
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

Energética alimentar em Rã-manteiga, *Leptodactylus latrans*
(Anura, Leptodactylidae)

LUÁ TAIBO TIMPONE

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas .

Janeiro - 2017

LUÁ TAIBO TIMPONE

Energética alimentar em Rã-manteiga, *Leptodactylus latrans* (Anura, Leptodactylidae)

Orientador: Denis Otávio Vieira de Andrade

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Rio Claro
2017

597.8 Timpone, Luá Taibo
T586e Energética alimentar em Rã-manteiga, *Leptodactylus*
latrans (Anura, Leptodactylidae) / Luá Taibo Timpone. - Rio
Claro, 2017
27 f. : il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Denis Otávio Vieira de Andrade

1. Anuro. 2. Ação Dinâmica Específica (ADE). 3. Ação
Dinâmica Específica (ADE). 4. Digestão. 5. Fisiologia
digestiva. 6. Resposta metabólica pós-prandial. I. Título.

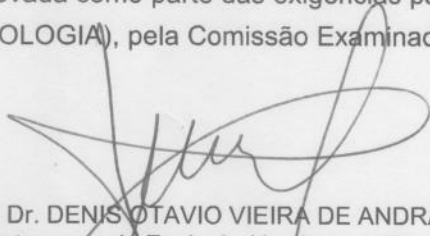
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

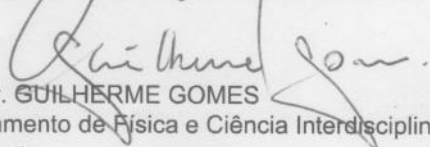
TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Energética alimentar em Rã-manteiga, *Leptodactylus latrans* (Anura, Leptodactylidae)

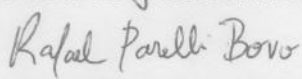
AUTORA: LUÁ TAIBO TIMPONE

ORIENTADOR: DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. DENIS OTAVIO VIEIRA DE ANDRADE
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP


Prof. Dr. GUILHERME GOMES
Departamento de Física e Ciência Interdisciplinar / USP - Instituto de São Carlos / SP


Prof. Dr. RAFAEL PARELLI BOVO
Pós Doutorando do Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Rio Claro, 31 de outubro de 2016

*Dedico esse trabalho as pessoas mais importantes
da minha vida: meus pais Adalberto e
Mônica por todo o suporte durante todos
esses anos. Meus irmãos Ian e Luana pelo
carinho e companheirismo.
Muito Obrigada.*

Agradecimento

Primeiramente aos meus pais, Adalberto e Mônica, que não mediram esforços para que eu chegasse até esta etapa da minha vida. Muito obrigada pela educação e criação que vocês me deram. Sei que tudo que vocês fizeram por mim foi para que eu me tornasse uma pessoa cada vez melhor. Obrigada.

À minha irmã Luana por toda preocupação e apoio. Ao meu irmão Ian e minha cunhada Marianne pelos incentivos, conselhos e, principalmente, pelos dois preciosos sobrinhos, Anna e João, meus maiores presentes.

Em especial, ao Daniel por nunca ter me deixado desistir. Obrigada pelo consolo, pelo “Ombro amigo” e pelo amor que me faz cada dia mais feliz.

À todos os meus familiares por sempre me receberem com muito carinho, principalmente aos meus avôs, Iwan, Carmen, Ângelo e Nair, vocês são para mim um exemplo de fé, sabedoria e determinação.

À Helena e à tia Zô pelos conselhos, paciência e carinho.

Às minhas grandes amigas Aline, Carol, Juliana e Natália por todos esses anos de amizade. Obrigada por toda a sinceridade, conselhos, carinho e, principalmente, por fazerem parte da minha vida. Sou muito privilegiada de ter amigas como vocês.

À minha segunda família, a Família CBI2009. Em especial, agradeço à Vanessa, Lídia, Abigail e Maria Luísa por todas as conversas e conselhos, à Larissa pelos anos de convivência e companheirismo e a Bianca, Jussara, Paula, Daniela, Gabriela (Tibu), Laryssa, Letícia, Gabriela (Mil), Débora e Jorginho pelas risadas, alegrias, tristezas e dores compartilhadas.

Ao Guilherme Gomes, um amigo incrível, que muito contribuiu para minha formação, tanto acadêmica quanto pessoal. Admiro-te muito.

Ao meu orientador, Denis, que teve muita paciência comigo durante esses anos de convivência e muito me ensinou, contribuindo para meu crescimento científico e intelectual.

Ao Rafael, Rodrigo, Rodolfo, Juliana, Ailton e Miguel, pessoas com quem convivi ao longo desses anos e muito me ajudaram. Obrigada pelas críticas e sugestões que me tornaram uma pessoa melhor e muito contribuíram para minha formação acadêmica. À Amanda pela ajuda tanto na manutenção dos animais quanto na realização de alguns experimentos.

Agradeço ao Fernando e o Airton, técnicos do Jacarezário, que muitas vezes me ajudaram com o cuidado e manipulação dos animais. Obrigada por disponibilizarem um pouco do tempo de vocês.

Agradeço à Capes pela bolsa de estudos concedida durante a realização desse trabalho.

À Universidade Estadual “Júlio de Mesquita Filho” e ao Jacarezário.

“Qualquer caminho é apenas um caminho e não constitui insulto algum — para si mesmo ou para os outros — abandoná-lo quando assim ordena o seu coração (...) Olhe cada caminho com cuidado e atenção. Tente-o tantas vezes quantas julgar necessárias.... Então, faça a si mesmo e apenas a si mesmo uma pergunta: possui esse caminho um coração? Em caso afirmativo, o caminho é bom. Caso ao contrário, esse caminho não possui importância alguma. ”

Carlos Castañeda

Resumo

O tamanho do alimento e a temperatura corpórea são dois fatores que reconhecidamente influenciam a resposta metabólica pós-prandial dos vertebrados ectotérmicos. *Leptodactylus latrans* é uma espécie generalista que consome desde invertebrados até pequenos vertebrados, de forma que sua dieta é composta por itens de tamanho variável, os quais sempre são ingeridos inteiros. A temperatura corpórea de *L. latrans* está sujeita a disponibilidade de nichos térmicos adequados nos ambientes onde ocorre, os quais são possivelmente explorados através da termorregulação comportamental. No presente estudo, nós avaliamos os efeitos do tamanho da presa e da temperatura corpórea sobre a resposta metabólica pós-prandial, em indivíduos adultos da rã-manteiga, *Leptodactylus latrans* (Anura, Leptodactylidae) através da quantificação das taxas de consumo de oxigênio antes e após a alimentação. A resposta metabólica pós-prandial de *L. latrans* pode ser caracterizada por um rápido aumento nas taxas de consumo de oxigênio logo após a ingestão do alimento, até atingir valores máximos entre $85,93 \pm 9,92$ e $224,54 \pm 26,08$ mL O_2 .kg $^{-1}$. h $^{-1}$, dentro de 1-2 dias. Após este pico, houve um retorno paulatino da taxa metabólica aos níveis de jejum entre 3 a 7 dias após a alimentação. De maneira geral, encontramos que a ingestão de presas maiores causa um maior incremento metabólico e aumenta a duração da digestão. Já o incremento da temperatura é acompanhado pela diminuição da duração da digestão às expensas de taxas metabólicas pós-prandiais mais elevadas. Tanto em um caso como no outro, não encontramos indicações de que fatores cardiorrespiratórios pudessem atuar na limitação do tamanho da presa ou na temperatura na qual a digestão pode ocorrer. No entanto, é plausível que outros fatores de cunho ecológico sejam relevantes na consideração dos efeitos do tamanho do alimento e da temperatura na digestão de *L. latrans*. Em especial, um maior retorno energético absoluto ao se alimentar de presas maiores e a diminuição do tempo de digestão em temperaturas mais elevadas, ambos aspectos documentados em *L. latrans*, podem representar benefícios ecológicos importantes.

Palavras-chave: Ação Dinâmica Específica (ADE), digestão, fisiologia digestiva, resposta metabólica pós-prandial, Leptodactylidae.

Abstract

Meal size and body temperature affect markedly the post-prandial metabolic response of ectothermic vertebrates. *Leptodactylus latrans* is a generalist anuran species feeding on diverse prey items, from invertebrates to small vertebrates, with considerable size variation and that are always ingested whole. The body temperature of *L. latrans* is largely dependent of the availability of thermal niches in the environment, which are possibly explored by means of behavioral thermoregulation. In the present study, we investigated the effects of meal size and body temperature on the post-prandial metabolic response of adults of the Neotropical leptodactylid frog, *Leptodactylus latrans* (Anura, Leptodactylidae) by quantifying the rates of oxygen consumption before and after meal ingestion. The post-prandial metabolic response of *L. latrans* can be characterized by the rapid increase in the rates of oxygen consumption shortly after meal ingestion, until reach peak between $85,93 \pm 9,92$ e $224,54 \pm 26,08$ mL O_2 .kg $^{-1}$. h $^{-1}$, within 1-2 days post-feeding. Thereafter, metabolism gradually return to the pre-feeding values within 3 to 7 days post-feeding. In general, we found that the ingestion of larger meals were followed by greater metabolic increment and by longer digestion duration. Temperature increment caused digestion duration to decrease at the expenses of greater post-prandial metabolic rates. In both cases, we did not found evidences that cardiorespiratory compromises could limit meal size or the temperature in which meal digestion could occur. On the other hand, some ecological considerations seems to be relevant in considering the effects of meal size and body temperature on the digestion of *L. latrans*. More specifically, the greater gross energetic gain when feeding on larger prey and the shortening of digestion duration at higher temperatures, both observed in *L. latrans*, are likely to yield substantial ecological advantages.

