

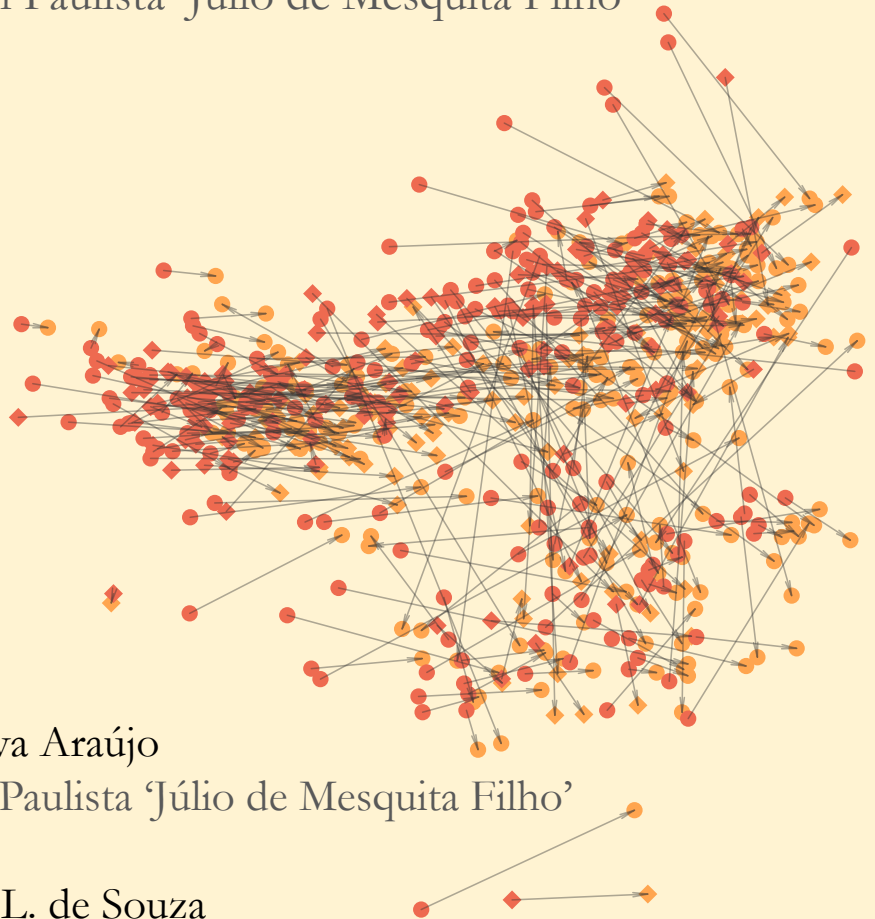
RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 06/12/2019.

Variação individual de nicho em espécies que coexistem

Raul Costa Pereira

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biodiversidade
Universidade Estadual Paulista 'Júlio de Mesquita Filho'



Orientador: Márcio Silva Araújo

Universidade Estadual Paulista 'Júlio de Mesquita Filho'

Co-orientador: Franco L. de Souza

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Rio Claro
2018

Raul Costa Pereira

Variação individual de nicho em
espécies que coexistem

Orientador: Prof. Dr. Márcio Silva Araújo

Co-orientador: Prof. Dr. Franco L. de Souza

Tese 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 Doutor em Ecologia e
Biodiversidade

Rio Claro, SP
2018

P436v Pereira, Raul Costa
 Variação individual de nicho em espécies que
 coexistem / Raul Costa Pereira. -- Rio Claro, 2018
 154 p. : il., tabs., fotos, mapas

 Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
 (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
 Orientador: Márcio Silva Araújo
 Coorientador: Franco Leandro Souza

 1. Especialização individual. 2. Sobreposição de nicho.
 3. Nicho trófico. 4. Competição. 5. Leptodactylus. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Variação individual de nicho em espécies que coexistem

AUTOR: RAUL COSTA PEREIRA

ORIENTADOR: MARCIO SILVA ARAUJO

COORIENTADOR: FRANCO LEANDRO DE SOUZA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: Biodiversidade pela Comissão Examinadora:




Prof. Dr. MARCIO SILVA ARAUJO

Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. TADEU DE SIQUEIRA BARROS

Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. MATHIAS MISTRETTA PIRES

Departamento de Biologia Animal - Instituto de Biologia / Universidade Estadual de Campinas - SP



Prof. Dr. RICARDO JANNINI SAWAYA

Centro de Ciências Naturais e Humanas / Universidade Federal do ABC - Campus Santos André / SP



Prof. Dr. MARCO AURELIO RIBEIRO DE MELLO

Departamento de Ecologia Geral - Instituto de Biociências / Universidade de São Paulo - SP

Rio Claro, 06 de dezembro de 2018

“Do indivíduo temos que partir, ainda que seja para o
abandonar.”

