Brandão 2002) e Scinax fuscovarius (Lutz 1925)). A amostragem ocorreu entre os anos de 2001 e 2021 na Chapados dos Veadeiros e na Fazenda Água Limpa, com o uso de peneiras, com a busca visual dos espécimes. Os girinos foram imediatamente anestesiados por imersão em uma solução aquosa saturada com lidocaína e fixados em solução de formalina 10%. As medidas morfométricas foram obtidas. Foram classificados dois tipos de dieta: a "carnívora" como sendo a ingestão de itens de origem animal ("itens animais") e a dieta "herbívora" com itens de origem vegetal ("itens vegetais"). Para a visualização da quantidade de itens das diferentes dietas, foi gerada a proporção relativa entre categorias de estágio de vida. A proporção de itens dos tipos de dieta foi analisada com o teste de Wilcoxon com grau de significância p = 0,05. A relação entre variáveis morfométricas e a dieta foi analisada com a seleção de modelos de regressão generalizada (GLM). Para avaliar a associação entre o tamanho, estágio de vida e o tipo de dieta foi feita regressão linear entre comprimento total e estágio larval e a abundância de itens das diferentes dietas. Quatro das sete espécies analisadas apresentaram preferência pela dieta herbívora. Proceratophrys salvatori foi a única espécie que apresentou maior número de itens animais, as outras duas espécies não apresentaram preferência por nenhum dos dois tipos de dieta. O estágio larval teve importante papel na descrição das dietas carnivoria e herbivoria de todas as espécies analisadas. Existe uma grande lacuna de informações sobre como a dieta de girinos afetam as funções ecossistêmicas. Este estudo mostrou uma divergência no padrão esperado de uma troca gradual entre a herbivoria e a carnivoria, a preferência dos indivíduos por itens vegetais foi expressiva, demonstrando que esse

tipo de dieta tem aspectos nutritivos suficientes para o desenvolvimento. Girinos são fundamentais para a inserção de energia de produtores primários na cadeia trófica. Garantir a permanência destes organismos nos ambientes através de medidas de conservação dos habitats é essencial para a manutenção dos ecossistemas em diferentes escalas.

Palavras-Chave: Herbivoria, Carnivoria, Dieta, Anuros

ABSTRACT

The type of protein consumed by tadpoles in the aquatic environment becomes an important factor in understanding how the dynamics of nutrient flow works. The objective of the present work was to identify whether there is a relationship between morphometric variables and the selection of items of animal and plant origin from the larvae of seven species of anurans from the Cerrado (Boana albopunctata (Spix 1824), Elachistocleis cesarii (Miranda-Ribeiro 1920), Leptodactylus mystacinus (Burmeister 1861), Leptodactylus sertanejo (Giaretta and Costa 2007), Proceratophrys salvatori (Caramaschi 1996), Pithecopus oreades (Brandão 2002) and Scinax fuscovarius (Lutz 1925)). Sampling took place between the years 2001 and 2021 in "Chapada dos Veadeiros" and at "Fazenda Água Limpa", using sieves, with a visual search for specimens. The tadpoles were immediately anesthetized by immersion in an aqueous solution saturated with lidocaine and fixed in a 10% formalin solution. Morphometric measurements were obtained. They were classified two types of diet: the "carnivorous" diet consisting of the ingestion of items of animal origin ("animal items") and the "herbivorous" diet with items of plant origin ("vegetable items"). To visualize the number of items in different diets, the relative proportion between life stage categories was generated. The proportion of items of diet types was analyzed using the Wilcoxon test with a significance level of p = 0.05. The relationship between morphometric variables and diet was analyzed using generalized regression models (GLM). To evaluate the association between size, life stage and type of diet, linear regression was performed between total length and larval stage and the abundance of items from different diets. Four of the seven species analyzed showed a preference for the herbivorous diet. Proceratophrys salvatori was the only species that presented a greater number of animal items, the other two species did not show a preference for either type of diet. The larval stage played an important role in describing the carnivory and herbivory

diets of all species analyzed. There is a large gap in information about how tadpole diets affect ecosystem functions. This study showed a divergence in the expected pattern of a gradual exchange between herbivory and carnivory, the individuals' preference for vegetable items was significant, demonstrating that this type of diet has sufficient nutritional aspects for development. Tadpoles are essential for the insertion of energy from primary producers in the trophic chain. Ensuring the permanence of these organisms in environments through habitat conservation measures is essential for the maintenance of ecosystems at different scales.

Key-Words: Herbivory, Carnivory, Diet, Anurans

INTRODUÇÃO

A maioria dos anuros possui duas fases de vida, uma predominantemente aquática e outra terrestre (Wilbur 1980). Essa característica faz com que os anuros sejam um importante vetor no retorno de nutrientes proteicos na teia alimentar (Vasconcelos et al. 2011). Os imagos, após a metamorfose, saem do ambiente aquático e passam a predar e serem predados no ambiente terrestre. Desta forma, carregam em seu corpo a biomassa adquirida durante a alimentação durante a fase aquática (Soamiarimampionona et al. 2015). O tipo de proteína vai ser um fator importante no sucesso da passagem dessa biomassa entre os ambientes aquático e terrestre (Soamiarimampionona et al. 2015, Craioveanu et al. 2019).

O tipo de proteína consumida por girinos no ambiente aquático se torna um importante fator para entender como funciona a dinâmica do fluxo de nutrientes (Kupferberg et al. 1994). Itens de origem animal são ricos em proteínas e lipídios, enquanto itens alimentares de origem vegetal são ricos em carboidratos (Craioveanu et al. 2019). Essa diferença é de grande importância, não só pela qualidade do recurso alimentar, mas também quanto à velocidade na absorção durante a digestão e na liberação da energia que resulta em taxas de crescimento e desenvolvimento diferentes (Kupferberg et al. 1994).

Outro ponto importante é se o consumo do tipo de proteína afeta o desenvolvimento larvário. Experimentos em ambiente controlado já identificaram que larvas de anuros que se alimentam de itens de origem animal possuem desenvolvimento mais acelerado em comparação com girinos de dieta herbívora (Heinen & Abdella 2005), embora outros estudos indiquem que a dieta herbívora foi mais vantajosa em comparação à dieta baseada em itens de origem animal quanto ao desenvolvimento (Craioveanu et al. 2019).

De forma geral, para espécies sem dieta estrita, itens alimentares encontrados nos intestinos de larvas apresentam maior proporção de vegetais (Bionda et al. 2013, Babini et al. 2017, Santos et al. 2015). Porém, o efeito da proporção dos tipos de itens ingeridos sobre o desenvolvimento dos girinos no ambiente natural ainda é pouco

conhecido. Tal condição é ainda mais relevante considerando que girinos em ambientes sazonais precisam acelerar seu desenvolvimento, considerando o caráter efêmero de diversos corpos d'água (Vasconcelos et al. 2011).

Existe grande plasticidade no tipo de itens ingeridos por indivíduos de diferentes espécies, ambientes e hábitos alimentares. Algas, protozoários, cianobactérias, pólen, frutos, folhas, ovos, outros girinos são exemplos de itens comumente ingeridos por esse grupo (Jefferson et al. 2014, Montaña et al. 2019, Schäfer et al. 2022). E as necessidades nutricionais nesse grupo ainda é pouco conhecida. Porém se sabe que a dieta de larvas é predominantemente composta por itens vegetais enquanto adultos têm sua dieta restrita a itens de origem animal, com raríssimas exceções (Montaña et al. 2019). Desta forma, é provável que exista diferenças na dieta dos girinos ao longo de seu desenvolvimento, partindo de uma dieta baseada em itens de origem vegetal nos estágios mais básicos, enquanto a ingestão de itens de origem animal se torna mais comum em girinos de estágios de desenvolvimento mais tardios (Wickramasinghe et al. 2007, Febrezi & Cruz 2020).

OBJETIVO

Identificar se existe relação entre o formato do corpo e a seleção de itens de origem animal e vegetal das larvas de sete espécies de anuros do Cerrado (*Boana albopunctata* (Spix 1824), *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro 1920), *Leptodactylus mystacinus* (Burmeister 1861), *Leptodactylus sertanejo* (Giaretta and Costa 2007), *Proceratophrys salvatori* (Caramaschi 1996), *Pithecopus oreades* (Brandão 2002) e *Scinax fuscovarius* (Lutz 1925)).

MATERIAIS E MÉTODOS

As espécies amostradas foram *Boana albopunctata* (Spix 1824), coletada na Chapada do Veadeiros – GO em fevereiro de 2016, *Leptodactylus mystacinus* (Burmeister 1861) e *Scinax fuscovarius* (Lutz 1925) coletadas na Fazenda Água Limpa – DF em fevereiro de 2013, *Leptodactylus sertanejo* (Giaretta & Costa 2007) coletada na Chapada dos Veadeiros – GO em fevereiro de 2011 e *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro 1920), *Pithecopus oreades* (Brandão 2002) e *Proceratophrys salvatori* (Caramaschi 1996) coletadas na Fazenda Água Limpa – DF em novembro de 2021.

As amostragens ocorreram o uso de peneiras com a busca visual dos espécimes. Os girinos foram imediatamente anestesiados por imersão em uma solução aquosa saturada com lidocaína e, após o desaparecimento de sinais vitais (movimentos e batimentos cardíacos), foram fixados em solução de formalina 10% de acordo com a Resolução Normativa nº 37 de 27/01/18 do CONCEA. Todos os exemplares foram depositados na Coleção do Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação do Departamento de Engenharia Florestal - Universidade de Brasília - Campo Darcy Ribeiro.

Os espécimes foram medidos com o auxílio de Lupa eletrônica e paquímetro digital (0,1 mm). O estágio larval foi identificado de acordo com a tabela de Gosner (1960). As medidas morfométricas selecionadas de Strauss & Altig (1992) e Grosjean (2005) foram: i) comprimento total (CT), ii) comprimento rostro-cloacal (CRC), iii) diâmetro do disco oral (DD), iv) comprimento da cauda (CC), v) altura da cauda (ACA), vi) altura do músculo da cauda (AMC), vii) distância entre órbitas (DO), viii) distância do focinho a órbita (DFO).

Os indivíduos foram abertos com uma incisão da base da cabeça até a região do tubo ventral. A totalidade dos intestinos foi retirada e armazenada em formol 5%. Essa amostra foi então diluída em 4ml de formol 5% e 1ml dessa diluição foi gotejado em uma lâmina de microscopia, acrescentada de 1ml de azul de metileno e então selada com lamínula em verniz.

Foram classificados dois tipos de dieta. A "carnívora" como sendo a ingestão de itens de origem animal ("itens animais") e dieta "herbívora" com itens de origem vegetal ("itens vegetais"). A contabilização dos itens vegetais e animais foi feita com a identificação, de acordo com Bicudo & Menezes 2006, dos itens classificados até a menor categoria taxonômica possível (geralmente família) com a visualização de toda a área corada das lâminas até a contabilização de todos os itens ou até que a contagem completasse 10min de observação.