Sumário

1. Introdução.....	10
2. Materiais e Métodos.....	12
2.1. Animais	12
2.2. Protocolo Experimental.....	13
2.3. Respirimetria.....	14
2.4. Tratamento dos dados.....	15
3. Resultados	16
3.1. Efeito do tamanho da presa sobre a ADE	17
3.2. Efeitos da temperatura sobre a ADE	22
4. Discussão.....	27
5. Conclusão	30
6. Referência Bibliográfica.....	31

1. Introdução

Os anfíbios anuros compreendem um grupo ricamente diversificado, amplamente distribuído geograficamente e com representantes difundidos nos mais diversos habitats (GRANDINETTI e JACOBI, 2005; ALMEIDA-GOMES et al., 2015; BOLZAN et al., 2016). Assim, os anuros apresentam hábitos, características anatômicas, tamanhos e interações ecológicas igualmente diversificados (POMBAL e GORDO, 2004; BRASILEIRO et al., 2005), o que é refletido em diferenças na utilização dos recursos disponíveis, por exemplo, no tipo e tamanho das presas consumidas (STRÜSSMANN et al., 1984; VAN SLUYS e ROCHA, 1998).

O espectro de tamanhos de presas que diferentes espécies de anuros podem incluir em sua dieta pode ser bastante amplo. Algumas espécies são especializadas na ingestão de grande número de presas relativamente pequenas, enquanto outras incluem presas de tamanhos bastante dispares em sua dieta (SILVA e RIBEIRO FILHO, 2009; DE MIRA MENDES et al., 2012). E essa variação no tamanho das presas ingeridas parece estar estritamente relacionada ao tamanho corpóreo (VITT e CALDWELL, 1994; MANEYRO et al., 2004). Ao menos parcialmente, esta relação pode ser determinada pelo fato de que os anuros ingerem as presas inteiras, sem mastigação (HICKMAN et al., 2004). Ademais, essas diferenças na biologia alimentar envolvem uma série de aspectos comportamentais, morfológicos e ecológicos (TOFT, 1981; STRÜSSMANN et al., 1984; VAN SLUYS e ROCHA 1998), porém, do ponto de vista funcional, um aspecto altamente relevante diz respeito aos custos associados à digestão do alimento (JOBILING, 1981). De fato, estes custos podem ser consideráveis (BRODY, 1945; GRAYSON et al., 2005) e provocam um aumento da taxa metabólica durante o período pós-prandial, comumente referido como Ação Dinâmica Específica (ADE; KLEIBER, 1961).

A ADE é influenciada por uma série de variáveis como, por exemplo, o tamanho corpóreo do animal, o tamanho e composição do alimento e a temperatura corpórea (POWELL et al., 1999; SECOR e FAULKNER, 2002; ZAIDAN III e BEAUPRE, 2003; GRAYSON et al., 2005). Neste contexto, alguns grupos de vertebrados ectotérmicos, particularmente peixes e serpentes, têm sido estudados mais intensamente do que outros, como é o caso dos anfíbios (SECOR, 2009). Desta forma, em face da grande diversidade dos anfíbios anuros, acreditamos que o estudo da ADE nestes animais represente um potencial

promissor para gerar informações relevantes sobre a energética e fisiologia da alimentação. À exemplo de padrões já reportados (SECOR e FAULKNER, 2002; GRAYSON et al., 2005), o tamanho do alimento e a temperatura podem ser apontados como duas das variáveis que exercem grande influência na resposta metabólica pós-prandial.

Em termos do tamanho do alimento, a digestão de presas de mesma natureza, mas de tamanhos diferentes naturalmente afeta os custos associados ao processamento do alimento (SECOR e FAULKNER, 2002; SECOR et al., 2007). Igualmente, o retorno energético obtido a partir da digestão de presas de diferentes tamanhos também varia e, portanto, o equacionamento entre os custos da ADE e o respectivo retorno energético, podem informar se, em termos energéticos absolutos, algum tamanho de presa específico resulta em um melhor retorno (BILLERBECK et al., 2000; MCCUE e LILLYWHITE, 2002). Neste sentido, o fato dos anuros sempre ingerirem suas presas por inteiro, sem qualquer manipulação pré-ingestão (DUELLMAN e TRUEB, 1930), os torna particularmente interessantes para a investigação dos efeitos do tamanho do alimento sobre a ADE. Em animais que costumam ingerir suas presas por inteiro o tamanho de itens alimentares incluídos em uma determinada dieta pode ser ditado pela capacidade de subjugação e ingestão do predador (DUELLMAN e TRUEB, 1930), bem como envolver compromissos ecológicos diversos (STRÜSSMANN et al., 1984; FRANÇA et al., 2004). As consequências energéticas e fisiológicas destes compromissos podem ser adequadamente investigadas, por meio do exame dos efeitos do tamanho do alimento sobre a resposta metabólica pós-prandial (TOLEDO et al., 2003; SECOR e BOEHM, 2006; GAVIRA e ANDRADE, 2013a).

Os anuros, como outros animais ectotérmicos, dependem primariamente de fontes externas de calor e ajustes comportamentais para regular sua temperatura corpórea (BRATTSTROM, 1979). Assim, é comum que os animais ectotérmicos experimentem variações consideráveis em sua temperatura corpórea, o que, por sua vez, afeta de forma marcante o funcionamento dos diferentes sistemas fisiológicos e o desempenho destes organismos (WITTERS e SIEVERT, 2001; BROWNE e EDWARDS, 2003; SAVAGE et al., 2004). Por exemplo, tanto as taxas metabólicas de repouso, que permitem inferir o custo energético mínimo necessário para manutenção do organismo, como pós-prandiais são fortemente afetadas pela temperatura (SECOR, 2009; GAVIRA e ANDRADE, 2013b). Em serpentes, temperaturas mais elevadas são acompanhadas por taxas metabólicas maiores que, durante a digestão, resultam em uma aceleração da ADE (WANG et al., 2003; GAVIRA e ANDRADE, 2013b), como observado para os anuros *Ceratophrys cranwelli*, *C. ornata* e

Bufo marinus (POWELL et al., 1999; SECOR E FAULKNER, 2002; SECOR, 2005). Em termos energéticos, o custo relativo da digestão parece ser pouco influenciado pela temperatura, o que indica que a diminuição da duração da ADE deve ocorrer às expensas de uma elevação proporcional da taxa metabólica pós-prandial (POWELL et al., 1999; TOLEDO et al., 2003; WANG, 2003). Em todo caso, o exame dos efeitos da temperatura sobre a ADE de organismos ectotérmicos no geral e, dos anuros em particular, permite avaliar o desempenho dos animais em uma função de sua homeostase energética. Ademais, as informações obtidas a partir de uma função de desempenho deste tipo podem fornecer elementos que permitam interpretações de cunho ecológico, evolutivo e de conservação, especialmente no que tange ao uso de habitat e aspectos da biologia termal dos animais estudados.

Portanto, pelos aspectos apontados acima, nós investigamos os efeitos do tamanho do alimento e da temperatura sobre a ADE da rã-manteiga, *L. latrans*, através da determinação das taxas de consumo de oxigênio. Para ambas as variáveis, nós buscamos discutir os aspectos fisiológicos e energéticos associados à ADE frente suas possíveis implicações e compromissos ecológicos e funcionais. Mais especificamente, procuramos responder as seguintes questões: Há evidências de limitações fisiológicas para o incremento metabólico pós-prandial das rãs quando alimentadas com presas de tamanho crescente? A partir do equacionamento entre os custos da ADE e o respectivo retorno energético, há um tamanho de presa que resulta em um melhor retorno energético? Há uma temperatura ótima para a digestão que resulte em um melhor retorno energético? E, finalmente, como a ADE de *L. latrans* compara-se com a de outros anfíbios anuros e/ou vertebrados ectotérmicos e, com base nesta comparação, se é possível identificar padrões de variação na ADE que estejam associados a aspectos fisiológicos e/ou ecológicos específicos.

2. Materiais e Métodos

2.1. Animais

Leptodactylus latrans (STEFFEN, 1815), popularmente conhecida como rã-manteiga, é uma espécie de anuro neotropical, amplamente distribuída na América do Sul, abrangendo

Brasil, Argentina, Paraguai e Uruguai (FROST, 2015). A rã-manteiga é uma espécie de grande porte que apresenta uma variação ontogenética da dieta, da morfologia e do micro-habitat, tais características refletem numa tendência dos indivíduos adultos em se alimentarem de itens alimentares maiores (MANEYRO et al., 2004; DE SÁ et al., 2014). Essa é uma espécie com capacidade de adaptação, ocupando uma ampla gama de ambientes: densas florestas, habitats abertos (incluindo pampa e cerrado) e áreas alteradas por influência humana (HEYER, 2010; ALMEIDA-GOMES et al., 2015; BOLZAN et al., 2016). Com um hábito generalista/oportunista e uma ótima capacidade de explorar locais terrestres, a rã-manteiga tem uma alimentação constituída principalmente de presas terrestres (como por exemplo: Blattaria, Coleoptera, Dermiptera, Diplopoda, Hymenoptera, Formicidae, Lepidoptera, Odonata, Orthoptera, Pulmonata) e em menor frequência de pequenos vertebrados, como roedores e outros anuros (*Hyla albomarginata*, *Physalaemus crombiei*, *Poecilia vivípara*, *Trachycephalus mesophaeus*) (TEIXEIRA e VRCIBRADIC, 2003; FRANÇA et al. 2004; PINTO, 2011; DE MIRA MENDES et al., 2012).

Os seis indivíduos adultos (machos e fêmeas) da espécie *Leptodactylus latrans* utilizadas neste estudo, foram coletadas no Parque Estadual da Serra do Mar, nos Núcleos de Picinguaba e Cunha-Indaiá, e na Estação Ecológica de Itirapina, ambas no estado de São Paulo. Todas foram expostas aos mesmos tipos de tratamentos e apresentaram uma massa corpórea de $117,44 \pm 27,79$ g (Média \pm Desvio Padrão). Em cativeiro, os animais foram mantidos individualmente em caixas plásticas (56,5 x 38,5 x 37,0 cm), em sala climatizada à temperatura de $23^{\circ}\text{C} \pm 4^{\circ}\text{C}$, sob fotoperíodo natural. As caixas foram preenchidas com água até uma profundidade de 5 cm, exceto por uma plataforma elevada e seca, constituída por recipiente plástico, de forma que as rãs tinham acesso permanente a áreas secas e molhadas. A alimentação, constituída de camundongos (*Mus musculus*) foi oferecida semanalmente. A manutenção e experimentação dos animais foram conduzidas no laboratório de Fisiologia do Departamento de Zoologia da UNESP, Rio Claro, SP, sob as devidas autorizações (PROCESSO SMA N°. 260108 – 010.487/2014; Comitê de Ética N° 29703-1).