— Fernando Pessoa, em *Aforismos e afins*

“In individuals, insanity is rare; but in groups,
parties, nations and epochs, it is the rule.”

— Friedrich Nietzsche

Agradecimentos

Gostaria de agradecer a Márcio Silva Araújo pela orientação dedicada, crítica e construtiva, e pelos tantos ensinamentos ao longo dessa (quase) década que temos trabalhados juntos. Obrigado pela confiança, Márcio;

A Franco Leandro de Souza pela co-orientação entusiasmada, generosa e sempre atenta, e pelos bons conselhos e conversas;

Aos incansáveis, imbatíveis e inabaláveis amigos que fizeram dos trabalhos de campos desta tese menos cansativos e mais divertidos: Larissa Sayuri, Franco Souza, Samuel Duleba, Zé Massao Sugai, Ricardo Koroiva, Cláudia Hermanson, Guilherme & Nádia e Mestre Masao Uetanabaro;

A Renan Olivier pela imprescindível e impecável ajuda na identificação das tantas presas que as rãs comeram;

A Massao Sugai pelas aulas de história natural das rãs e pela ajuda com a identificação dos anuros que elas comeram.

A Larissa Sayuri, Rudley Kamyia, Laura Honda e Urielton Monteiro pela providencial ajuda com procedimentos de laboratório;

A Mateus Moroti, Paulinho Robson de Souza e Aninha Campos por gentilmente cederem algumas fotos bonitas das rãs para ilustrar a tese.

Aos editores (Laura Prugh, Katie McGhee, Daniel Bolnick, Jeremy Fox) e revisores (Melanie Dammhahn, demais anônimos) que, através de revisões críticas e construtivas, ajudaram a melhorar três capítulos dessa tese.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas de doutorado (processo 2014/20924-5, FAPESP) e de estágio de pesquisa no exterior (BEPE) (processos 2017/20069-6 e 2016/09038-9, FAPESP) sem as quais essa tese não se materializaria.

Ao afiado Volker Rudolf por me receber em seu laboratório na *Rice University* e pelo sólido e intenso aprendizado que tive por lá;

A querida família Correa – Adrienne, Thiago e o pequeno Caio – que me recebeu em Houston como se eu fosse parte da família, o que não demorou muito para acontecer;

Aos estimados Radu Tanase e Ale Vrinceanu pela amizade, pelo carinho e pelo carinho;

Aos divertidos amigos de Houston - Ben Toscano, Charles *Charlinho* Cogan e Nick Kaiser - que fizeram as lembranças das risadas serem mais vívidas que as lembranças do Harvey.

A Travis Ingram pela generosidade de me receber tão bem em seu laboratório na *University of Otago*, tanto do ponto de vista acadêmico, quanto pessoal;

A Leida, Matheus, Helô, Marine e Christina que fizeram Dunedin não parecer tão longe do Brasil;

À Royal Society of New Zealand Marsden Fund (UoO1409) pelo apoio financeiro para minha ida à Nova Zelândia.

Aos bons amigos que o doutorado trouxe e não vai levar: Xuleta, Cléber, Bárbara, Fernandinha, Edineusa, *et al.* Se perdi cabelos, ganhei amigos;

As companheiras matutinas de departamento Íris, Gra e Kika pelo bom humor e aos demais funcionários do departamento de ecologia pela ajuda;

Aos colegas do saudoso futebol de terça pelas caneladas e perda de ligamentos;

Aos proeminentes ecólogos e igualmente proeminentes amigos, Vítinho Saito e Tadeu Siqueira, que fizeram esses anos em Rio Claro mais descontraídos e que aproximaram esta tese à teoria de comunidades.

A minha família pela compreensão e suporte. Queridos Rui, mãe, pai, vó Nazareth e vô Liano - essa tese é para vocês.

A minha companheira Larissa Sayuri pelo imensurável apoio e inestimável carinho, e por todo dia encontrar um tom ou um tempero que quebra a inércia dessa vida.