Para a visualização da quantidade de itens das diferentes dietas, foi gerada a proporção relativa entre classes de estágio de vida (Gosner 1960), sendo eles menor ou igual a 25, onde ainda não ocorre alimentação; de 26 a 30, onde os membros posteriores são diferenciados pelo tamanho relativo e não há diferenciação dos dedos;

do 31 a 36, começam a aparecer invaginações em formato de dedos nos membros posteriores; 37 a 39, os dedos posteriores são completamente desenvolvidos e por fim, do estágio 40 acima, nesse período a cauda começa a ser absorvida e os membros anteriores começam a se desenvolver (Gosner 1960).

Análises Estatísticas

A proporção de itens dos tipos de dieta foi analisada com o teste de Wilcoxon com grau de significância p = 0,05. Nesse teste foi verificado se as duas dietas são estatisticamente distintas, considerando a possibilidade de existir preferência entre elas. Isso foi feito para cada espécie separadamente para que aspectos ontogênicos e comportamentais distintos entre as espécies fossem levados em consideração na análise.

A relação entre a dieta e as variáveis morfométricas foi analisada com a seleção de modelos de regressão generalizada (GLM) (Nelder & Wedderburn 1972). Para tanto, foram criadas combinações entre todas as medidas e relacionadas com a dieta carnívora e a herbívora separadamente para cada espécie. Os dados foram testados quanto a homocedasticidade, normalidade e ausência de multicolinearidade. Após os testes eles foram normalizados de acordo com a função do próprio do teste. A seleção dos melhores modelos foi feita usando o Critério de Informação de Akaike e foram considerados plausíveis dos de ΔAIC <2 (Burnham & Anderson 2004). A função de verossimilhança foi usada com o LogL com os valores de ajuste dos modelos e o coeficiente de determinação (R²) foi estipulado.

Para avaliar a associação entre o tamanho e desenvolvimento dos indivíduos e o tipo de dieta fizemos regressão linear entre comprimento total e estágio larval e a abundância de itens das diferentes dietas.

Todas as análises estatísticas foram feitas no software RStudio (RStudio Team 2020) com o uso dos pacotes" Ime4" (Bates et al 2015) para a produção dos modelos de regressão generalizada e "pscl" (Jackman 2020) na identificação do valor de verossimilhança e pseudo-R².

RESULTADOS

Foram classificadas as dietas de 83 intestinos de girinos da espécie *Boana albopunctata*, 13 intestinos de *Elachistocleis cesarii*, 49 intestinos de *Leptodactylus mystacinus*, 34 intestinos de *Leptodactylus sertanejo*, 78 intestinos de *Pithecopus oreades*, 22 intestinos de *Proceratophrys salvatori*, 31 intestinos e 20 intestinos de *Scinax fuscovarius*.

A porcentagem relativa entre a dieta herbívora e carnívora de cada espécie mostrou que os itens vegetais foram consumidos em maior quantidade em comparação com os itens animais, exceto por indivíduos de *Elachistocleis cesarii* entre os estágios 26-30, com 40,43% de itens vegetais e 59,57% de itens animais e *Leptodactylus sertanejo* nos estágios mais tardios de desenvolvimento (32,11% vegetal e 67,89% animal). Em *Proceratophrys salvatori*, por outro lado, a dieta carnívora foi maioria nos intestinos dos indivíduos em todos os estágios exceto nos estágios 31 a 36 (Figura 1).

Houve significância na preferência por um dos dois tipos de dieta para *Boana albopunctata* (p = 8,696e-14), *Leptodactylus mystacinus* (p = 0,001), *Leptodactylus sertanejo* (p = 0,02), *Pithecopus oreades* (p = 5,307e-06) e *Scinax fuscovarius* (p = 0,032).

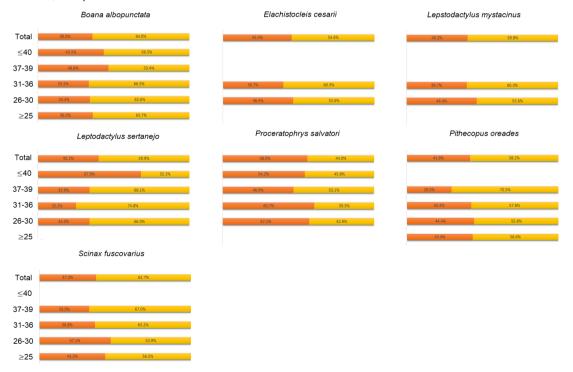


Figura 1. Porcentagem de itens vegetais (amarelo) e animais (laranja) encontrados nos intestinos dos girinos das sete espécies separadas em blocos de estágio de vida.

Em *Boana albopunctata* a dieta carnívora foi explicada pelo estágio larval e pelas medidas, distância entre órbitas, distância do focinho à órbita e comprimento da cauda. Essa combinação estava em todos os três modelos sendo que o segundo melhor selecionado continha a variável largura do músculo da cauda e o terceiro era composto pela combinação do melhor modelo mais distância do focinho à órbita. O melhor dos três modelos de itens vegetais selecionados continha os dados de estágio larval e diâmetro do disco oral. O segundo e o terceiro modelo selecionaram ainda as variáveis altura da cauda e distância do focinho à órbita (Tabela 2).

Em *Elachistocleis cesarii*, 85% da dieta carnívora foi explicada pelo estágio larval, comprimento rostro-cloacal, distância entre orbitas, comprimento da cauda e altura do músculo. Já a dieta herbívora, o modelo mais conciso continha as variáveis diâmetro do disco oral e comprimento rostro-cloacal. Estágio larval e comprimento da cauda também representaram bem o conjunto de dados (Tabela 2).

A dieta carnívora de *Leptodactylus mystacinus* foi mais bem explicada pela altura da cauda dos indivíduos e diâmetro do disco oral, mas comprimento da cauda e estágio larval também foram importantes na explicação do consumo dos itens. Já na dieta herbívora estágio larval foi o melhor indicador do tipo de itens ingerido, porém com as combinações com as variáveis altura do musculo da cauda, comprimento rostro-cloacal e altura da cauda (Tabela 2).

Na ingestão de itens animais os indivíduos de *Leptodactylus sertanejo* eram mais similares em estágio larval e distância entre órbitas, já que essas medidas foram encontradas em todos os melhores modelos selecionados. As variáveis comprimento da cauda, altura da cauda e altura do músculo da cauda também foram selecionadas como medidas importantes na explicação da composição da dieta. Já na dieta herbívora a combinação das medidas de diâmetro do disco oral, altura do músculo da cauda, distância entre órbitas, distância do focinho à órbita e estágio larval foram as que melhor explicaram a proporção de itens vegetais nos intestinos (Tabela 2).

Em *Pithecopus oreades* as melhores características dos indivíduos que explicaram a dieta carnívora foram comprimento rostro-cloacal, diâmetro do disco oral, altura do músculo da cauda e distância do focinho à órbita. O modelo com as variáveis

comprimento rostro-cloacal e diâmetro do disco oral foi o que melhor explicou a proporção de itens animais. Para a dieta herbívora o estágio larval, o comprimento rostro-cloacal, a altura da cauda e a distância do focinho à orbita foram variáveis selecionadas para todos os melhores modelos. Além dessas, comprimento do músculo da cauda, comprimento da cauda e diâmetro do disco oral foram características que descreveram bem essa dieta (Tabela2).

Para *Proceratophrys salvatori* as características que explicaram melhor a composição da dieta carnívora foram comprimento rostro-cloacal, distância entre órbitas e distância do focinho à órbita. Comprimento da cauda e altura do músculo da cauda também foram importantes para descrever a dieta. Já o conteúdo vegetal foi relacionado ao estágio larval e distância do focinho à órbita junto com as variáveis comprimento rostro-cloacal e comprimento da cauda foram as mais importantes na relação com os itens vegetais (Tabela2).]

A proporção dos itens de origem animal nos intestinos de *Scinax fuscovarius* foi mais relacionada à variação do estágio larval, do comprimento rostro-cloacal, do diâmetro do disco oral, da altura da cauda, da distância do focinho à órbita e da distância entre as órbitas. Quase 60% da explicação da dieta herbívora foi descrita pelo estágio larval, diâmetro do disco oral, altura da cauda, altura do músculo da cauda, altura da cauda e distância entre órbitas dos indivíduos (Tabela 2).

Tabela 2. Dados dos três melhores modelos de GLM contento o Criterio de Informação de Akaike (AIC), o delta AIC, a função de verossimilhança em Log (LogL) e o Coeficiente de Determinação (R²) para os modelos com melhor ajuste dos dados para dieta carnívora (Animal) e herbívora (Vegetal) e as medidas morfométricas e estágio larval (EL) sendo elas: comprimento rostro-cloacal (CRC); diâmetro do disco oral (DD); altura da cauda (ACA); altura do músculo da cauda (AMC); distância entre órbitas (DO) e distância do focinho a órbita (DFO) dos indivíduos das sete espécies estudadas.

Táxon	Modelo	AIC	ΔΑΙC	LogL	R²
Hylidae					
Boana albopunctata	animal ~ EL+DO+DFO+CC	773,98	0	25,31	0,2524
	animal ~ EL+DO+DFO	774,44	0,45	28,85	0,2823
	animal~EL+DO+DFO+CC+AMC	774,82	0,84	26,47	0,2624
	vegetal ~ EL+DD	725,56	0	15,72	0,1653
	vegetal ~ EL+DD+ACA+DFO	726,59	1,03	12,69	0,1358
	vegetal ~ EL+DD+ACA	726,64	1,08	16,64	0,1742
Pithecopus oreades	animal ~ CRC+DD	637,99	0	11,32	0,1320
	animal ~ CRC+DD+AMC+DFO	638,26	0,27	30,77	0,3193
	animal ~ CRC+DD+AMC	638,34	0,35	16,32	0,1845
	vegetal ~ EL+CRC+ACA+DFO+AMC +CC	668,3	0	67,63	0,5707
	vegetal ~ EL+CRC+ACA+DFO+CC	668,42	0,12	65,51	0,5591
	vegetal ~ EL+CRC+ACA+DFO+AMC+CC +DD	668,53	0,24	69,39	0,58