2.2. Protocolo Experimental

Os efeitos do tamanho do alimento e da temperatura, sobre o metabolismo energético de *Leptodactylus latrans*, foram determinados pela quantificação das taxas de consumo de oxigênio ($\dot{V}\text{O}_2$), antes (Taxa Metabólica de Repouso – TMR) e após a ingestão do alimento (Ação Dinâmica Específica – ADE). Os efeitos do tamanho do alimento sobre

a ADE foram avaliados, nas rãs que consumiram, voluntariamente ou de forma induzida, camundongos (*Mus musculus*) com massa equivalente à 5, 10, ou 15% da massa corpórea das rãs (desvio de $\pm 1\%$ em todos os casos), na temperatura de 25 °C. Os efeitos da temperatura sobre a ADE foram testados nas temperaturas de 20, 25 e 30 °C em rãs alimentadas com um camundongo de massa equivalente à 10% da massa corpórea da rã (desvio de $\pm 1\%$).

Para a determinação da TMR, os animais foram privados de alimento por aproximadamente 10 dias, garantindo assim, que eles estivessem em período pós-absortivos. Posteriormente, as rãs foram pesadas e colocadas em câmaras respirométricas hermeticamente fechadas, com um volume de 0,7 – 1,2 L, as quais foram mantidas dentro de uma câmara climática, BOD (Eletrolab, 122FC), para controle da temperatura experimental, por um período mínimo de 60 horas. Deste período, as primeiras 12 horas foram destinadas à aclimação dos animais e não foram utilizadas nas análises subsequentes, enquanto as 48 horas subsequentes foram utilizadas para o cálculo da TMR.

Após a determinação da TMR, as rãs foram removidas das câmaras respirométricas e pesadas para serem alimentadas, imediatamente após a alimentação, foram reconduzidas às câmaras respirométricas, para a determinação da ADE. A alimentação sempre foi oferecida no fim de tarde, procurando respeitar o início do período ativo da espécie. As taxas de consumo de O₂ foram analisadas dia-a-dia e o experimento foi prolongado até que elas retornassem aos níveis registrados durante o jejum (TMR). Portanto, toda a realização do experimento durou por volta de 15 dias.

Os experimentos foram realizados de forma sequencial. Primeiramente, realizamos os experimentos de 5, 10 e 15% de tamanho relativo de presa. E em seguida, os experimentos de temperatura ambiental de 20, 25 e 30 °C. Sendo assim, não houve randomização dos experimentos.

2.3. Respirometria

As taxas de consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2 = \text{ml O}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) foram quantificadas utilizando-se um sistema de respirometria intermitentemente fechada, como descrito por Andrade et al. (1997). Resumidamente, um controlador de fluxo múltiplo (Multiplexer v2.0,

Sable Systems) foi utilizado para controlar o fluxo de ar através das câmaras respirométricas, as quais apresentavam dois orifícios para entrada e saída de ar. Esse controle foi dividido em duas fases: 1) uma fase aberta, com 60 minutos de duração, no qual a câmara era ventilada com ar externo; e 2) uma fase fechada, na qual o ar era recirculado através da câmara respirométrica contendo o animal e um analisador de oxigênio (PA-1B, Sable Systems). A queda na concentração fracional de O_2 durante a fase fechada foi monitorada com um sistema de aquisição de dados (DAC, Sable System) e o $\dot{V}O_2$ calculado como a inclinação (valor do b) da regressão linear desta queda em função do tempo.

Durante a digestão, devido a assimilação do alimento, presume-se que haja um aumento na massa das rãs. Assim, para calcular o $\dot{V}O_2$ massa-específico, nós assumimos que as rãs assimilaram 50% da massa do alimento ao longo da duração da ADE (OVERGAARD et al., 2002) e, portanto, corrigimos sua massa diariamente durante o período pós-prandial.

Durante os experimentos, os animais foram inspecionados periodicamente e especial atenção foi dedicada à identificação de um possível quadro de desidratação, devido à exposição dos animais ao fluxo constante de ar. Uma vez ao dia, cinco mL de água era injetada nas câmaras respirométricas para manutenção de um estado de hidratação adequado das rãs. Com uma exceção apenas no tratamento da temperatura de 30 °C, no qual a quantidade de água colocada foi o dobro. O acompanhamento periódico da massa corpórea de alguns indivíduos demonstrou que esta medida foi totalmente eficaz em prevenir possíveis problemas associados à uma perda evaporativa de água excessiva.

2.4. Tratamento dos dados

A TMR foi estimada como a média aritmética simples do $\dot{V}O_2$ medido nos animais em jejum, por um período mínimo de 48 horas.

A variação das taxas de consumo de O_2 durante o período pós-prandial foi analisada através do ajuste de funções não-lineares utilizando-se o programa TableCurve 2D (Versão de teste, Systat Software). Após, dentre as funções que descreviam adequadamente o padrão de variação comumente observado para ADEs, nós escolhemos aquela que obteve o melhor ajuste para com os dados com base no coeficiente de determinação (r^2), que geralmente teve valores superiores a 0,9. Essa função foi então utilizada para extrair as seguintes variáveis: $\dot{V}O_{2pico}$, definido como a taxa mais alta de consumo de oxigênio após

a alimentação; Tpico, definido como o tempo decorrido entre a ingestão do alimento e a ocorrência do $\dot{V}O_2$ pico; duração da ADE, definida como o tempo decorrido entre a ingestão do alimento e o retorno do $\dot{V}O_2$ aos valores de TMR. O incremento metabólico fatorial durante a ADE foi calculado a partir da razão entre o $\dot{V}O_2$ pico e a TMR.

Para a análise dos parâmetros associados à energética da ADE de *L. latrans* nós transformamos as massas dos alimentos em equivalentes energéticos (kJ) de acordo com Cox et al. (2007), o que permitiu o cálculo do conteúdo calórico total do alimento (CCT). O custo energético líquido da digestão (CED) foi calculado a partir das taxas de consumo de oxigênio durante o período da ADE, descontadas do valor equivalente a TMR, assumindo que cada ml de O_2 consumido equivale a ao dispêndio de 0,0198 kJ (GESSMAN e NAGY, 1988). O coeficiente da ADE foi expresso como a porcentagem do CCT que é alocado para a digestão, de acordo com a fórmula:

$$\%CCT = [(CED \times 100) / CCT]$$

Todos os resultados, exceto quando indicado, são apresentados como média e erro padrão. A existência de diferenças significativas nos diferentes parâmetros analisados, em função da variação do tamanho do alimento ou da temperatura, foi testada através de uma análise de variância de Medida Repetida (RM ANOVA). Nos casos em que nossos dados não se conformaram às premissas requeridas de normalidade e homogeneidade das variâncias requeridas pela RM ANOVA, os dados foram logaritmizados e o teste repetido. Sempre que uma variação significativa foi encontrada entre os diferentes tratamentos, o método Holm-Sidak foi usado para identificar em quais tratamentos essa diferença ocorria. O nível de significância foi estabelecido como $P < 0,05$.

3. Resultados

O perfil temporal da resposta pós-prandial da rã-manteiga, em quaisquer tratamentos, é caracterizado por um rápido incremento do $\dot{V}O_2$, até atingir valores máximos, de 19 a 50 horas após a alimentação, seguido por gradual retorno às taxas de consumo de oxigênio registradas antes da alimentação, dentro de 75 - 159 horas após a alimentação (Figura 1 e 4).

3.1. Efeito do tamanho da presa sobre a ADE

A massa das rãs não diferiu entre os tratamentos ($P = 0,561$, $F_{5,2} = 0,62$), assim como a TMR ($P = 0,052$, $F_{5,2} = 4,38$, Tabela 1).

Os valores de consumo de oxigênio ($\dot{V}O_2$) aumentaram significativamente logo após a ingestão do alimento até atingirem valores máximos dentro de $19,52 \pm 1,90$ a $36,57 \pm 5,65$ horas ($=T_{pico}$) após a alimentação (Figura 2B). Embora o $\dot{V}O_{2pico}$ tenha aumentado significativamente com o tamanho da presa ($P < 0,001$, $F_{5,2} = 19,53$, Figura 2A), o aumento fatorial não diferiu entre os tratamentos ($P = 0,274$, $F_{5,2} = 1,52$, Figura 2C). A duração da ADE variou com o tamanho do alimento ($P = 0,012$, $F_{5,2} = 7,87$, Figura 2D), ou seja, a digestão de presas de tamanho relativo a 5% da massa corpórea das rãs teve uma menor duração daquelas rãs alimentadas com presas de tamanho relativo equivalente à 10% e 15% de sua massa corpórea, as quais não apresentaram diferença significativa entre si ($P = 0,339$).

O aumento do tamanho do alimento foi refletido no aumento do conteúdo calórico total ($P < 0,001$, $F_{5,2} = 53,76$). O custo energético da digestão aumentou significativamente apenas entre as rãs alimentadas com presas equivalentes a 5% e 15% de seu tamanho de presa ($P = 0,01$, $F_{5,2} = 8,76$). O custo relativo da digestão (%CCT) não variou com o tamanho do alimento (Tabela 1; Figura 3).

Tabela 1. Parâmetros associados à Ação Dinâmica Específica (ADE) de *Leptodactylus latrans*, alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 5, 10 e 15% da massa corpórea dos indivíduos, sob uma temperatura experimental de 25 °C.