Sumário

Apresentação.....	8
Resumo.....	13
Abstract.....	14
Introdução Geral.....	15
Capítulo 1.....	36
<i>Drivers of individual niche variation in coexisting species</i>	
Capítulo 2.....	67
<i>Prey limitation drives variation in allometric scaling of predator-prey interactions</i>	
Capítulo 3.....	96
<i>Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple dimensions</i>	
Capítulo 4.....	124
<i>Fitness consequences of individual variation in niche trajectories</i>	
Conclusão Geral.....	152

Apresentação

Pela relativa liberdade estilística que esta seção permite, decidi apresentar uma breve coleção de fatos que, na mais parcial das visões sobre esta tese, a minha, foram importantes para que as páginas que seguem tenham o que tenham. Espero que você não se incomode com a pouca formalidade acadêmica das primeiras palavras desta tese, afinal essa é a única que escreverei na vida e não gostaria de perder a oportunidade. Antes, rapidamente, gostaria de explicar ao leitor que meu doutorado gravitou em torno da ideia de que indivíduos em populações naturais são ecologicamente diferentes entre si. Assim como você certamente conhece um cachorro afobado e outro acanhado, indivíduos de uma mesma espécie na natureza também podem ser diferentes. Ao longo dos quatro capítulos se seguem, percorro desde as causas dessa variação individual (*Capítulo 1*), passando pela elucidação de seus padrões entre espécies e comunidades (*Capítulos 2 e 3*), até o estudo das suas consequências (*Capítulo 4*). Espero que a organização dos capítulos como tal faça sentido ao leitor e que seja uma leitura, na medida do possível, leve. Os capítulos estão escritos em Inglês visto que foram formulados visando a publicação em periódicos científicos internacionais. Apesar de, no geral, os capítulos seguirem a estrutura de um manuscrito científico, fiz alguns pequenos ajustes pensando no conforto da leitura, como a inserção de figuras e tabelas no corpo do texto e a adição de algumas fotos. Precedem e sucedem os quatro capítulos, respectivamente, uma *Introdução geral* e uma *Conclusão geral* que, apesar dos títulos, não são tão gerais assim.

∞

A concepção da ideia que permeia esta tese se deu na MS-162, em algum ponto entre Pedro Juan Caballero, Paraguai, e Campo Grande, Mato Grosso do Sul (MS). MS, aliás, estado que considero *terra mater*. Era 2012 e estávamos voltando de um sábado de compras de muambas no Paraguai: minha primeira câmera subaquática e erva paraguaya de tereré. Curiosamente, me lembro do momento em que, já nas cercanias de Sidrolândia, com bloco e caneta na mão, sentado em uma posição pouco ortodoxa no banco de trás, rabisquei a figura que, anos depois, se tornaria o pano de fundo de meu doutorado (*Figura 1a*). Na época eu

estudava uma espécie de lambari no Pantanal e, depois de algum tempo, comecei a me questionar o quanto eu conseguiria entender sobre o papel da variação entre indivíduos num contexto mais amplo olhando apenas para uma única espécie.

Antes mesmo dessa inesperadamente produtiva viagem ao país vizinho, eu tenho que dizer, me desculpe MS, que a primeira fagulha que desta tese estalou em São Lourenço, Minas Gerais, alguns anos antes. Era 2009 e o Centro Acadêmico (CA) da biologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), onde me graduei em Ciências Biológicas, fretou um ônibus para levar estudantes ao XX Congresso de Ecologia do Brasil. Na época, eu cursava o segundo ano da graduação e lutava para conciliar meu tempo entre entender a formação da blástula e identificar peixes no cavernoso laboratório do saudoso Professor Otávio Froelich. Foi então que, por curiosidade ou sorte, acabei me inscrevendo no minicurso *Especialização individual em populações naturais*, ministrado por quem viria a se tornar o orientador desta tese. Ainda na época em que laptops eram artigos de luxo, eu havia impresso Araújo *et al.* 2007 (*Copeia*) e cheguei a fazer uma breve leitura na cama do hotel arranjado pelo CA, gentilmente batizado de ‘cortiço’ por meus contemporâneos da UFMS. Apesar de meu nível de Inglês na época não ter permitido que eu entendesse todas as linhas (de fato, poucas delas), aquilo me soava bem. Foi então que conheci o Márcio no minicurso, que na época fazia pós-doutorado em Miami e usava uma longa pulseira de couro no pulso. Sem querer me alongar muito, gostaria apenas de citar que a sala na qual o Márcio ministrou o minicurso tinha uma porta de vidro que dava vista para a piscina do hotel que sediava o congresso. Inevitavelmente, enquanto Márcio explicava como calcular o índice *E* de especialização individual, congressistas-banhistas passavam ao fundo animados, pingando água. Estou certo de que eu estava mais empolgado naquela sala do que os próprios banhistas do lado de lá da porta – afinal, desde então, eu nunca mais deixei de trabalhar com especialização individual.