Scinax fuscovarius	animal~EL+CRC+DD+ACA+DFO	170,63	0	7,77	0,2044
	animal ~ EL+CRC+DD+ACA	171,02	0,39	6,62	0,1769
	animal~EL+CRC+DD+ACA+DO	172,22	1,59	17,75	0,4068
	vegetal ~ EL+DD+ACA+DO	221,09	0	17,41	0,5814
	vegetal ~ DD+AMC+DO	221,88	0,78	14,63	0,5189
	vegetal~EL+DD+ACA+AMC+DO	222,21	1,12	18,30	0,5994
Leptodactylus mystacinus	animal ~ ACA+DD	378,96	0	4,99	0,0987
	animal ~ ACA+CC	379,14	0,18	4,81	0,0953
	animal ~ ACA+EL	379,53	0,57	4,42	0,0880
	vegetal ~ EL+AMC	389,79	0	2,59	0,0526
	vegetal ~ EL+CRC	390,07	0,28	2,32	0,0471
	vegetal ~ EL+ACA	390,08	0,29	2,30	0,0469
Leptodactylus sertanejo	animal ~ EL+DO+CC	343,62	0	10,90	0,2743
	animal ~ EL+DO+ACA	344,81	1,19	9,71	0,2485
	animal ~ EL+DO+AMC	345,23	1,61	9,29	0,2391
	vegetal ~ DD+AMC+DO+DFO	302,35	0	26,47	0,541
	vegetal ~ EL+AMC+DO+DFO	302,99	0,64	25,83	0,5322
	vegetal ~ DD+EL+AMC+DO+DFO	303,31	0,96	27,51	0,5548

Microhylidae					
Elachistocleis cesarii	animal ~ EL+CRC+DO+CC+AMC	64,47	0	24,45	0,8502
	animal ~ EL+CRC+DO+CC	64,57	0,10	22,35	0,8234
	animal ~ EL+CRC+DO+CC+ACA	66,10	1,63	22,82	0,8298
	vegetal ~ DD+CRC	69,69	0	7,73	0,4506
	vegetal ~ DD+EL+CC	69,93	0,24	9,5	0,5208
	vegetal ~ DD+CRC +EL+CC	70,02	0,33	11,41	0,587
Odontophrynidae					
Proceratophrys salvatori	animal ~ CRC+DO+DFO	153,43	0	9,4	0,348
	animal ~ CRC+DO+DFO+CC	154,18	0,75	10,65	0,3842
	animal ~ CRC+DO+DFO+AMC	154,85	1,41	9,98	0,3652
	vegetal ~ EL+DFO+CRC	101,80	0	21,47	0,6268
	vegetal ~ EL+DFO+CC	102,23	0,43	21,05	0,6194
	vegetal ~ EL+DFO	102,29	0,48	18,99	0,5816

DISCUSSÃO

Cinco das sete espécies analisadas apresentaram preferência pela dieta herbívora. A maior proporção de itens vegetais na dieta de girinos é comumente encontrada em outras espécies (Rossa-feres et al. 2004, Protázio et al. 2019). *Proceratophrys salvatori* foi a única espécie que apresentou maior número de itens animais, exceto nos estágios 31 a 36 onde a ingestão de itens vegetais foi relativamente maior, possivelmente justificado pelo comportamento da espécie ou por uma especificidade ao longo da sua ontogenia, como o formato do corpo e nadadeira (Brandão & Batista

2000). As outras duas espécies, *Elachistocleis cesarii* e *Proceratophrys salvatori*, não apresentaram preferência por nenhum dos dois tipos de dieta.

As espécies *Boana albopunctata* e *Leptodactylus sertanejo* apresentaram maior proporção de itens vegetais nos estágios larvais iniciais e ao longo dos estágios avançados essa proporção diminuiu. O inverso ocorre em *Elachistocleis cesarii*, *Leptodactylus mystacinus*, *Pithecopus oreades* e *Scinax fuscovarius* que apresentaram dieta maior ou igual nos estágios mais avançados. Diferentes proporções alimentares ocorrem devido a distintos comportamentos de forrageamento entre as espécies, que vai ocorrer em microhábitats diferentes, além da disponibilidade e qualidade de itens no ambiente (Quammen & Dustsche 2004; Jacobson et al. 2019; Pollo et al. 2019).

O estágio larval teve importante papel na descrição da dieta carnívora e da dieta herbivoria de todas as espécies analisadas o que corrobora a hipótese de que ao longo do desenvolvimento dos girinos ocorre a diminuição do comprimento do intestino. Assim, consequentemente o aumento da proporção dos itens de proteína animal, de rápida absorção, que decorre pela mudança de comportamento nos estágios mais próximos a metamorfose (Wickramasinghe et al. 2007, Febrezi & Cruz 2020). Girinos mais desenvolvidos também podem ter vantagens no acesso e consumo de itens animais, o que pode aumentar a taxa de sobrevivência desses indivíduos (Dutra & Callisto 2005, Altig et al. 2007, Schiesari et al. 2009, Montaña et al. 2019)

O tamanho da boca foi significativo nas dietas de *Boana albopunctata*, *Elachistocleis cesarii*, *Leptodactylus sertanejo* e *Scinax fuscovarius*, dietas compostas majoritariamente por itens vegetais o que indica uma facilitação na raspagem ou filtragem desses itens disponíveis nos ambientes (Callisto et al. 2001, Annibale et al. 2019, Alves-Ferreira et al. 2021).

Leptodactylus mystacinus possui larvas bentônicas que se deslocam na vegetação do substrato e capturam micro invertebrados no ambiente (Callisto et al 2001, Pezzuti et al. 2023), o que é indicado aqui, na seleção da altura da cauda como característica principal na descrição da dieta carnívora dessa espécie.

Em Leptodactylus sertanejo, a proporção de itens vegetais na dieta foi expressivamente maior até o estágio 40, onde foi observada uma maior ingestão de itens animais. Espera-se que indivíduos maiores e mais próximos da metamorfose passem a captar uma maior quantidade de itens de origem animal, o que contribui para o sucesso reprodutivo após a metamorfose (Martins et al. 2013, Jacobson et al. 2019).

Em *Pithecopus oreades*, a proporção da dieta herbívora foi maior em todos os estágios, mas a partir do estágio 40 a proporção dos itens vegetais consumidos passa a ser superior a 70%, padrão apresentado por outras espécies (Santos et al. 2015, Pollo et al. 2019). O tamanho do corpo e da cauda foram relacionados significativamente na dieta herbívora da espécie, enquanto o tamanho da boca e o estágio dos indivíduos foi determinante na obtenção da dieta carnívora. Existe então, uma seletividade alimentar por itens vegetais no ambiente, enquanto itens animais são consumidos oportunisticamente (Arias et al. 2002, Rossa-Feres et al. 2004).

Existe uma grande lacuna de informações sobre como a dieta de girinos afetam as funções ecossistêmicas (da Silva & Brito-Ferreira 2006, Connelly et al. 2011, Banini et al. 2017). Este estudo mostrou uma divergência no padrão esperado de uma troca gradual entre a dieta herbívora e a dieta carnívora, o que só foi observado nas espécies *Boana albopunctata* e *Leptodactylus sertanejo*. A preferência dos indivíduos por itens vegetais foi expressiva, demonstrando que esse tipo de dieta tem aspectos nutritivos suficientes para o desenvolvimento como visto em outros estudos (Ruibal & Laufer 2012, Babini et al. 2017).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Foram apresentados importantes aspectos que auxiliam no entendimento acerca do fluxo energético através dos ambientes aquáticos e terrestres. Reforçamos que girinos são fundamentais para a inserção de produtos basais na cadeia trófica. É importante garantir a permanência destes organismos nos ambientes através de medidas de conservação dos habitats, o que é essencial para a manutenção dos ecossistemas em diferentes escalas. Enfatiza-se também que fomentar pesquisas que respondam perguntas básicas sobre a biologia destes animais é fundamental para sua proteção.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Altig R., Whiles M.R. & Taylor C.L. 2007: What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater biology* 52: 386-395.

Alves-Ferreira G., Paixão I.B.F.D. & Nomura F. 2021: Morphological characterization and diversity of tadpoles (Amphibia: Anura) at Emas National Park and its surrounding, Goiás State, Brazil. *Biota Neotropica 21: 1-11.*

Annibale F.S., De Sousa V.T.T., De Sousa C.E., Venesky M.D., Rossa-Feres D.D C., Wassersug R.J. & Nomura F. 2020: Smooth, striated, or rough: how substrate textures affect the feeding performance of tadpoles with different oral morphologies. *Zoomorphology* 139: 97-110.

Arias M.M., Peltzer P.M. & Lajmanovich R. C. 2002: Diet of the giant tadpole Pseudis paradoxa platensis (Anura, Pseudidae) from Argentina. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology 1: 97-100.*

Babini M.S., Cibils Martina L., Luque E., Gari N., Salas N.E. & Martino A.L. 2017: Anuran larvae diet from agroecosystem's ponds: environmental quality and implications for their populations. *Journal Limnology* 76: 137-147.

Bates D., Mächler M., Bolker B. & Walker S. 2015: Fitting Linear Mixed-Effects Models Using Ime4. *Journal of Statistical Software 67: 1-48.*

Bicudo C.D.M. & Menezes M. 2006: Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. São Carlos, Rima.

Bionda C., Luque E., Gari N., Sala N., Lajmanovich R. & Martino A. 2013: Diet of tadpoles of Physalaemus biligonigerus (Leiuperidae) from agricultural ponds in the central region of Argentina. *Acta Herpetologica 8: 141-146.*

Burnham K.P., Anderson D.R. 2004: Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research 33:261-304.*

Callisto M., Moreno P. & Barbosa F.A.R. 2001: Habitat diversity and benthic functional trophic groups at Serra do Cipó, Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Biologia 61:* 259-266.

Craioveanu O., Craioveanu C., Ghira I., Mireşan V. & Hartel T. 2019: Does carnivory pay off? Experiments on the effects of different types of diet on growth and development of Bufo bufo (Linnaeus, 1758) tadpoles and carry-over effects after metamorphosis. *Herpetozoa 32: 21-31*.

Da Silva H.R. & De Britto-Pereira M.C. 2006: How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of Xenohyla truncata (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Zoology* 270: 692-698.

Dutra S.L. & Callisto M. 2005: Macroinvertebrates as tadpole food: importance and body size relationships. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 923-927.

Fabrezi M. & Cruz J. C. 2020: Evolutionary and developmental considerations of the diet and gut morphology in ceratophryid tadpoles (Anura). *BMC Developmental Biology* 20: 1-17.

Gosner K.L. 1960: A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica 16: 183-190.*

Grosjean S. 2005: The choice of external morphological characters and developmental stages for tadpole-based anuran taxonomy: a case study in Rana (Sylvirana) nigrovittata (Blyth, 1855) (Amphibia, Anura, Ranidae). *Contributions to Zoology 74: 61-76.*

Heinen J.T. & Abdella J.A. 2005: On the advantages of putative cannibalism in American toad tadpoles (Bufo a. americanus): is it active or passive and why?. *The American midland naturalist 153: 338-347.*

Jackman S., Tahk A., Zeileis A., Maimone C., Fearon J., Meers Z., ... & Imports M.A. S.S. 2015: Package 'pscl'. Political Science Computational Laboratory. United States Studies Centre, University of Sydney. Sydney.