Variáveis	Tamanho relativo do alimento		
	5%	10%	15%
<i>n</i>	5	6	5
MC (gramas)	112,95 ± 16,07 ^a (62,53 - 154,91)	116,89 ± 12,49 ^a (64,64 - 144,05)	115,16 ± 14,23 ^a (66,34 - 144,40)
TMR (mLO ₂ .kg ⁻¹ . h ⁻¹)	31,93 ± 3,54 ^a (23,0 - 42,3)	38,57 ± 4,39 ^a (25,12 - 52,15)	49,22 ± 5,62 ^a (30,24 - 59,42)
ṼO ₂ pico(mLO ₂ .kg ⁻¹ . h ⁻¹)	85,93 ± 9,92 ^a (58,0 - 110,23)	118,32 ± 6,43 ^b (97,16 - 140,31)	145,66 ± 8,71 ^c (125,5 - 167,03)
Tpico (horas)	19,52 ± 1,90 ^a (14,46 - 24,0)	31,40 ± 3,17 ^b (22,79 - 44,0)	36,57 ± 5,65 ^b (21,58 - 55,8)
AF (ṼO ₂ pico/TMR)	2,69 ± 0,13 ^a (2,37 - 3,06)	3,24 ± 0,34 ^a (2,33 - 4,5)	3,11 ± 0,38 ^a (2,25 - 4,52)
Duração (horas)	75,25 ± 7,97 ^a (55,23 - 94,0)	112,77 ± 4,39 ^b (100,0 - 130,0)	121,6 ± 6,88 ^b (97,0 - 135,0)
CED (kJ)	5,17 ± 1,16 ^a (1,50 - 8,16)	11,41 ± 1,9 ^{a,b} (5,89 - 18,05)	16,81 ± 2,15 ^b (12,77 - 24,78)
CCT (kJ)	37,62 ± 7,14 ^a (12,55 - 54,18)	81,68 ± 10,08 ^b (39,64 - 105,10)	120,38 ± 15,64 ^c (75,34 - 168,63)
% CCT	13,78 ± 1,87 ^a (8,31 - 19,73)	14,28 ± 1,81 ^a (7,48 - 20,81)	14,3 ± 1,3 ^a (10,22 - 17,0)

Nota. Os valores são apresentados como Média ± Erro Padrão e os valores Mínimos e Máximos. MC = massa corpórea (g); TMR = Taxa metabólica de repouso (mL O₂. Kg⁻¹. h⁻¹); ṼO₂pico = Consumo máximo de O₂ durante a ADE (mLO₂. Kg⁻¹.h⁻¹); Tpico = Tempo para atingir o pico (horas); AF = Aumento Fatorial (ṼO₂pico/TMR); CED = Custo Energético da Digestão (kJ); CCT = Conteúdo Calórico Total do Alimento Ingerido (kJ); (%CCT) = Porcentagem da energia gasta na ADE (kJ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos.

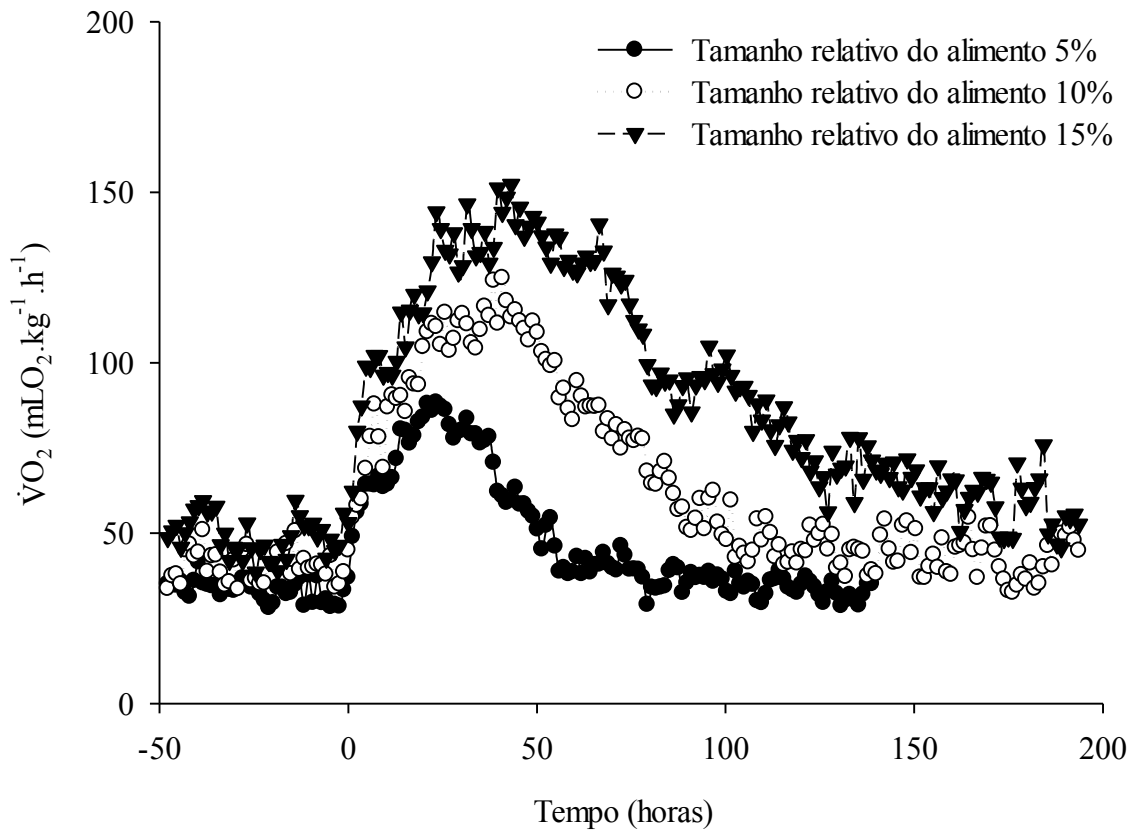


Figura 1. Variação temporal do $\dot{V}O_2$ durante a digestão de *Leptodactylus latrans* alimentadas com 5, 10 e 15% de sua massa corpórea a 25 °C. O tempo “0” indica o momento da ingestão do alimento e o intervalo de tempo entre dois pontos consecutivos é de 70 minutos. Barras de erro padrão omitidas para uma melhor visualização.

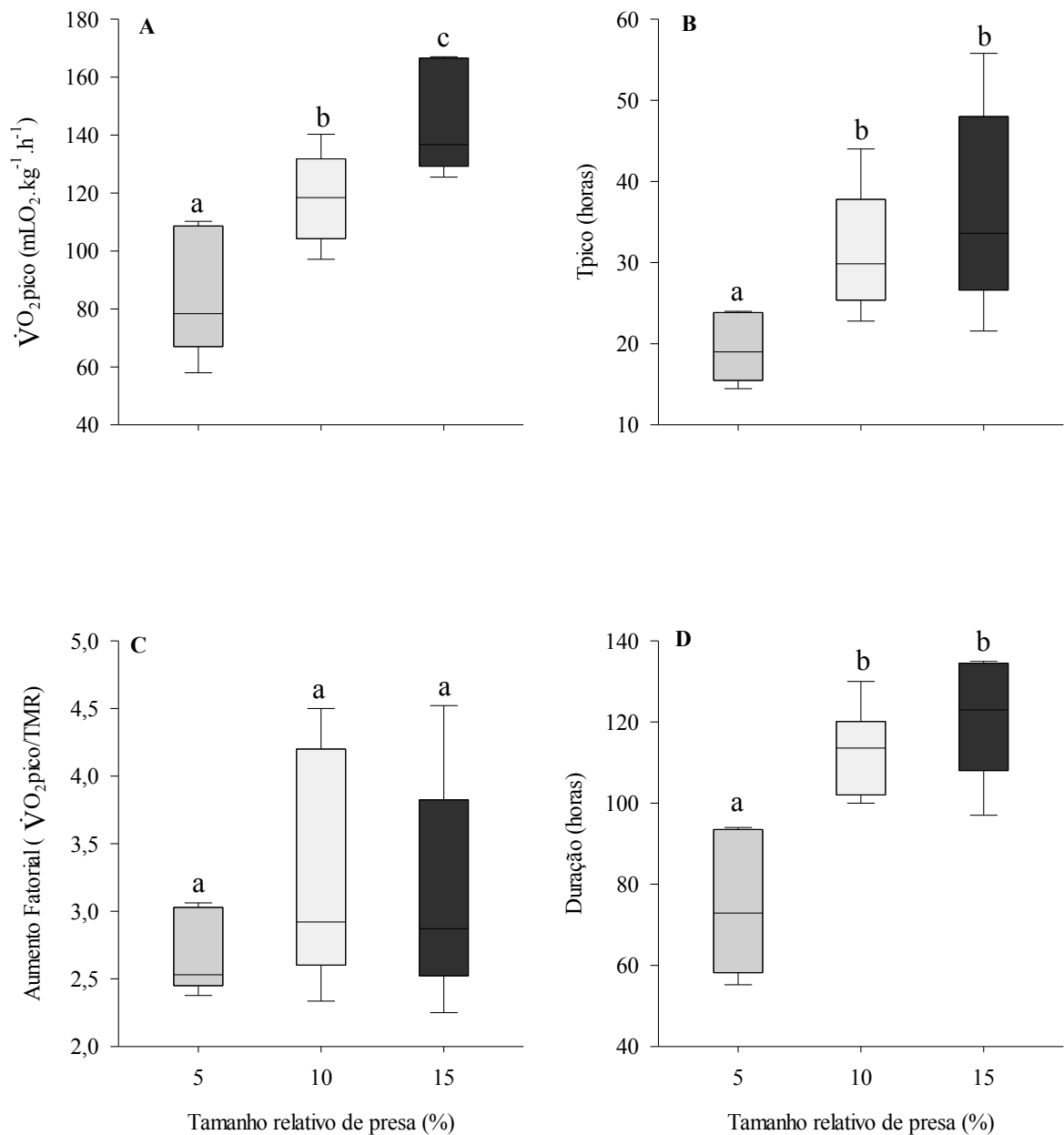


Figura 2. Parâmetros associados à ADE de *Leptodactylus latrans* de acordo com a variação do tamanho do alimento, a 25 °C. A) Consumo máximo de O₂ ($\dot{V}O_2$ pico) durante a ADE; B) O tempo gasto para atingir o $\dot{V}O_2$ pico; C) Aumento fatorial; e D) Duração da digestão. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos. As linhas que cortam as caixas representam as medianas das amostras, os limites superiores e inferiores das caixas representam o 1° e o 3° quartil, respectivamente, e os traços superiores e inferiores indicam os valores máximo e mínimo, respectivamente.