Outro ponto que considero relevante para entender as raízes desta tese é o motivo pelo qual eu estudei espécies de rãs do gênero *Leptodactylus*. Bom, de acordo com meu modelo visual rodoviário-fronteiriço (*Figura 1a*), eu precisaria encontrar um sistema biológico no qual espécies generalistas coexistissem e que os nichos dessas espécies se sobrepusessem em algum grau, remetendo ao clássico debate do paradoxo da coexistência. Bom, isso não foi tão simples. Durante minha graduação e mestrado, concentrei meus estudos principalmente em peixes e, naturalmente, gostaria de continuar estudando esse grupo. De fato, não é difícil encontrar espécies de peixes parecidas (especialmente para alguém terrível em taxonomia como eu) que

coexistam em riachos ou lagoas (e.g., gênero *Astyanax*). O problema é que, olhando com cuidado, essas espécies se segregam em uso de microhábitat, o que me parece ser acentuado em sistemas aquáticos que têm uma terceira dimensão de partição espacial, a coluna d'água. Pensei então em trabalhar com gambás (*Didelphis albiventris* e *D. aurita*), ventilei estudar indivíduos em bandos mistos de aves, e, finalmente, pensei nas rãs do gênero *Leptodactylus*. Minha amiga Lili Piatti, sob orientação de Franco Souza (que viria a se tornar o co-orientador dessa tese) haviam estudado a dieta dessas espécies em campos de arroz no Pantanal, revelando que essas rãs são altamente generalistas na escala da espécie e que existe alta sobreposição de dieta entre espécies. Melhor ainda, essas rãs são bastantes comuns nas proximidades de corpos de água parada como lagoas e baías e, muitas vezes, mais de uma espécie coexistem localmente, compartilhando recursos alimentares e microhábitats de forrageamento. Na *Introdução Geral* desta tese, forneço mais detalhes sobre a fascinante história natural dessas espécies de rãs.

Um ponto que gostaria de esclarecer aqui é o número de indivíduos que, infelizmente, tive que sacrificar para investigar as ideias desta tese. Primeiro, esse era o único modo de se obter grande parte dos dados necessários para responder as minhas perguntas sobre variação individual de nicho (e.g., valores isotópicos de fígado e músculo, investimento gonadal, carga parasitária). Ainda tentamos utilizar abordagens não-letais para conseguir dados de dieta (lavagem estomacal), as quais não funcionaram bem. Segundo, essas espécies de rãs são bastante comuns e mantêm populações numerosas no Pantanal e entorno, então tenho confiança de que nossas amostragens, que se deram em lagoas pontuais dentro de uma extensa região geográfica, não tiveram impactos negativos substanciais nas populações locais. Finalmente, gostaria de dizer que, de cada indivíduo que coletei em campo, extraí em laboratório o máximo de informações úteis que me pareceram possíveis. Espero que eu as tenha utilizado bem e dignamente nas páginas que se seguem.

Outra passagem que considero importante, mas um tanto frustrante, de meu doutorado foi a tentativa de montar um experimento em campo para quantificar a força da competição intra- vs. interespecífica na presença de variação individual. Ter essas informações seria um passo importante para amarrar, empiricamente, a variação individual de nicho ao arcabouço da teoria moderna coexistência. O plano era montar gaiolas na planície de inundação do Rio Miranda, dentro das quais manipularíamos a presença e densidade de competidores de uma mesma e de outra espécie. Não quero me prolongar aqui, mas foram longos meses planejando, preparando e montando o experimento – o qual demandou quase meio quilômetro de tubos

de PVC e 200 m² de telas, além de muito suor e boa vontade dos amigos que me ajudaram. Apesar das valiosas lições aprendidas (e.g., como usar uma estrovena), o experimento deu errado. Aquele foi um ano excepcionalmente seco no Pantanal e as rãs, acostumadas com a liberdade de uma planície inteira, não se aclimataram bem dentro das gaiolas (*Figura 1b, 1c, 1d*). Bem, experimentos são sempre arriscados. Não contar com esses dados, ainda mais depois de tanto esforço, foi sem dúvida frustrante. Por outro lado, isso me estimulou a explorar com mais atenção os dados observacionais que, no final das contas, são usados nos quatro capítulos que compõem esta tese.