Jacobson B., Cedeno-Vazquez J.R., Espinoza-Avalos J. & Gonzalez-Solis D. 2019: The effect of diet on growth and metamorphosis of Triprion petasatus (anura: hylidae) tadpoles. *Herpetological Conservation and Biology 14: 308-324.*

Jefferson D.M., Hobson K.A. & Chivers D.P. 2014: Time to feed: How diet, competition, and experience may influence feeding behaviour and cannibalism in wood frog tadpoles Lithobates sylvaticus. *Current Zoology 60: 571-580*.

Kupferberg S.J., Marks J.C. & Power M.E. 1994: Effects of variation in natural algal and detrital diets on larval anuran (Hyla regilla) life-history traits. *Copeia 446-457.*

Martins F.M., Oom M.D.M., Rebelo R. & Rosa G.M. 2013: Differential effects of dietary protein on early life-history and morphological traits in natterjack toad (Epidalea calamita) tadpoles reared in captivity. *Journal of Zoo Biology* 32: 457-462.

Montaña C.G., Silva S.D., Hagyari D., Wager J., Tiegs L., Sadeghian C., ... & Schalk C.M. 2019: Revisiting "what do tadpoles really eat?" A 10-year perspective. *Freshwater Biology 64: 2269-2282.*

Nelder J. & Wedderburn R. 1972: Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 135: 370-384.

Pezzuti T.L., Leite F.S.F., Rossa-Feres D.D.C. & Garcia P.C.A. 2023: The tadpoles of the Iron Quadrangle, Southeastern Brazil: a baseline for larval knowledge and anuran conservation in a diverse and threatened region. *South American Journal of Herpetology* 22: 1-107.

Pollo F.E., Cibils-Martina L., Otero M.A., Baraquet M., Grenat P.R., Salas N.E. & Martino A.L. 2019: Anuran tadpoles inhabiting a fluoride-rich stream: diets and morphological indicators. *Heliyon 5: 1-8.*

Protázio A.S., Protázio A.S., Gama V., Silva S.V., dos Santos C.G.C. & de Oliveira J.K.G. 2019: Diet of tadpoles of five anuran species from northeast Brazil. *Journal of Limnology* 79: 180-186.

Quammen J.K. & Durtsche R.D. 2003: Diet comparisons in three tadpole species, Rana sylvatica, Bufo americanus, and Pseudacris crucifer, in a northern temperate climate. *Norse Scientist 1: 45-50.*

Rossa-Feres D.D.C., Jim J. & Fonseca M.G. 2004: Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia 21*: 745-754.

RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL http://www.rstudio.com/.

Santos F.J., Protázio A.S., Moura C.W. & Juncá F.A. 2016: Diet and food resource partition among benthic tadpoles of three anuran species in Atlantic Forest tropical streams. *Journal of Freshwater Ecology 31: 53-60.*

Schäfer M., Neira-Salamea K., Sandberger-Loua L., Doumbia J. & Rödel M.O. 2022: Genus-specific and Habitat-dependent Plant Ingestion in West African Sabre-toothed Frogs (Anura, Odontobatrachidae: Odontobatrachus). *Herpetological Monographs 36:* 49-79.

Schalk C.M., Montaña C.G, Winemiller K.O. & Fitzgerald L. A. 2017: Trophic plasticity, environmental gradients and food-web structure of tropical pond communities. *Freshwater Biology* 62: 519-529.

Schiesari L., Werner E. & Kling G.W. 2009: Carnivory and resource-based niche differentiation in anuran larvae: implications for food web and experimental ecology. *Freshwater Biology 54*: *572-586*.

Strauss R.E. & Altig R. 1992: Ontogenetic body form changes in three ecological morphotypes of anuran tadpoles. *Growth, Development & Aging 56*: 3-16.

Vasconcelos T.D.S., Dos Santos T.G., Rossa-Feres D.D.C. & Haddad C.F. 2011: Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia 673: 93-104.*

Wickramasinghe D.D., Oseen K.L. & Wassersug R.J. 2007: Ontogenetic changes in diet and intestinal morphology in semi-terrestrial tadpoles of *Nannophrys ceylonensis* (Dicroglossidae). *Copeia 2007: 1012-1018*.

Wilbur H.M. 1980: Complex life cycles. *Annual review of Ecology and Systematics 11:* 67-93.

Capítulo 2.

Dieta dos girinos de *Pithecopus oreades* (Brandão 2002) e *Proceratophrys salvatori* (Caramaschi 1996) em riachos temporários de altitude no Brasil Central: Diferenças na estratégia de forrageamento produzem dietas diferentes?

RESUMO

Há estudos que visam identificar características morfológicas eventualmente ligadas à dieta das espécies, buscando classificar guildas tróficas entre elas. O comportamento dos indivíduos durante a atividade de forrageamento é característico de cada espécie e sugere adequações evolutivas para a eficiência na busca por alimento. O objetivo do presente trabalho foi descrever a dieta de girinos de uma população de Pithecopus oreades e de Proceratophrys salvatori provenientes de um riacho temporário na Fazenda Água Limpa – DF e comparar sua sobreposição no uso de recursos alimentares. A coleta foi realizada na Fazenda Água Limpa/ UnB (FAL). Os poços amostrados possuíam cerca de um metro de profundidade e um metro de largura e a coleta ocorreu com o auxílio de peneiras com a busca ativa dos indivíduos. Em laboratório, após a identificação dos itens alimentares, determinamos a frequência relativa ou riqueza relativa e a abundância relativa. Elaboramos modelos lineares generalizados (GLM) com a combinação entre abundância e riqueza de itens e as variáveis morfométricas e modelos de GLM com a combinação entre estágio larval e comprimento total e os itens alimentares encontrados nos intestinos, visando avaliar o efeito da morfologia sobre a dieta dos animais. Os itens mais abundantes encontrados nos intestinos analisados foram algas e protozoários aquáticos, os mesmos itens foram identificados nas amostras do substrato. Por outro lado, a abundância proporcional dos itens varia entre as espécies. Apesar da grande disponibilidade no ambiente, o item Chlorophyceae foi menos ingerido em comparação com o disponível tanto por Pithecopus oreades quanto por Proceratophrys salvatori. A eletividade negativa de algas verdes P. salvatori é ainda maior. No presente estudo foi evidenciado que há sobreposição de nicho entre espécies que não compartilham o mesmo uso do microhabitat. Quando em ambientes sazonais, como o desse estudo, a atividade reprodutiva tende a ocorrer simultaneamente e isso aumenta a competição. Estudos sobre girinos são escassos, pouco se sabe sobre o comportamento desse grupo que é tão importante para a conexão entre a cadeia trófica de ambientes aquáticos e terrestres. Dessa forma, as informações aqui expostas devem contribuir para um desenvolvimento mais aprofundado do conhecimento sobre ambientes sazonais e a função e importância desses organismos na regulação dos ecossistemas.

Palavras-Chave: Nectônicos, Bentônicos, Anuros, Sobreposição de Nicho

ABSTRACT

There are studies aimed at identifying morphological characteristics potentially linked to the diet of species, seeking to classify trophic guilds among them. The behavior of individuals during foraging activity is characteristic of each species and suggests evolutionary adaptations for efficiency in food search. The objective of this study was to describe the diet of tadpoles from a population of Pithecopus oreades and Proceratophrys salvatori from a temporary stream at Fazenda Água Limpa – DF and compare their overlap in the use of food resources. Sampling was conducted at Fazenda Água Limpa/UnB (FAL). The sampled pools were approximately one meter deep and one meter wide and occurred using sieves with active search for individuals. In the laboratory, after identifying the food items, we determined the relative frequency or relative richness and relative abundance. We developed Generalized Linear Models (GLM) combining abundance and richness of items with morphometric variables, and GLM models combining larval stage and total length with the food items found in the intestines, aiming to assess the effect of morphology on animal diet. The most abundant items found in the analyzed intestines were aquatic algae and protozoa, the same items identified in substrate samples. However, the proportional abundance of items varies between species. Despite their high availability in the environment, the Chlorophyceae item was less ingested compared to its availability, both by *Pithecopus* oreades and Proceratophrys salvatori. The negative selectivity of green algae in P. salvatori was even greater. This study highlighted niche overlap between species that do not share the same microhabitat use. In seasonal environments like the one in this study, reproductive activity tends to occur simultaneously, increasing competition. Studies on tadpoles are scarce. Little is known about the behavior of this group, which is crucial for connecting the trophic chain between aquatic and terrestrial environments. Thus, the information presented here should contribute to a deeper understanding of seasonal environments and the role and importance of these organisms in ecosystem regulation.

Key-Words: Nectonic, Benthic, Anurans, Niche Overlap

INTRODUÇÃO

Em sua maioria, estudos de dieta com girinos visam entender os requerimentos alimentares das larvas para o seu crescimento, desenvolvimento e sobrevivência (Álvarez & Niciesa 2002). A maior parte desses estudos se concentra em descrever o comportamento alimentar dos organismos, o papel da dieta no desenvolvimento entre os estágios de vida, a disponibilidade de alimento para as larvas em ambientes degradados e o resultado da predação nas comunidades de presas (Mozer et al. 2019, Protazio et al. 2020, Kloh et al. 2021).

Há estudos que visam identificar características morfológicas relacionadas à dieta das espécies, buscando identificar padrões (Fabrezi & Cruz 2020). Tais estudos buscam relacionar a dieta com a morfologia do aparato bucal, enquanto medidas corporais são associadas a qualidade do alimento ao desenvolvimento dos girinos durante seu desenvolvimento e metamorfose (Sánchez 2013). Estudos buscam entender como as espécies partilham os recursos em um determinado local, em quais níveis existe competição, quando os recursos são limitados a especificidades compartilhadas nas populações e se existe algum padrão para evitar dessa sobreposição (Sale 1974).

O comportamento dos indivíduos durante a atividade de forrageamento é característico de cada espécie e sugere adequações evolutivas para a eficiência na busca por alimento, sendo de extrema importância no desenvolvimento das larvas e manutenção nas atividades dos adultos (Annibale et al. 2019, Jiang et al. 2022, Naganawa & Okada 2023). Espécies de hábitos nectônicos utilizam toda a coluna d'água para o forrageamento, porém podem ficar mais suscetíveis à predação por predadores visualmente orientados (Eterovick et al. 2018, Melo et al. 2020), enquanto espécies bentônicas estão mais associadas ao substrato, utilizam o substrato para camuflagem e assim são mais restritas a um espaço específico (de Souza et al. 2022). No entanto, a atividade de girinos pode variar de acordo com a história natural de cada espécie, com sua morfologia, estágio de desenvolvimento, disponibilidade de alimento e risco de predação (Audo et al. 1995, Marco Jr et al. 2014, Annibale et al. 2019).

Como o desenvolvimento dos girinos está diretamente relacionado à qualidade da dieta, entender os tipos de itens associados, o ambiente e comportamento de forrageamento das espécies é essencial para compreendermos diversos aspectos da

sua história natural e do seu desenvolvimento (Rossa-Feres et al. 2004, Wickramasinghe et al. 2007, Fabrezi & Cruz 2020).