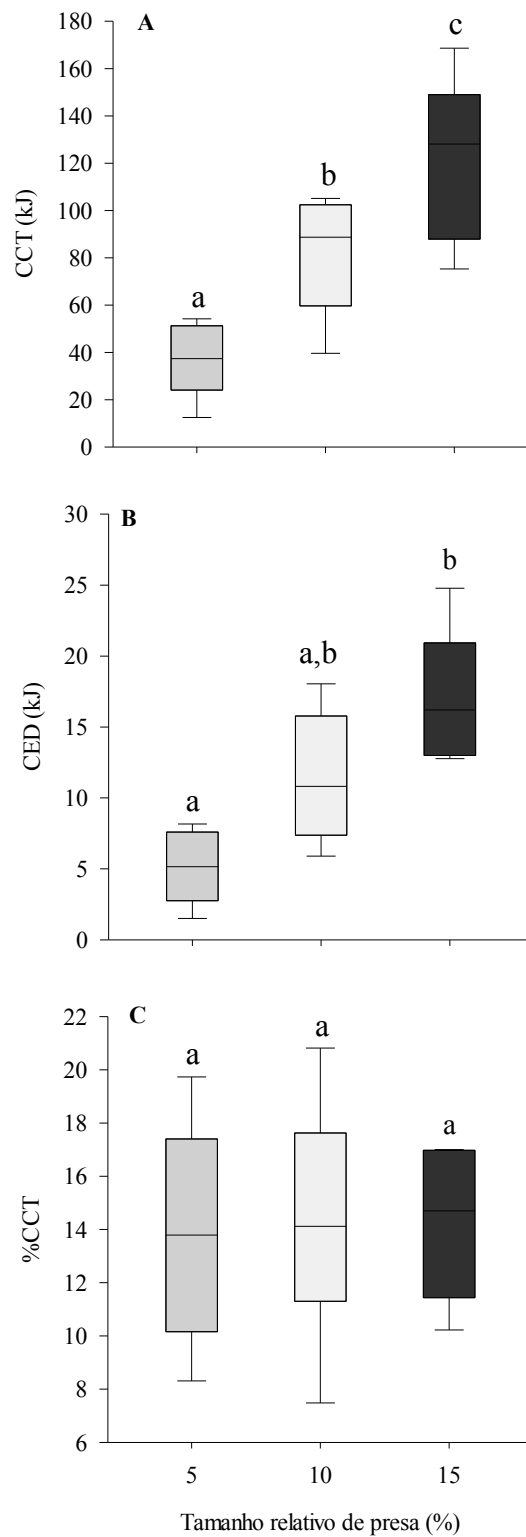


Figura 3. Parâmetros associados à ADE de *Leptodactylus latrans* de acordo com a variação do tamanho do alimento, a 25°C. A) Conteúdo calórico total do alimento; B) Custo energético da digestão; e C) Porcentagem do conteúdo calórico total do alimento gasto durante a digestão. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos. As linhas que cortam as caixas representam as medianas das amostras, os limites superiores e inferiores das caixas representam o 1º e o 3º quartil, respectivamente, e os traços superiores e inferiores indicam os valores máximo e mínimo, respectivamente.

3.2. Efeitos da temperatura sobre a ADE

A massa corpórea das rãs não diferiu entre as diferentes temperaturas experimentais ($P = 0,99$, $F_{5,2} = 0,006$). A temperatura alterou a TMR de *L. latrans*, assim o valor do coeficiente de temperatura (Q_{10}) para a TMR apresentou um aumento significativo ($P < 0,001$, $F_{5,2} = 29,01$), exceto entre os intervalos de 20 à 30 °C e de 25 à 30 °C. A TMR variou significativamente (Tabela 2, Figura 5) tanto entre 30 e 20 °C, como entre 30 e 25 °C (ambos com $P < 0,001$, $F_{5,2} = 40,20$), contudo entre as temperaturas experimentais de 20 e 25 °C não houve diferença significativa ($P = 0,086$).

O $\dot{V}O_{2pico}$ apresentou valores maiores à 30°C do que àqueles registrados a 20 e 25 °C (ambos com $P < 0,001$, $F_{5,2} = 37,38$), os quais não diferiram significativamente entre si ($P = 0,052$). O tempo para atingir o $\dot{V}O_{2pico}$ foi significativamente mais longo a 20°C comparado com os valores encontrados a 25 e 30 °C (respectivamente $P = 0,007$ e $P = 0,013$, $F_{5,2} = 11,69$), os quais não diferiram entre si ($P = 0,886$, Tabela 2, Figura 5). A duração da ADE foi maior 20 °C do que a 25 e 30 °C (ambos com $P = 0,003$, $F_{5,2} = 17,08$), os quais não diferiram entre si ($P = 0,290$). O aumento fatorial não variou com a temperatura.

A temperatura não afetou os parâmetros energéticos associados com a digestão de *Leptodactylus latrans* (Tabela 2, Figura 7). A média do custo energético da digestão (CED) foi de $13,67 \pm 5,66$ kJ e não diferiu entre os tratamentos ($P = 0,110$, $F_{5,2} = 2,95$). Similarmente, o conteúdo calórico total do alimento ($P = 0,518$, $F_{5,2} = 0,71$) e o custo relativo da digestão ($P = 0,068$, $F_{5,2} = 3,82$) também não foram afetados pela temperatura (Tabela 2; Figura 7).

Tabela 2. Parâmetros associados à Ação Dinâmica Específica (ADE) de *Leptodactylus latrans*, alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 10 % da massa corpórea das rãs em diferentes temperaturas experimentais.

Variáveis	Temperatura		
	20 °C	25 °C	30 °C
n	6	6	4
MC (gramas)	116,80 ± 11,10 ^a (69,36 - 145,44)	116,89 ± 12,49 ^a (64,64 - 144,05)	123,84 ± 12,76 ^a (95,98 - 151,60)
TMR (mLO ₂ .kg ⁻¹ . h ⁻¹)	31,39 ± 3,46 ^a (20,88 - 44,83)	38,57 ± 4,39 ^a (25,12 - 52,15)	68,38 ± 10,71 ^b (43,20 - 88,85)
VO ₂ pico (mLO ₂ .kg ⁻¹ . h ⁻¹)	86,45 ± 5,81 ^a (66,11 - 105,85)	118,32 ± 6,43 ^a (97,16 - 140,31)	224,54 ± 26,08 ^b (161,80 - 268,39)
Tpico (horas)	50,60 ± 5,75 ^a (30 - 67,33)	31,40 ± 3,17 ^b (22,79 - 44)	27,54 ± 0,61 ^b (25,75 - 28,44)
AF (VO ₂ pico/TMR)	2,83 ± 0,19 ^a (2,31 - 3,55)	3,24 ± 0,34 ^a (2,33 - 4,50)	3,35 ± 0,15 ^a (3,02 - 3,74)
Duração (horas)	159,73 ± 13,14 ^a (125 - 207,60)	112,77 ± 4,39 ^b (100 - 130)	97,21 ± 7,67 ^b (81,57 - 117,28)
CED (kJ)	12,20 ± 1,52 ^a (6,76 - 18,32)	11,41 ± 1,90 ^a (5,89 - 18,05)	19,25 ± 3,35 ^a (11,75 - 28,06)
CCT (kJ)	76,77 ± 7,65 ^a (42,56 - 95,40)	81,68 ± 10,08 ^a (39,64 - 105,10)	87,94 ± 10,04 ^a (69,48 - 106,18)
% CCT (kJ)	15,93 ± 1,11 ^a (12 - 20,59)	14,28 ± 1,81 ^a (7,48 - 20,81)	21,90 ± 2,89 ^a (16,40 - 27,34)

Nota. Os valores são apresentados como Média ± Erro Padrão, MC: massa corporal (g); TMR: taxa metabólica de repouso (mL O₂ . kg⁻¹. h⁻¹); VO₂ pico - Consumo máximo de O₂ durante a ADE (mL O₂ . kg⁻¹. h⁻¹); Tpico: tempo para atingir o pico (horas); AF: Aumento Fatorial (VO₂ pico/TMR); CED: Custo Energético da Digestão (kJ); CCT: Conteúdo Calórico Total do Alimento Ingerido (kJ); (%CCT): Porcentagem da energia gasta na ADE (kJ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos.

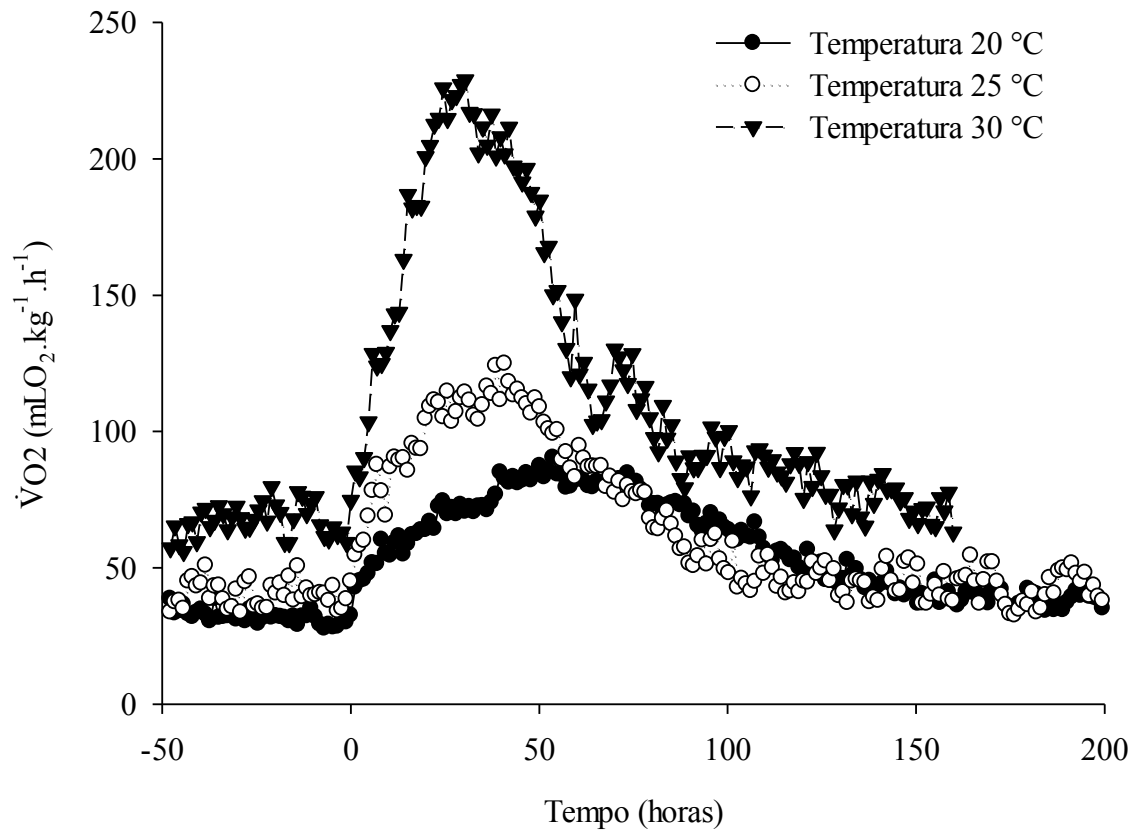


Figura 4. Variação temporal do $\dot{V}O_2$ durante a digestão de *Leptodactylus latrans* alimentadas com 10% de sua massa corpórea a 20, 25, 30 °C. O tempo “0” indica o momento da ingestão do alimento e o intervalo de tempo entre dois pontos consecutivos é de 70 minutos. Barras de erro padrão omitidas para uma melhor visualização.

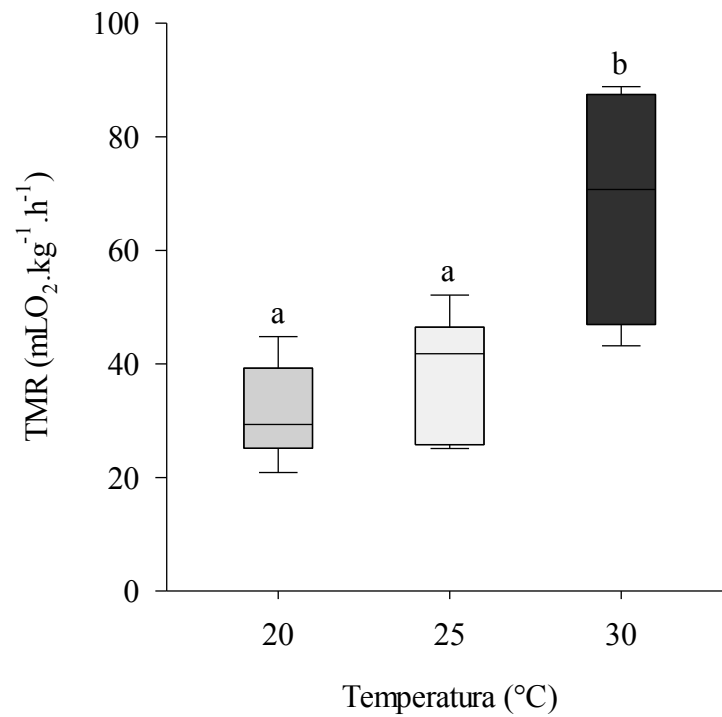


Figura 5. Taxa Metabólica de Repouso (TMR) de acordo com a variação da temperatura experimental de *Leptodactylus latrans*, alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 10% de sua massa corpórea, a 25°C. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos. As linhas que cortam as caixas representam as medianas das amostras, os limites superiores e inferiores das caixas representam o 1º e o 3º quartil, respectivamente, e os traços superiores e inferiores indicam os valores máximo e mínimo, respectivamente.

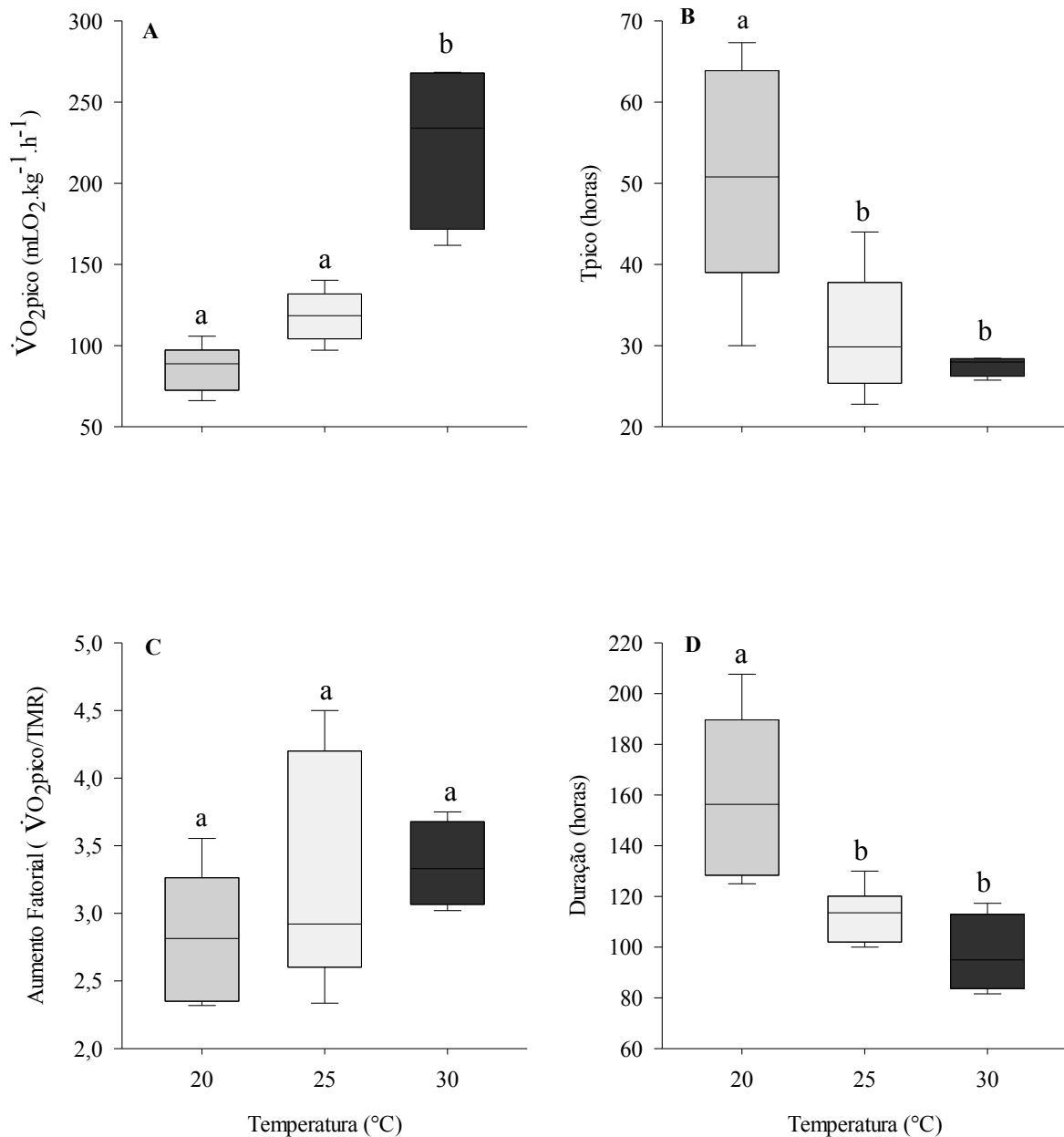


Figura 6. Parâmetros associados à ADE de acordo com a variação da temperatura experimental de *Leptodactylus latrans* alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 10% de sua massa corpórea. A) Consumo máximo de O_2 ($\dot{V}O_{2\text{pico}}$) durante a ADE; B) O tempo gasto para atingir o $\dot{V}O_{2\text{pico}}$; C) Aumento fatorial; e D) Duração da digestão. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os grupos. As linhas que cortam as caixas representam as medianas das amostras, os limites superiores e inferiores das caixas representam o 1 $^{\circ}$ e o 3 $^{\circ}$ quartil, respectivamente, e os traços superiores e inferiores indicam os valores máximo e mínimo, respectivamente.

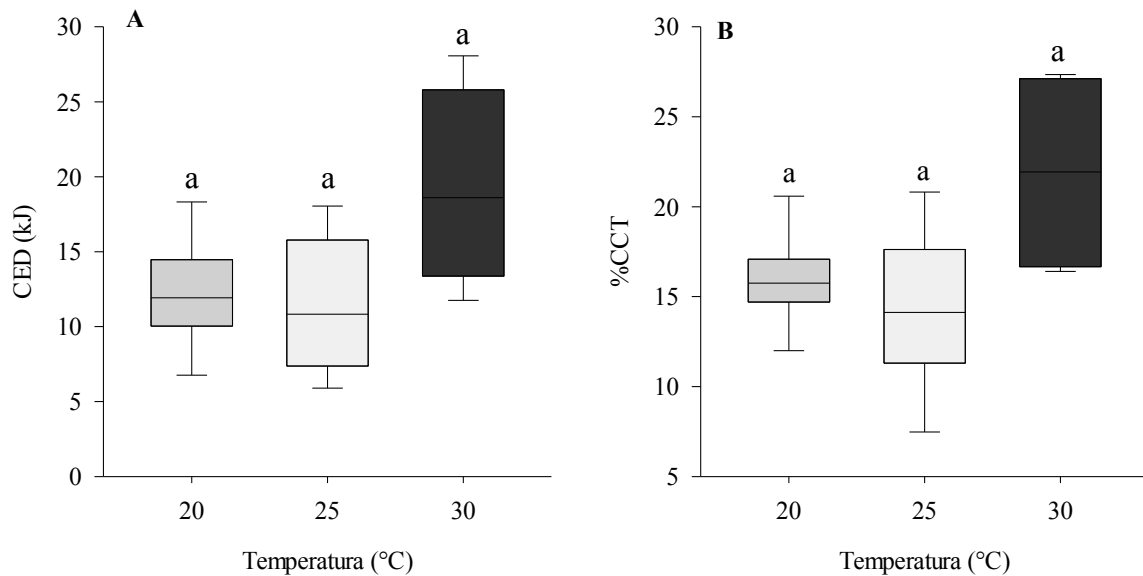


Figura 7. Parâmetros associados à ADE de acordo com a variação da temperatura experimental de *Leptodactylus latrans* alimentadas com presas de massa relativa equivalente a 10 % de sua massa corpórea. A) Custo energético da digestão; e B) Porcentagem do conteúdo calórico total do alimento gasto durante a digestão. As linhas que cortam as caixas representam as medianas das amostras, os limites superiores e inferiores das caixas representam o 1º e o 3º quartil, respectivamente, e os traços superiores e inferiores indicam os valores máximo e mínimo, respectivamente.