No Cerrado existem diversas áreas de altitude, que são importantes centros de endemismos no bioma (Nogueira et al. 2011). Nesses locais é comum encontrarmos diversos anfíbios endêmicos, incluindo espécies de distribuição restrita (Vaz-Silva et al. 2020), algumas delas associadas a ambientes característicos desses locais, tais como riachos temporários de leito pedregoso (Vargas-Salinas & Amézquita 2014).

espécie Pithecopus oreades (Brandão 2002), pertencente Phyllomedusidae, é endêmica do Cerrado, ocorrendo em formações abertas acima dos 900 metros. A espécie se reproduz em riachos temporários, onde os adultos em amplexo produzem ninhos em folhas dobradas pendentes sobre poços mais profundos desses riachos onde se dá o desenvolvimento dos girinos. Pouco se sabe sobre a ecologia de girinos em riachos temporários (Dutra & Callisto 2005, Eterovick et al. 2018) e como esses ambientes são pobres em nutrientes, existem adaptações morfológicas no aparato oral dessa espécie para a raspagem de substratos rochosos (Brandão 2002, Cândido et al. 2022). Endêmica do bioma cerrado, Proceratophrys salvatori (Caramaschi 1996) é encontrada em fisionomias campestres em áreas de altitude do Brasil Central, incluindo locais de solo raso e rochoso. Seus girinos são encontrados em riachos temporários associados a esses ambientes (Brandão & Batista 2000, Magalhães et al. 2020, Vaz-Silva et al. 2020).

OBJETIVO

Descrever a dieta de girinos de *Pithecopus oreades* e de *Proceratophrys salvatori* provenientes de um riacho temporário na Fazenda Água Limpa – DF e comparar sua sobreposição no uso de recursos alimentares.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

A coleta foi realizada na Fazenda Água Limpa/ UnB (FAL), inserida Área de Proteção Ambiental Gama e Cabeça de Veado (APA Gama e Cabeça de Veado), dentro dos limites da Área de Interesse Ecológico Capetinga-Taquara (ARIE Capetinga-Taquara). A FAL, de propriedade da Universidade de Brasília, possui 4.500 hectares, sendo que

2.500 hectares estão nos limites da ARIE Capetinga-Taquara. O ambiente de coleta é um córrego temporário em um campo rupestre a 1200m de altitude. A vegetação é predominantemente formada por gramíneas e arbustos (Candido et al. 2022).

Os girinos foram obtidos em novembro de 2021, a partir das 20h, por coleta ativa, com o uso de peneiras. Encontramos indivíduos em poços localizados ao longo do curso do riacho, que corresponde a uma das nascentes do Córrego Capetinga. Tambem foram coletadas amostras de substrato fino, grosso e de água para a identificação do conteúdo planctônico, e consequentemente a identificação da disponibilidade de recursos alimentares.

Os poços amostrados possuíam cerca de um metro de profundidade e um metro de largura e a coleta ocorreu com o auxílio de peneiras com a busca ativa dos indivíduos. Após a captura os girinos foram imediatamente anestesiados por imersão em uma solução aquosa saturada com lidocaína e, após o desaparecimento de sinais vitais (movimentos e batimentos cardíacos), foram fixados em solução de formalina 10% de acordo com a Resolução Normativa nº 37 de 27/01/18 do CONCEA. Todos os exemplares foram depositados na Coleção do Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação da Universidade de Brasília - UnB. Para análise da oferta de recursos, amostras de substrato fino, grosso e da água foram coletadas do mesmo local da coleta dos indivíduos, onde foram imergidos imediatamente em formol 10% para a identificação dos itens em laboratório.

Morfometria e Dieta

Em laboratório, os girinos foram medidos e abertos com uma incisão entre a cloaca e a base da cabeça. Em seguida, foi removido todo o intestino e foi reservado em frascos Eppendorf com 4ml de solução formol 5%. Um quarto de todo o comprimento do intestino foi então diluído novamente em 4 ml de formol 5%. Foram produzidas e identificadas lâminas da solução com o conteúdo intestinal, mostras do substrato e da água. Para a fixação das lâminas, foi gotejada 1ml da diluição do intestino na lâmina de microscopia e adicionada mais 1 ml de corante azul de metileno. Essas lâminas foram postas para secagem e seladas com verniz Vitral Acrilex® e cobertas com lamínulas.

Para cada espécime foram tomadas as medidas de comprimento total (CT), comprimento rostro-cloacal (CRC), diâmetro do disco oral (DD), comprimento da cauda (CC), altura da cauda (ACA), altura do músculo da cauda (AMC), distância entre órbitas (DO), distância do focinho a órbita (DFO), e a identificação do vii) estágio larval (EL), segundo a Tabela de Gosner (1960). Essas medidas foram agrupadas como medidas de tamanho do corpo (CRC), tamanho da cabeça (DD, DO e DFO) e tamanho de cauda (CC, ACA e AMC), seguindo Strauss & Altig (1992) e Grosjean (2005) e estágio (EL), seguindo Gosner 1960.

Foram identificados os itens alimentares presentes nas lâminas por observação direta utilizando microscópio óptico X®, com objetiva 40X, até o menor nível taxonômico possível (geralmente até Família) de acordo com Bicudo & Menezes (2006). A visualização foi feita por toda a superfície da lamínula, com a identificação do que foi possível em um período de até 10 minutos.

Análises Estatísticas

Após a identificação dos itens alimentares, a riqueza relativa (F%), que considera a quantidade de itens ingeridos, e a abundância relativa (N%), explicando a quantidade do determinado item em relação ao total dos itens ingeridos por todos os indivíduos, foram determinados. Para a padronização dos índices foi usado o Índice de Importância Relativa (IIR), que considera a relação entre as proporções de frequência e abundância (Krebs 1999). Estes quantitativos descritivos não levam em consideração a disponibilidade dos itens no ambiente. Por isso foi feita a análise de eletividade, com o índice de Jacob (Jacobs 1974), que compara a relação entre as proporções de cada item alimentar encontrado nos intestinos com os itens encontrados nas amostras do ambiente, variando entre -1 e 1. Valores próximos a -1 indicam que os indivíduos estão ingerindo determinado item em proporção menor do que ele ocorre no ambiente, valores próximos a 1 indicam que os indivíduos estão ingerindo um determinado item em proporção maior do que ele ocorre no ambiente e valores próximos a zero indicam que ingerem os itens em proporção semelhante à presença do item no ambiente (Jacobs 1974).

Foram elaborados modelos de regressão generalizados (GLM) (Nelder & Wedderburn 1972) com a combinação entre abundância e riqueza de itens e as variáveis

morfométricas e modelos de GLM com a combinação entre estágio larval e comprimento total e os itens alimentares encontrados nos intestinos, visando avaliar o efeito da morfologia sobre a dieta dos animais. A definição do melhor modelo foi feita segundo o Critério de Akaike (AIC), a relação entre eles com o ΔAIC (Burnham & Anderson 2004), a função de verossimilhança em Log (LogL) e o Coeficiente de Determinação (R²). foram consideradas viáveis os modelos com valores de ΔAIC até 2 (Burnham & Anderson 2004).

A sobreposição de Nicho foi avaliada com os dados de conteúdo intestinal para a identificação de possíveis diferenças entre a dieta das espécies e entre os indivíduos da mesma espécie. Usei o pacote EcoSimR com a modelagem em 1000 repetições de Monte Carlo com o Índice de Pianka como métrica usando a fórmula:

$$I_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^{N} P_{ij}. P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^{N} P_{ij}^{2}.\sum_{i=1}^{N} P_{ik}^{2}}}$$

Onde I_{jk} = sobreposição de nicho entre as espécies j e k; P_{ij} = proporção de recursos usados por j; P_{ik} = proporção de recursos usados por k e i = recurso. Os algoritmos utilizados foram o RA1, que aumenta a probabilidade de sobreposição nos modelos já que substitui todos os zeros da matriz de dados, o RA2 que retem todos os zeros da matriz de dados (ou seja, entende que esses espaços não estão disponíveis), o RA3 onde as observações inteiras são reorganizadas retendo a especiação por observação, porém permitindo, em certo nível, o uso de novos nichos e o RA4 que reorganiza só os valores que não são zero por observação (Winemiller & Pianka 1990).

Todas as análises estatísticas foram feitas no software RStudio (RStudio Team 2020) com o uso dos pacotes" Ime4" (Bates et al. 2015) para a produção dos modelos de regressão generalizada, "pscl" (Jackman 2020) na identificação do valor de verossimilhança e pseudo-R² e "EcoSimR" (Gotelli et al. 2015) na modelagem de sobreposição de nicho.

RESULTADOS

Foram coletados 79 indivíduos de *Pithecopus oreade*s entre os estágios 23 e 37, e 26 indivíduos de *Proceratophrys salvatori* entre os estágios 25 e 37 (Tabela 1) segundo a tabela de desenvolvimento de Gosner (1960).

Tabela 1. Estágios de desenvolvimento, comprimento rostro-cloacal (CRC em milímetros), altura da cauda e comprimento da cauda (em milímetros) de *Pithecopus oreades* e *Proceratophrys salvatori* da Fazenda Água Limpa – DF.

		us oreades = 79	The second secon	arys Salvatori 26
Estágio larval	23 - 37		25 - 37	
	X ± DP	Amplitude	X - DP	Amplitude
CRC	12,98 ± 3,21	4,99 - 17,5	6,46 ± 1,48	3,73 - 9,03
Altura da cauda	7,91 ± 1,63	4,35 - 11,05	3,48 ± 0,84	1,92 - 4,82
Comprimento caudal	19,61 ± 3,62	11,93 - 26,55	10,08 ± 2,22	6,28 - 14,17

Chlorophyceae foi o item com maior abundância relativa nas amostras de substrato, compondo mais de 42% do total de itens identificados, enquanto Thecamoebina (Chlorophyta) representou 18% do total da Bacilariophyceae amostra. (Bacillariophyta), o terceiro item mais abundante, representou 11% da abundância relativa. Os itens Cyanophyceae (Bacteria), Copepoda (Arthropoda), Nematoda, Euglenophyceae (Euglenozoa), Machophyta (Planteae), Chrysophyceae (Myzozoa), (Ochrophyta), Dinophyceae Zygnematophyceae (Streptophyta), Arachnida (Arthropoda) e Blastocladiomycota somaram valores de abundância relativa menores que 10% (Tabela 2).

Thecamoebina foi o item mais abundante para *Pithecopus oreades* (N% = 27%), com índice de importância 59%, seguido de Chlorophyceae, com abundância relativa de 24% e IIR 59%. Observamos ainda Cyanobacteria (IIR 50%), Bacilariophyceae (IIR 46%), Nematoda (IIR 37%) e Macrofitas (IIR 20%), com índices de importância relativas maiores que 20% (Tabela 2; Figura 1).