4. Discussão

Leptodactylus latrans exibiu uma resposta metabólica pós-prandial caracterizada por um rápido aumento nas taxas de consumo de oxigênio logo após a ingestão do alimento, o qual atingiu valores máximos dentro de 1-2 dias. Após este pico, houve um retorno paulatino da taxa metabólica aos níveis de jejum entre 3 a 7 dias após a alimentação. Este padrão de resposta metabólica pós-prandial é frequentemente encontrado em vertebrados ectotérmicos (ver revisão SECOR, 2009), incluindo anfíbios anuros (ver POWELL et al., 1999; SECOR e FAULKNER, 2002; ANDERSEN e WANG, 2003; GRAYSON et al., 2005; SECOR et al., 2007). Como frequentemente descrito em outros animais ectotérmicos (ANDRADE et al., 1997; TOLEDO et al. 2003; LUO e XIE, 2008; GAVIRA e ANDRADE, 2013a), a temperatura e o tamanho do alimento influenciaram substancialmente os parâmetros associados à resposta metabólica pós-prandial de *L. latrans*, especialmente quanto à magnitude e duração desta resposta. No entanto, o padrão geral de variação do metabolismo ao longo do período pós-prandial manteve-se constante independentemente da temperatura e

do tamanho do alimento.

A TMR de *L. latrans* não variou entre os grupos posteriormente alimentados com diferentes tamanhos de presa e foi congruente com as taxas previstas com base em sua massa corpórea (GATTEN et al., 1992) e com aquelas medidas por Secor (2005) em *Leptodactylus pentadactylus*, na temperatura de 25 °C. As taxas do $\dot{V}O_2$ pico aumentaram com o tamanho do alimento, indicando que, em termos cardiorrespiratórios, parece não ocorrer limitações para atender o aumento metabólico pós-prandial para o intervalo de tamanhos de presas testados (ver também SECOR e FAULKNER, 2002; SECOR et al., 2007). Apesar da variação notada para $\dot{V}O_2$ pico, o aumento fatorial do metabolismo de *L. latrans* não variou significativamente com o tamanho do alimento. Esse resultado talvez esteja relacionado à uma variação da TMR que, embora não tenha sido estatisticamente significativa, pode ter impactado o cálculo do aumento fatorial.

Concomitantemente com o aumento do $\dot{V}O_2$ pico, o aumento do tamanho do alimento foi acompanhado pelo aumento na duração da ADE. As consequências ecológicas potenciais de um prolongamento do processo digestivo em decorrência do aumento do tamanho do alimento em anuros podem incluir limitações na alocação energética em outras atividades além da digestão, i.e., priorização (ver JACKSON, 1987; HICKS e BENNETT, 2004), e uma maior vulnerabilidade à predação (GARLAND e ARNOLD, 1983; FORD e SHUTTLESWORTH, 1986; PAULY e BENARD, 2002).

Em termos puramente energéticos, o coeficiente da ADE manteve-se em torno de 14% independentemente da variação no tamanho do alimento. Contudo, visto que não medimos a eficiência de assimilação, nós não temos o conteúdo energético efetivamente assimilado a partir da refeição. Assim, embora o tamanho do alimento não afete o custo relativo da digestão de *L. latrans*, presas maiores obviamente provêm um maior ganho bruto de energia sendo, do ponto de vista puramente energético, mais vantajosas de serem predadas. Certamente, considerações envolvendo outros compromissos – anatômicos, ecológicos, comportamentais e fisiológicos – para muitos dos quais ainda carecemos de informações, devem atuar na determinação do tamanho das presas que *L. latrans* incluem em sua dieta. Em termos puramente fisiológicos e energéticos, parece não haver limitações importantes quanto ao tamanho de presas que *L. latrans* é capaz de incluir em sua dieta, pelo menos para o intervalo de tamanhos aqui investigados.

O aumento da temperatura foi acompanhado pela elevação da TMR de *L. latrans*, concomitantemente houve um aumento do Q10, e este efeito foi congruente com o padrão documentado e previsto para anfíbios anuros (ver GATTEN et al., 1992). De maneira geral,

o incremento da temperatura causou um aumento das taxas metabólicas pós-prandias, inclusive do $\dot{V}O_2$ pico, com a concomitante redução na duração da ADE. Este padrão foi previamente documentado em *Bufo marinus* (SECOR e FAULKNER, 2002) e deve refletir o fato de que o aumento da temperatura corpórea promove um aumento generalizado nas taxas de diferentes processos fisiológicos e bioquímicos, muitos dos quais envolvidos no processo digestório (WANG et al., 1998), o que, conseqüentemente, resulta na aceleração da ADE em temperaturas mais elevadas. Como o efeito da temperatura sobre o metabolismo pós-prandial (indicado pelo $\dot{V}O_2$ pico) é quase sempre proporcional ao efeito notado em jejum (refletido na TMR), temos que o aumento metabólico fatorial durante a digestão geralmente é mantido constante independentemente da temperatura. Assim, similarmente àquilo que foi discutido acima com relação ao tamanho do alimento, em termos puramente fisiológicos e energéticos (ver discussão a seguir), parece não haver limitações importantes quanto a temperatura na qual *L. latrans* é capaz de processar a digestão, pelo menos não para o intervalo térmico que foi investigado.

O custo energético da digestão do alimento por *L. latrans* variou de 14 a 22% do conteúdo calórico do alimento e não foi influenciado pela variação da temperatura. Tanto estes valores como sua independência da temperatura estão de acordo com o padrão geralmente encontrado em outros vertebrados ectotérmicos, incluindo anfíbios anuros (JOBILING e DAVIES, 1980; POWELL et al. 1999; SECOR e DIAMOND, 1997; SECOR et al., 2007). Portanto, uma possível resposta termorregulatória associada à digestão em *L. latrans* não resultaria em um melhor retorno energético. De fato, a ocorrência de alterações termorregulatórias associadas à digestão do alimento, particularmente a exibição de uma resposta termofílica pós-prandial (STEVENSON et al. 1985; DORCAS, 1997), parece quase sempre estar associada à redução da duração da ADE e menos frequentemente a qualquer ganho energético (SECOR e FAULKNER, 2002; TOLEDO et al, 2003; WANG et al., 2003).

A redução da duração da ADE em temperaturas mais altas, também observada em *L. latrans*, é frequentemente associada a benefícios de ordem ecológica (PAULY e BENARD, 2002; TOLEDO et al, 2003). No entanto, é necessária cautela em estender esta interpretação para anfíbios anuros, pois tanto a ocorrência da resposta termofílica pós-prandial, como a discussão de seus potenciais benefícios foi largamente baseada em estudos realizados com répteis (GATTEN, 1974; SLIP e SHINE, 1988; TOUZEAU e SIEVERT, 1993). Nos anuros, a ocorrência de uma resposta termofílica pós-prandial foi demonstrada apenas em algumas poucas espécies (LILLYWHITE et al., 1973; WITTERS e SIEVERT,

2001) e há de se considerar que benefícios ecológicos associadas a respostas termorregulatórias podem conflitar com a manutenção de um balanço de água adequado, visto a alta susceptibilidade dos anuros a perda evaporativa de água (BRATTSTROM, 1979; BUTTEMER, 1990).

5. Conclusão

Leptodactylus latrans exibiu uma resposta metabólica pós-prandial similar àquelas comumente exibidas por vertebrados ectotérmicos incluindo outros anfíbios anuros. Similarmente, os efeitos do tamanho do alimento e da temperatura foram bastante congruentes com padrões já reportados na literatura. De maneira geral, encontramos que presas maiores demandam um maior incremento metabólico pós-prandiais e demandam um maior tempo de digestão. Já o incremento da temperatura é acompanhado pela diminuição da duração da ADE às expensas de taxas metabólicas pós-prandiais mais elevadas. Tanto em um caso como no outro, não encontramos indicações de que fatores cardiorrespiratórios pudessem atuar na limitação do tamanho da presa ou na temperatura na qual a digestão possa ocorrer. É possível, que outros fatores de cunho ecológico sejam relevantes na consideração dos efeitos do tamanho do alimento e da temperatura na digestão de *L. latrans*. Em especial, um maior retorno energético absoluto ao se alimentar de presas maiores e a diminuição do tempo de digestão em temperaturas mais elevadas podem representar benefícios ecológicos importantes.

6. Referência Bibliográfica

- ALMEIDA-GOMES, M.; ROCHA, C. F. D.; VIEIRA, M. V. Anuran community composition along two large rivers in a tropical disturbed landscape. *Zoology* (Curitiba), 32(1), 09-13. 2015.
- ANDERSEN, J. B.; WANG, T. Cardiorespiratory effects of forced activity and digestion in toads. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76 (4): 459-470, 2003.
- ANDRADE, D. V.; CRUZ-NETO, A. P.; ABE, A. S. Meal size and specific dynamic action in the rattlesnake *Crotalus durissus* (SERPENTES: VIPERIDAE). *Herpetologica*, 53(4): 485-493, 1997.
- BILLERBECK, J.M.; SCHULTZ, E. T.; CONOVER, D.O. Adaptive variation in energy acquisition and allocation among latitudinal populations of the Atlantic silverside. *Oecologia*, 122: 210–219, 2000.
- BOLZAN, A. M. R.; SACCOL, S. A.; SANTOS, T. G. Composition and diversity of anurans in the largest conservation unit in Pampa biome, Brazil. *Biota Neotropica*, 16 (2), e 20150113. May 13, 2016.
- BRASILEIRO, C. A.; SAWAYA, R. J.; KIEFER, M. C.; MARTINS, M. Amphibians of an open Cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 5 (2), 93-109, 2005.
- BRATTSTROM, B. Amphibian Temperature Regulation Studies in the Field and Laboratory. *American Zoologist*, 19(1), 345-356, 1979. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/3882441>>. Acesso em: 05 out. 2016.
- BRODY, S. Bioenergetics and growth; with special reference to the efficiency complex in domestic animals. Oxford, England: *Reinhold Bioenergetics and growth*: with special reference to the efficiency complex in domestic animals. xii 1023, 1945.
- BROWNE, R. K.; EDWARDS, D. L. The effect of temperature on the growth and development of the endangered green and golden bell frog (*Litoria aurea*). *Journal of Thermal Biology*, 28, (4), 295-299, 2003.
- BUTTEMER, W. Effect of Temperature on Evaporative Water Loss of the Australian Tree Frogs *Litoria caerulea* and *Litoria chloris*. *Physiological Zoology*, 63(5), 1043-1057, 1990. Disponível em: < <http://www.jstor.org/stable/30152628>>. Acesso em 05 out. 2016.
- COX, C. L.; SECOR, S. M. Effects of meal size, clutch, and metabolism on the energy efficiencies of juvenile *Burmese pythons*, *Python molurus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 148A: 861-68. 2007.
- DE MIRA MENDES, C. V.; RUAS, D. S.; SOLÉ, M. Predation attempt of *Trachycephalus mesophaeus* (Hylidae) by *Leptodactylus cf. latrans* (Leptodactylidae). *Herpetology Notes*, 5: 163-164, 2012.