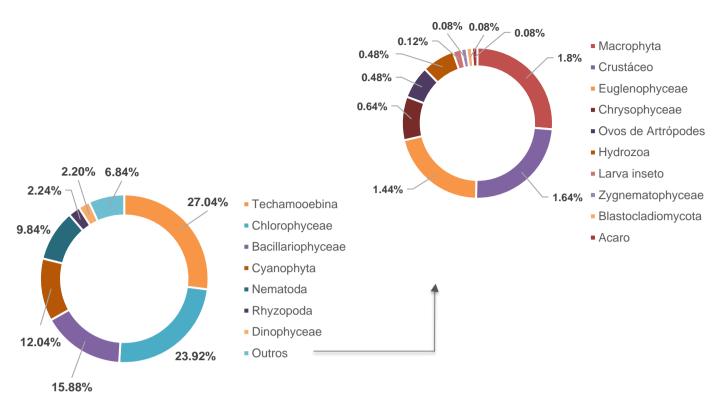


Figura 1. Porcentagem dos itens alimentares encontrados nos intestinos de *Pithecopus* oreades.

The camoebina também foi o item mais abundante para *Proceratophrys salvatori* (N% = 36%), com índice de importância de 66%, seguido de Cyanophyta (N% = 16%; IIR = 54%). Outros itens com IIR > 30% foram Nematoda (N% = 11%, IIR = 46%), Bacillariophyceae (N% = 7%, IIR = 44%), Copepoda (N% = 7%, IIR = 42%) e Macrophyta (N% = 2%, IIR = 33%) (Tabela 2; Figura 2).

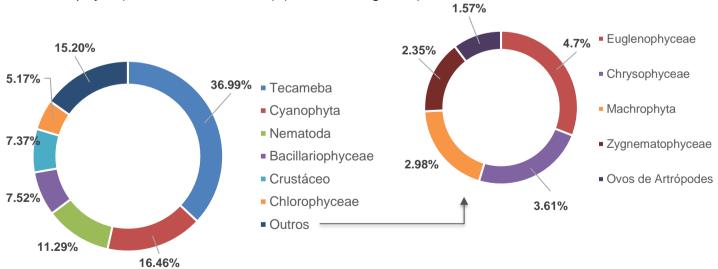


Figura 2. Porcentagem dos itens alimentares encontrados nos intestinos de *Proceratophrys salvatori*.

Para *Pithecopus oreades*, Zygnematophyceae foi o item com o menor valor (-0,81) no índice de eletividade (J), com uma proporção inferior a encontrada no ambiente, enquanto Dinophyceae foi ingerido em proporção superior (0,71). Para *Proceratophrys salvatori*, Chlorophyceae foi ingerido com frequência bem inferior à observada no ambiente (-0,86), enquanto Chrysophyceae foi ingerido em proporção bem superior à sua oferta no ambiente (0,65) (Tabela 2).

Tabela 2. Dados de abundância, frequência e importância dos itens alimentares encontrados nos intestinos de girinos de *Pithecopus oreades* (n = 79) e *Proceratophrys salvatori* (n = 26) de um riacho temporário de altitude na Fazenda Água Limpa (FAL). Abundância relativa (N), frequência relativa (F%), índice de importância relativa (IIR) e o Índice de seletividade de Jacob (J).

	Pithecopus oreades				Proceratophrys salvatori			
	N%	F%	IIR (%)	J	N%	F%	IIR (%)	J
Techamooebina	27,04	92,59	59,82	0,25	36,99	96,15	66,57	0,44
Chlorophyceae	23,92	95,06	59,49	-0,39	5,17	61,54	33,36	-0,86
Cyanophyta	12,04	88,89	50,47	0,19	16,46	92,31	54,38	0,35
Bacillariophyceae	15,88	76,54	46,21	0,24	7,52	80,77	44,15	-0,19
Nematoda	9,84	64,20	37,02	0,42	11,29	80,77	46,03	0,47
Macrophyta	1,8	38,27	20,04	-0,45	2,98	57,69	30,34	-0,24
Euglenophyceae	1,44	25,93	13,69	0,11	4,70	53,85	29,27	0,61
Copepoda	1,64	23,46	12,55	-0,58	7,37	76,92	42,14	0,12

	N%	F%	IIR (%)	J	N%	F%	IIR (%)	J
Chrysophyceae	0,64	8,64	4,64	-0,1	3,61	53,85	28,73	0,65
Dinophyceae	2,2	6,17	4,19	0,71	-	-	-	-
Larvas de atrópodes	0,12	3,70	1,91	-	-	-	-	-
Ovos de artrópodes	0,48	2,47	1,48	0	1,57	7,69	4,63	0
Hydrozoa	0,48	2,47	1,48	-	-	-	-	-
Zygnematophyceae	0,08	2,47	1,28	-0,81	2,35	42,31	22,33	0,5
Blastocladiomycota	0,08	2,47	1,28	-	-	-	-	-
Arachnida	0,08	1,23	0,66	-0,66	-	-	-	-

A riqueza de itens em *Pithecopus oreades* foi melhor explicada pelas medidas altura da cauda, distância do focinho à órbita e distância entre órbitas. E a abundância por estágio larval, comprimento rostro-cloacal, distância entre orbitas, distância do focinho à orbita e diâmetro do disco oral (Tabela 3). O estágio larval e comprimento total explicou a presença dos itens Chlorophyceae, Bacillarophyceae e Tecamoebina. Os itens Chrysophyceae, Dinophyceae, Nematoda e Copepoda também foram identificados como resposta ao estágio larval. E o comprimento ainda explicou a presença de Dinophyceae, Arachnida e ovos de artrópodes (Tabela 4)

Tabela 3. Dados de GLM contento o Critério de Informação de Akaike (AIC), o delta AIC, a função de verossimilhança em Log (LogL) e o Coeficiente de Determinação (R²) para descrever o efeito da morfologia dos girinos de *Pithecopus oreades* sobre a abundância e riqueza de itens_da dieta. São apresentados os dados de abundância de itens (AbTotal), riqueza de grupos na dieta (Riq), estágio larval (EL), comprimento costro-cloacal (CRC), diâmetro do disco oral (DD), altura da cauda (ACA), distância entre órbitas (DO), distância do focinho à órbita (DFO).

Modelo	AIC	ΔΑΙC	LogL	Pseudo - R²
riq ~ ACA+DFO	259,66	0	19,85	0,2341
riq ~ DD+ACA	259,66	0,008	19,84	0,234
riq ~ ACA+DO+DFO	259,69	0,032	21,81	0,2542
abtotal ~ EL+CRC+DO+DFO	662,58	0	42,15	0,4216
abtotal ~ CRC+DO+DFO	663,38	0,798	39,35	0,4002
abtotal ~EL+CRC+DD+DO+DFO	663,98	1,4	42,75	0,4261

Tabela 4. Dados dos três melhores modelos de GLM contento o Criterio de Informação de Akaike (AIC), o delta AIC, a função de verossimilhança em Log (LogL) e o Coeficiente de Determinação (R²) para descrever a relação entre o comprimento total (CT) e o estágio larval (EL) e os itens da dieta sendo eles: chlo – Chlorophyceae; baci – Bacillarophyceae; chry – Chrysophyceae; teca – Tecamoebina; dino – Dinophyceae; nem – Nematoda; cope – Copepoda; ara – Arachnida; ovos – Ovos de Artrópodes, para *Pithecopus oreades*.

Modelo	AIC	ΔΑΙC	LogL	Pseudo - R²
EL ~ chlo+baci+chry+teca+dino+nem+ovos	438,37	0	29,19	0,3164
EL ~ chlo+baci+chry+teca+dino+nem	438,38	0,015	27,17	0,2982
EL ~ chlo+baci+chry+teca+dino+nem+cope+ovos	439,25	0,88	30,3	0,3263
CT ~ chlo+baci+teca+dino+ara+ovos	490,41	0	31,07	0,3325
CT ~ chlo+baci+teca+dino+ovos	490,43	0,02	29,04	0,3147
CT ~ chlo+baci+teca+ara+ovos	490,6	0,19	28,87	0,3131

A altura e comprimento da cauda mais o tamanho do corpo e distância entre os olhos foram as características que melhor explicaram a riqueza de itens em *Proceratophrys salvatori*. A abundância de itens teve quase 60% de explicação dada por medidas do tamanho da cabeça (distância entre os olhos e distância entre o focinho e o olho), estágio larval, altura da cauda e do músculo da cauda (Tabela 5).

Tabela 5. Dados dos três melhores modelos de GLM contento o Criterio de Informação de Akaike (AIC), o delta AIC, a função de verossimilhança em Log (LogL) e o Coeficiente de Determinação (R²) para descrever a abundância e riqueza de itens pelas medidas morfométricas para *Proceratophrys salvatori*. São apresentados os dados de diversidade da dieta com (Riq) e abundância de itens (abtotal) :estágio larval (EL); comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cauda (CC), altura da cauda (ACA), altura do músculo da cauda (AMC), distância entre órbitas (DO), distância do focinho à órbita (DFO).

Modelo	AIC	ΔΑΙC	LogL	Pseudo - R²
riq ~ ACA+CC	80,17	0	6,04	0,2474
riq ~ CRC+ACA	80,67	0,5	5,54	0,2294
riq ~ CRC+ACA+DO	81,01	0,83	7,21	0,2876
abtotal ~ EL+AMC+DO+DFO	155,55	0	18,52	0,5695
abtotal ~ AMC+DO+DFO	155,77	0,21	16,3	0,5238
abtotal ~ EL+ACA+AMC+DO+DFO	156,09	0,53	19,99	0,5973

Os melhores modelos explicativos de estágio larval e comprimento total de *Proceratophrys salvatori* tiveram AIC de zero, estão eles foram ranqueados de acordo com o LogL e explicaram os itens Chlorophyceae, Bacillarophyceae, Zynematophyceae, Copepoda, e ovos de artrópodes. O estágio larval ainda explicou a presença de Cyanophyta. O comprimento total explicou também a presença de Euglenophyceae e Macrophyta (Tabela 6). Dinophyceae, Blastocladiomycota, Arachnida, larvas de artrópodes e hydrozoa (Cnidaria) não foram encontrados nos intestinos dessa espécie (Tabela 2).

Tabela 6. Dados dos três melhores modelos de GLM contento o Criterio de Informação de Akaike (AIC), o delta AIC, a função de verossimilhança em Log (LogL) e o Coeficiente de Determinação (R²) para descrever a relação entre o comprimento total (CT) e o estágio larval (EL) e os itens da dieta, sendo chlo – Chlorophyceae; baci – Bacillarophyceae; chry – Chrysophyceae; eug – Euglenophyceae; mac – Machophyta; cya – Cyanophyta; teca – Tecamoebina; zyg – Zygnematophyceae; dino – Dinophyceae; nem – Nematoda; cope – Copepoda; ara - Arachnida; ovos – Ovos de Artrópodes, para *Proceratophrys salvatori*.