DE SÁ, R. O.; GRANT, T.; CAMARGO, A.; HEYER, W. R.; PONSSA, M. L.; STANLEY, E. Systematics of the neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9(s1), S1-S100, 2014.

DORCAS, M.E., C.R.; PETERSON, M.E.T. The thermal biology of digestion in rubber boas (*Charina bottae*): physiology, behavior and environmental constraints. *Physiological Zoology*, 70:292–300, 1997.

DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. *Biology of amphibians*. New York: McGraw-Hill. 1930

FORD N. B.; SHUTTLESWORTH G. A. Effects of variation in food intake on the locomotory performance of juvenile garter snakes. *Copeia*, 999–1001, 1986.

FRANÇA, L.; FACURE, K.; GIARETTA, A. Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39 (3), 243-248, 2004.

FROST, D. R. 2015. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. Disponível em:
<<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA>. Acesso em: 24/04/2015.

GARLAND, T.; ARNOLD S. J. Effects of a full stomach on locomotory performance of juvenile garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia*, 1983: 1092–1096, 1983.

GATTEN, R. Effect of Nutritional Status on the Preferred Body Temperature of the Turtles *Pseudemys scripta* and *Terrapene ornata*. *Copeia*, 1974(4), 912-917, 1974.

GATTEN, R.E.; MILLER, K.; FULL, R.J. Energetics at rest and during locomotion. In: Feder ME, Burggren WW (eds) *Environmental physiology of the amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, 314–377, 1992.

GAVIRA, R. S. B.; ANDRADE, D. V. Meal size effects on the postprandial metabolic response of *Bothrops alternatus* (Serpentes: Viperidae). *Zoologia*, 30 (3): 291–295, 2013a.

GAVIRA, R. S. B.; ANDRADE, D. V. Temperature and thermal regime effects on the specific dynamic action of *Bothrops alternatus* (Serpentes, Viperidae). *Amphibia-Reptilia*, 34 (4), 483-491, 2013b.

GESSMAN, J. A.; NAGY, K, A. Energetic metabolism: errors in exchange conversion factors. *Physiol Zool* 61: 507-513. 1988.

GRANDINETTI, L.; JACOBI, C. M. Distribuição estacional e espacial de uma taxocenose de anuros (Amphibia) em uma área antropizada em Rio Acima-MG. *Lundiana*, 6 (1), 21-28, 2005.

GRAYSON, K. L.; COOK, L. W.; TODD, M. J.; PIERCE, D.; HOPKINS, W. A.; GATTEN JR, R. E.; DORCAS, M. E. Effects of prey type on specific dynamic action, growth, and mass conversion efficiencies in the horned frog, *Ceratophrys cranwelli*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 141:298 – 304. 2005.

HEYER, R.; LANGONE, J.; LA MARCA; AZEVEDO-RAMOS, C.; DI TADA, I.; BALDO, D.; LAVILLA, E.; SCOTT, N.; AQUINO, L.; HARDY, J. *Leptodactylus latrans*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2010*: e.T57151A11592655. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T57151A11592655.en>>. Acesso em: 18 jul. 2016.

HICKMAN, C. P.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. *Princípios integrados de zoologia*. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 11ª ed., 846p. 2004.

HICKS, J. W.; BENNETT, A. F. Eat and run: prioritization of oxygen delivery during elevated metabolic states. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 144, 215–224, 2004.

JACKSON, D. C. Assigning priorities among interacting physiological systems. In: Feder, M. E., Bennett, A. F., Burggren, W. W., Huey, R. B. (Eds.), *New Directions in Ecological Physiology*. Cambridge University Press, New York, 310–326, 1987.

JOBLING, M. The influence of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. *Journal of Fish Biology*, 18: 385-400, 1981.

JOBLING M.; DAVIES P. S. Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa*. *Journal of Fish Biology*, 16:629–638. 1980.

KLEIBER, M. Energy Metabolism. *Annual Review of Physiology*. 18:35-52, 1961.

LILLYWHITE, H. B.; LICHT, P.; CHELGREN, P. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology*, 54 (2), 375-383, 1973.

LUO, Y.; XIE, X. Effects of temperature on the specific dynamic action of the southern catfish, *Silurus meridionalis*. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A* 149, 150–156, 2008.

MANEYRO, R.; NAYA, D. E.; ROSA, I.; CANAVERO, A.; CAMARGO, A. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay *Iheringia. Série Zoologia*, 94(1), 57-61, 2004.

MCCUE M. D.; LILLYWHITE H. B. Oxygen consumption and the energetics of island-dwelling Florida cottonmouth snakes. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 165–178, 2002.

OVERGAARD J.; ANDERSEN, J. B.; WANG, T. The effects of fasting duration on the metabolic response to feeding in *Python molurus*: an evaluation of the energetic costs associated with gastrointestinal growth and upregulation. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75:360–368, 2002.

PAULY G.B.; BENARD, M.F. *Crotalus viridis oreganos* (Northern Pacific rattlesnake): costs of feeding. *Herpetological Review*, 33:56–57, 2002.

PINTO, T. M. *Ecologia alimentar de uma toxocenose de anuros terrestres no Brasil Central*. Dissertação. Universidade de Brasília – Instituto de Biologia. 2011.

POMBAL JR., J. P.; GORDO, M. Anfíbios Anuros da Juréia. In Estação Ecológica Juréia-Itatins. *Ambiente Físico, Flora e Fauna* (O. A. V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto, 243-256, 2004.

POWELL, M.K.; MANSFIELD-JONES, J.; GATTEN, R.E. JR. Specific dynamic effect in the horned frog, *Ceratophrys cranwelli*. *Copeia*, 710– 717, 1999.

SAVAGE, V. M.; GILLOOLY, J. F.; BROWN, J. H.; WEST, G. B.; CHARNOV, E. L. Effects of body size and temperature on population growth. *American Naturalist* 163: E429–E441, 2004.

SECOR, S.M. Physiological responses to feeding, fasting and estivation for anurans. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 2595-2608, 2005.

SECOR, S.M. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. *Journal of Comparative Physiology B*, 179:1–56, 2009.

SECOR S.M.; BOEHM, M. Specific dynamic action of ambystomatid salamanders and the impact of meal size, meal type, and body temperature. *Physiology Biochemistry Zoology*, 79, 720–735, 2006.

SECOR, S.M.; DIAMOND, J. Determinants of the postfeeding metabolic response of Burmese pythons, *Python molurus*. *Physiological Zoology*. 70, 202–212, 1997.

SECOR S.M.; FAULKNER A.C. Effects of meal size, meal type, body temperature, and body size on the specific dynamic action of the marine toad, *Bufo marinus*. *Physiology Biochemistry Zoology*. Vol 76:557–571, 2002.

SECOR, S.M.; WOOTEN, J. A.; COX, C.L. Effects of meal size, meal type, and body temperature on the specific dynamic action of anurans. *Journal of Comparative Physiology B*. 177, 165–182, 2007.

SILVA, E. T.; RIBEIRO FILHO, O. P. Predation on juveniles of the invasive American Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura, Ranidae) by native frog and snake species in South-eastern Brazil. *Herpetology Notes*, 2, 215-218, 2009.

SLIP, D.J. & SHINE, R. Thermophilic response to feeding of the diamond python, *Morelia s. spilota* (Serpentes: Boidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 89A, 645–650, 1988.

STEVENSON, R. D.; PETERSON, C. R.; TSUJI, J. S. The thermal dependence of locomotion, tongue flicking, digestion, and oxygen consumption in the wandering garter snake. *Physiological Zoology*, 46-57, 1985.

STRÜSSMAN, C.; RIBEIRO DO VALE, M. B. *et al.* 1984. Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. *Journal of Herpetology*, Glendale, 18(2):138-146.

TEIXEIRA, R.L., VRCIBRADIC, D. Diet of *Leptodactylus ocellatus* (Anura; Leptodactylidae) from coastal lagoons of southeastern Brazil. *Cuadernos de Herpetologia* 17, 113-120, 2003.

TOFT, C. Feeding Ecology of Panamanian Litter Anurans: Patterns in Diet and Foraging Mode. *Journal of Herpetology*, 15(2), 139-144, 1981. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/1563372> doi:1>. Acesso em 28/09/2016.

TOLEDO, L.F.; ABE, A.S.; ANDRADE, D.V. Temperature and meal size effects on the postprandial metabolism and energetics in a boid snake. *Physiology Biochemistry Zoology*, 76, 240– 246. 2003.

TOUZEAU, T.; SIEVERT, L. Postprandial Thermophily in Rough Green Snakes (*Ophedrys aestivus*). *Copeia*, 1993 (4), 1174-1176, 1993. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/1447106> doi:1>. Acesso em: 05 out. 2016.

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

VITT, L.J.; CALDWELL, J.P. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology* (London), 234, 463-476, 1994.

WANG, T., ABE, A.S., GLASS, M.L. Temperature effects on lung and blood gases in *Bufo paracnemis*: consequences of bimodal gas exchange. *Respiration Physiology*, 113, 231_238, 1998.

WANG, T.; ZAAR, M.; ARVEDSEN, S.; VEDEL-SMITH, C.; OVERGAARD, J. Effects temperature on the metabolic response to feeding in *Python molurus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 133, 519–527, 2003.

WITTERS L.R.; SIEVERT L. Feeding causes thermophily in the Woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*). *Journal of Thermal Biology*, 26: 205–208, 2001.

ZAIDAN III, F., BEAUPRE, S. J. Effects of body mass, meal size, fast length, and temperature on specific dynamic action in the timber rattlesnake (*Crotalus horridus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 76 (4), 447-458, 2003.