Modelo	AIC	ΔΑΙC	LogL	Pseudo - R²
EL ~ chlo+baci+cya+zyg+cope+ovos	106,92	0	23,40	0,6575
EL ~ chlo+baci+cya+zyg+cope	106,92	0	23,40	0,6575
EL ~ chlo+baci+cope	106,92	0	19,96	0,5988
CT ~ chlo+baci+eug+mac+zyg+cope	106,92	0	13,91	0,4709
CT ~ chlo+baci+eug+mac+zyg+cope+ovos	106,92	0	13,91	0,4709
CT ~ chlo+baci+eug+mac+zyg+cope+ara	106,92	0	13,91	0,4709

A competição entre indivíduos de *Pithecopus oreades* foi muito maior que o esperado ao acaso (0,62) com o uso dos algoritmos RA2 (0,75566), RA3 (0, 22) e RA4 (0,45). Já com o algoritmo RA1 (0,75) (Tabela 7), que gera pseudo-comunidades com pouca variância, não ocorreu maior competição que o esperado (Figura 1).

Tabela 7. Dados da simulação de sobreposição de nicho com 1000 repetições de Monte Carlo, usando os algoritmos RA1, RA2, RA3 e RA4 do teste de Pianka.

	Pithecopus oreades	Proceratophrys salvatori	Intraespecífica
Observada	0,622	0,667	0,858
RA1	0,755	0,758	0,754
RA2	0,546	0,549	0,676
RA3	0,226	0,366	0,029
RA4	0,452	0,419	0,357

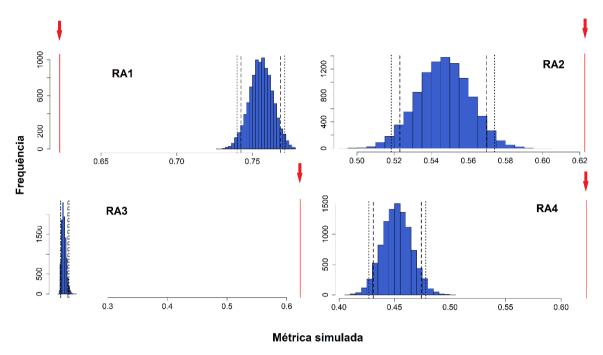
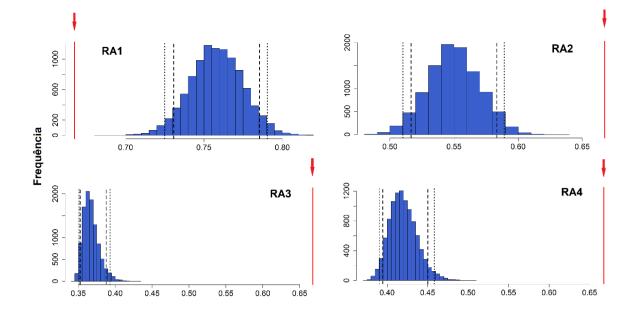


Figura 1. Simulação de sobreposição de nicho com 1000 repetições de Monte Carlo, usando os algoritmos RA1, RA2, RA3 e RA4 com dados da dieta de *Pithecopus oreades*. A seta vermelha aponta para o valor da sobreposição observada.

Para *Proceratophrys salvatori* a sobreposição observada (0,66) também foi maior que ao acaso nos algoritmos RA2 (0,66), RA3 (0,36) e RA4 (0.41) (Tabela 7). E assim como em *Pithecopus oreades* o algoritmo RA1 (0,75) foi o único em que a competição foi menor que o esperado (Figura 2).



Métrica simulada
Figura 2. Simulação de sobreposição de nicho com 1000 repetições de Monte Carlo, usando os algoritmos RA1, RA2, RA3 e RA4 com dados da dieta de *Proceratophrys salvatori*. A seta vermelha aponta para o valor da sobreposição observada.

A competição entre *Pithecopus oreades* e *Proceratophrys salvatori* foi alta e houve uma sobreposição (0,85) maior que o esperado ao acaso. Todos os algoritmos RA1(0,75), RA2 (0,67), RA3 (0,02) e RA4 (0,35) (Tabela 7) modelaram pseudocomunidades com um grau de competição menor do que observado entre as duas espécies (Figura 3).

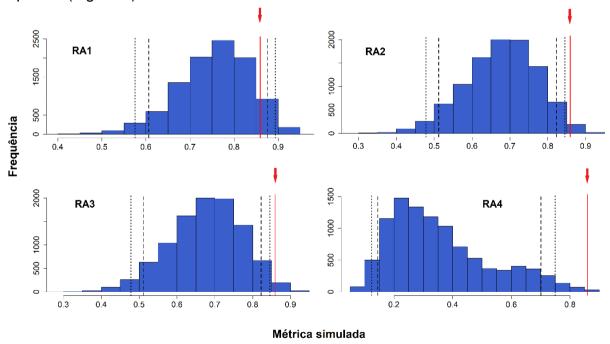


Figura 3. Simulação de sobreposição de nicho com 1000 repetições de Monte Carlo, usando os algoritmos RA1, RA2, RA3 e RA4 com dados da dieta de entre as espécies *Pithecopus oreades* e *Proceratophrys salvatori*. A seta vermelha aponta para o valor da sobreposição observada.

DISCUSSÃO

Os itens mais abundantes encontrados nos intestinos analisados foram algas e protozoários aquáticos, grupos bem representados nos cursos de água do Cerrado (Marco et al. 2014, Butarelli et al. 2022). Os mesmos itens foram identificados nas amostras do substrato, o que corrobora a hipótese de que a diversidade do recurso ingerido acompanha a diversidade do ambiente (Lajmanovich 2000, Anniballe et al. 2019). Por outro lado, a abundância proporcional dos itens varia entre as espécies (Santos et al. 2015, kloh et al. 2018).

Apesar da grande disponibilidade, o item Chlorophyceae foi evitado tanto por *Pithecopus oreades* quanto por *Proceratophrys salvatori*. A eletividade negativa de algas verdes *P. salvatori* é ainda maior, no entanto, a espécie possui hábitos bentônicos e tem mais acesso ao substrato raso onde esse recurso é mais abundante (Dunck et al. 2013). Zygnophyceae foi um item pouco abundante no ambiente e menos ainda no conteúdo intestinal de *P. oreades*. A qualidade dos nutrientes é de extrema importância para o desenvolvimento larval e proteínas oriundas de origem animal podem incrementar a velocidade de metamorfose dos indivíduos (Kupferberg 1997). Isso pode influenciar a seletividade de itens mais nutritivos e com maior valor energético, explicando a maior abundância de Techamoebina na dieta de ambas as espécies.

Outro aspecto que aparenta ser uma especificidade de *Pithecopus oreades* é a preferência pelo item Dinophyceae, que não foi encontrado em nenhum indivíduo de *Proceratophrys salvatori*. Phyllomedusidae contém espécies com grande capacidade de locomoção na coluna dá'gua e *P. oreades*, por ser uma espécie nectônica possui uma maior capacidade de coletar esse tipo de recurso (Fenchel 2001, Brandão 2002).

O padrão apresentado por *Pithecopus oreades* mostra uma associação entre a riqueza de itens consumidos e a capacidade de locomoção, com caudas mais desenvolvidas, enquanto a abundância de alimento está associada ao tamanho e maturação dos indivíduos. Isso indica que características da mobilidade da espécie podem favorecer uma dieta mais diversificada em nutrientes de diferentes fontes (Arendt 2010).

Girinos nectônicos possuem olhos dispostos lateralmente e focinho mais curto (das Neves-da-Silva et al. 2023), o que foi, junto com o tamanho do disco oral e maturação dos indivíduos, evidenciado nesse estudo como características que beneficiam a eficiência na captura de alimento. A distância entre as orbitas foi uma boa característica explicativa na dieta de ambas as espécies, o que corrobora o estudo de Tejedo et al. (2010) onde foi demonstrada uma relação positiva entre cabeças mais largas e o sucesso na captação de recursos alimentares.

A composição do conteúdo intestinal de larvas de anuros é muito similar entre espécies que possuem comportamento e local de forrageamento parecidos (Rossa-Feres et al. 2004, Santos et al. 2015, Kloh et al. 2018). É esperado que não exista sobreposição de nicho entre espécies que utilizam o hábitat de formas diferentes (Prado et al. 2009, Ferreira da Paixão et al. 2021). No entanto, neste estudo foi evidenciado que há sobreposição de nicho entre espécies que não compartilham o microhabitat. Essa sobreposição só não foi observada quando o algoritmo RA1 foi utilizado, porém a desvantagem desse método de modelagem é que as especificidades de cada espécie se perdem (Gotelli et al. 2015). *Proceratophrys salvatori* não ingeriu os itens Dinophyceae, Blastocladiomycota, Arachnida, larvas de artrópodes e Hydrozoa, no entanto, nesta análise eles são considerados disponíveis, o que pode não condizer com a realidade como evidenciado nos outros métodos.

Quando em ambientes sazonais, como o desse estudo, a atividade reprodutiva ocorre simultaneamente e isso aumenta a competição (Vasconcelos et al. 2011). Quando submetidos a um alto nível de competição, girinos bem-sucedidos pós metamorfose tendem a consumir mais itens ricos em aminoácidos (itens animais) do que itens ricos em carboidratos (Richter-Boix et al. 2006), tendendo a um desenvolvimento acelerado (Souza Filho et al. 2007). A busca pelo mesmo tipo de alimento incrementa ainda mais a competição interespecífica, o que explica a sobreposição de nicho evidenciada.

A disponibilidade de recursos é influenciada por movimentação do substrato para a coluna d'água (Ranvestel et al. 2004). O consumo primário e secundário de recursos alimentares (Protazio et al. 2020), o controle demográfico de espécies por predação (Regnet & Loebmann 2017), a quebra de partículas do extrato vegetal e a mudança nas características químicas da água com a liberação de amônia via excreção (Connelly et al 2011) são aspectos importantes no equilíbrio do hábitat ocupados por

estes organismos. Assim, a perda dessas espécies, muito sensíveis a modificações ambientais, é de grande prejuízo e ações de mitigação desses efeitos devem ser priorizadas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos sobre girinos são escassos e as poucas informações disponíveis são focadas em descrições morfológicas e taxonômicas. Pouco se sabe sobre o comportamento desse grupo que é tão importante para a conexão entre a cadeia trófica de ambientes aquáticos e terrestres. Dessa forma, as informações aqui expostas devem contribuir para um desenvolvimento mais aprofundado do conhecimento sobre ambientes sazonais e a função e importância desses organismos na regulação dos ecossistemas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Álvarez D. & Nicieza A.G. 2002: Effects of induced variation in anuran larval development on postmetamorphic energy reserves and locomotion. *Oecologia 131:* 186-195.

Annibale F.S., De Sousa V.T.T., De Sousa C.E., Venesky M.D., Rossa-Feres D.D.C., Wassersug R.J. & Nomura F. 2020: Smooth, striated, or rough: how substrate textures affect the feeding performance of tadpoles with different oral morphologies. *Zoomorphology* 139: 97-110.

Audo M.C., Mann T.M., Polk T.L., Loudenslager C.M., Diehl W.J. & Altig R. 1995: Food deprivation during different periods of tadpole (Hyla chrysoscelis) ontogeny affects metamorphic performance differently. *Oecologia 103: 518-522*.

Bicudo C.D.M. & Menezes M. 2006: Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. São Carlos, Rima.

Brandão R.A. & Batista C.G. 2000: Descrição do girino de Odontophrynus salvatori (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia, Série Zoologia 89: 165-170.*

Brandão R.A. 2002: A new species of Phyllomedusa Wagler, 1830 (Anura: Hylidae) from central Brazil. *Journal of Herpetology 36: 571-578.*

Butarelli A.C.D.A., Ferreira L.S.D.S., Riyuzo R., Dall'Agnol H.M.B., Piroupo C.M., Da Silva A.M., ... & Dall'Agnol L.T. 2022: Diversity assessment of photosynthesizers: comparative analysis of pre-cultivated and natural microbiome of sediments from Cerrado biome in Maranhão, Brazil. *Environmental Science and Pollution Research* 29: 77359-77374.

Burnham K.P. & Anderson D.R. 2004: Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods & Research 33: 261–304.*

Cândido C.E., Del-Prette A.C. & Brandão R.A. 2022: Reproductive biology of the phyllomedusidae frog Pithecopus oreades (Brandão 2002), a Cerrado endemic species related to altitude streams. *Studies on Neotropical Fauna and Environment 0: 1-15.*

Connelly S., Pringle C.M., Whiles M.R., Lips K.R., Kilham S. & Brenes R. 2011: Do tadpoles affect leaf decomposition in neotropical streams?. *Freshwater Biology 56:* 1863-1875.

Craioveanu O., Craioveanu C., Ghira I., Mireşan V. & Hartel T. 2019: Does carnivory pay off? Experiments on the effects of different types of diet on growth and development of Bufo bufo (Linnaeus, 1758) tadpoles and carry-over effects after metamorphosis. *Herpetozoa 32: 21-31.*

das Neves-da-Silva D., Soares B.E., Branco C.W.C. & de Carvalho A.M.P.T. 2023: Ecological Guilds Display Different Morphological Traits in Tadpoles Inhabiting Neotropical Streams. *South American Journal of Herpetology 28: 47-54.*

de Souza Y.C.M., Annibale F.S., Carvalheiro L.G., Vasconcelos T.S. & Rossa-Feres D.D.C. 2022: Differential behavioral responses of benthic and nektonic tadpoles to predation at varying water depths. *Canadian Journal of Zoology 100: 526-538.*

Dunck B., Nogueira I.S. & Felisberto S.A. 2013: Distribution of periphytic algae in wetlands (Palm swamps, Cerrado), Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 73: 331-346.

Dutra S.L. & Callisto M. 2005: Macroinvertebrates as tadpole food: importance and body size relationships. *Revista Brasileira de Zoologia 22: 923-927.*

Eterovick P.C., Mendes I.S., Kloh J.S., Tavares L., Pinheiro A.B.H.P.V., Santos T. & Gontijo A.S.B. 2018: Tadpoles respond to background colour under threat. *Scientific Reports 8: 1-8.*

Fabrezi M. & Cruz J.C. 2020: Evolutionary and developmental considerations of the diet and gut morphology in ceratophryid tadpoles (Anura). *BMC Developmental Biology* 20: 1-17.

Fenchel T. 2001: How Dinoflagellates Swim. Protist 152: 329-338.

Ferreira da Paixao I.B., Alves-Ferreira G. & Nomura F. 2022: Environmental, spatial and biotic factors affect the tadpole distribution in Brazilian savannas. *Biotropica 54:* 490-499.

Gosner K.L. 1960: A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica 16: 183-190*.

Gotelli N.J., Hart E.M. & Ellison A.M. 2015: EcoSimR: Null model analysis for ecological data.

Grosjean S. 2005: The choice of external morphological characters and developmental stages for tadpole-based anuran taxonomy: a case study in Rana (Sylvirana) nigrovittata (Blyth, 1855) (Amphibia, Anura, Ranidae). *Contributions to Zoology 74: 61-76.*

Jacobs J. 1974: Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia 14: 413-417.*

Jiang Y., Chen C. & Liao W. 2022: Anuran interorbital distance variation: The role of ecological and behavioral factors. *Integrative Zoology 0: 1-10.*

Kloh J.S., Figueredo C.C. & Eterovick P.C. 2021: Tadpole dance: the gymnastics of Ololygon machadoi larvae to feed on pollen. *Salamandra 57: 89-95*.

Kloh J.S., Figueredo C.C. & Eterovick P.C. 2018: How close is microhabitat and diet association in aquatic ecomorphotypes? A test with tadpoles of syntopic species. *Hydrobiologia 828: 271-285*.

Krebs C.J. 1999: Ecological Methodology. An Imprint of Addison Wesley Longman. New York.

Kupferberg S.J. 1997: The role of larval diet in anuran metamorphosis. *American Zoologist* 37: 146-159.

Lajmanovich R.C. 2000: Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia 25: 71-79.*

Magalhães F.M., Brandão R.A., Garda A.A. & Mângia S. 2020: Revisiting the generic position and acoustic diagnosis of Odontophrynus salvatori (Anura: Odontophrynidae). *Herpetological Journal 30: 54-56.*

Marco Jr. P., Nogueira D.S., Correa C.C., Vieira T.B., Silva K.D., Pinto N.S., ... & Oertli B. 2014: Patterns in the organization of Cerrado pond biodiversity in Brazilian pasture landscapes. *Hydrobiologia* 723: 87-101.

Melo G.R., Sole M. & Eterovick P.C. 2020: Invisible or fearless: tadpole response to predator cues depends on color. *Ethology Ecology & Evolution 33: 99-107.*

Moser C.F., Oliveira M.D., Avila F.R.D., Dutra-Araújo D., Farina R.K. & Tozetti A.M. 2019: Diet and trophic niche overlap of *Boana bischoffi* and *Boana marginata* (Anura: Hylidae) in southern Brazil. *Biota Neotropica 19: 1-6.*

Naganawa K. & Okada Y. 2023: Anuran juveniles avoid preying on aggressive ant species. *Ethology 0: 1-10.*

Nelder J. & Wedderburn R. 1972: Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society, Series A (General)* 135: 370-384.

Nogueira C., Ribeiro S., Costa G.C. & Colli G.R. 2011: Vicariance and endemism in a Neotropical savanna hotspot: distribution patterns of Cerrado squamate reptiles. *Journal of Biogeography 38: 1907-1922.*

Pough F.H., Heiser J.B. & McFarland W.N. 2003: A vida dos vertebrados. Atheneu. São Paulo.

Prado V.H., Fonseca M.G., Almeida F.V., Junior O.N., ... & Rossa-Feres D.D.C. 2009: Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology 4: 275-285.*

Protázio A.S., Protázio A.S., Gama V., Silva S.V., dos Santos C.G.C. & de Oliveira J.K.G. 2020: Diet of tadpoles of five anuran species from northeast Brazil. *Journal of Limnology* 79: 180-186.

Ranvestel A.W., Lips K.R., Pringle C.M., Whiles M.R. & Bixby R.J. 2004: Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. *Freshwater Biology* 49: 274-285.

Regnet R.A. & Loebmann D. 2017 Leptodactylus latrans tadpoles predating the eggs and tadpoles of sympatric anurans. *Herpetological Bulletin 140: 13-15.*

Richter-Boix A., Tejedo M. & Rezende E.L. 2007: Evolution and plasticity of anuran larval development in response to desiccation: A comparative analysis. *Basic and Applied Ecology 8: 464-474.*

Rossa-Feres D.D.C., Jim J. & Fonseca M.G. 2004: Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia 21: 745-754.*

Sale P.F. 1974: Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia 245-256.*

Sanchez D.A. 2013: Larval morphology of dart-poison frogs (Anura: Dendrobatoidea: Aromobatidae and Dendrobatidae). *Zootaxa 3637: 569-591.*

Santos F.J., Protázio A.S., Moura C.W. & Juncá F.A. 2015: Diet and food resource partition among benthic tadpoles of three anuran species in Atlantic Forest tropical streams. *Journal of Freshwater Ecology* 31: 53-60.

Soamiarimampionona J., Sam S.S., Dolch R., Klymus K., Rabemananjara F., Robsomanitrandrasana E., ... & Edmonds D. 2015: Effects of three diets on development of Mantidactylus betsileanus larvae in captivity. *Alytes 32: 21-31.*

Sousa Filho I.F.D., Branco C.C., Carvalho-e-Silva A.M., Silva G.R.D. & Sabagh L.T. 2007: The diet of Scinax angrensis (Lutz) tadpoles in an area of the Atlantic Forest (Mangaratiba, Rio de Janeiro) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia 24: 965-970.*

Tejedo M., Marangoni F., Pertoldi C., Richter-Boix A., Laurila A., Orizaola G., ... & Gomez-Mestre I. 2010: Contrasting effects of environmental factors during larval stage on morphological plasticity in post-metamorphic frogs. *Climate Research 43: 31-39.*

Strauss R.E. & Altig R. 1992: Ontogenetic body form changes in three ecological morphotypes of anuran tadpoles. *Growth, Development & Aging 56*: 3-16.

Vargas-Salinas F. & Amézquita A. 2014: Abiotic noise, call frequency and stream-breeding anuran assemblages. *Evolutionary Ecology 28: 341-359.*

Vasconcelos T.D.S., Dos Santos T.G., Rossa-Feres D.D.C. & Haddad C.F. 2011: Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia 673: 93-104.*

Vaz-Silva W., Maciel N.M., Nomura F., Morais A.R.D., Batista V.G., Santos D.L., ... & Bastos R.P. 2020: Guia de identificação das espécies de anfíbios (Anura e Gymnophiona) do estado de Goiás e do Distrito Federal, Brasil Central. Sociedade Brasileira de Zoologia. Curitiba.

Vitt L. & Caldwell J.P. 2014: Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles. Fourth Edition. Elsevier. Amsterdam.

Wickramasinghe D.D., Oseen K.L. & Wassersug R.J. 2007: Ontogenetic changes in diet and intestinal morphology in semi-terrestrial tadpoles of Nannophrys ceylonensis (Dicroglossidae). *Copeia 2007: 1012-1018*.

Winemiller K.O. & Pianka E.R. 1990: Organization in Natural Assemblages of Desert Lizards and Tropical Fishes. *Ecological Monographs 60: 27-55.*