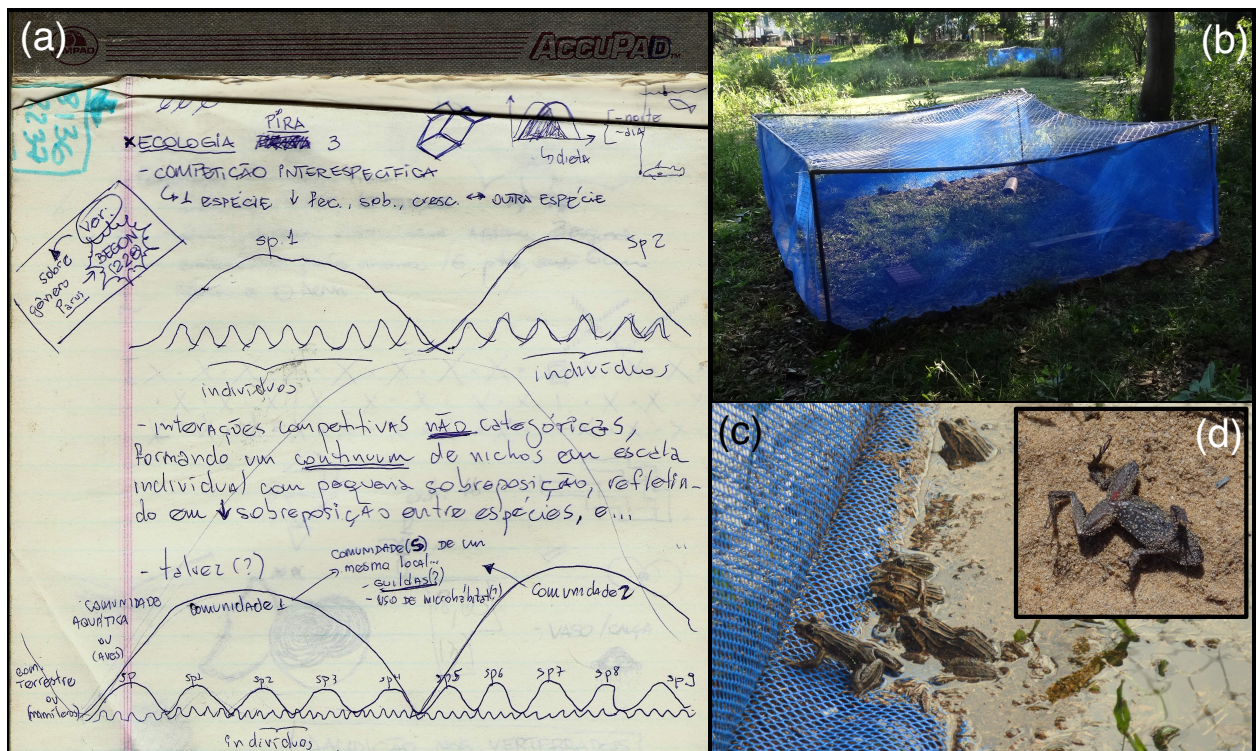


Figura 1. (a) Rabiscos que deram origem à ideia que permeia esta tese; (b) uma das gaiolas montadas na planície de inundação do Rio Miranda como parte de um frustrado experimento de campo para medir competição entre espécies e indivíduos de rãs; (c) indivíduos de *Leptodactylus chaquensis* recém colocados em uma das gaiolas; (d) indivíduo de *L. podicipinus* que, infelizmente, acabou não resistindo ao tempo surpreendentemente seco e quente durante o experimento.

Gostaria também de mencionar que tive a incrível oportunidade de realizar dois períodos de estágio internacional, graças ao apoio financeiro da FAPESP. Primeiro, trabalhei ~11 meses em Houston, Texas, EUA, onde está o centro espacial da NASA e a antiga sala de controle de missões. Já que dizem que ecologia é mais complexa que *rocket science*, acho que escolhi o lugar certo. Durante esse tempo, trabalhei nos *Capítulos 1* e *2* desta tese no laboratório do competente Volker Rudolf. Depois, tive a sorte de passar pouco mais de dois meses no

outro lado do mundo, em Dunedin, Nova Zelândia, para trabalhar com o também competente Travis Ingram no *Capítulo 3*. Além de desenvolver e apurar minhas habilidades científicas, esses períodos fora do Brasil me proporcionaram experimentar genuinamente como é viver no exterior, sendo, portanto, marcantes não apenas no contexto da presente tese.

Correndo o risco de ser mal interpretado, eu tenho que dizer que ao longo desses 4 anos e meio eu não trabalhei exclusivamente no que tange esta tese de doutorado. Bom, convenhamos que 4 anos e meio é muito tempo. Paralelamente, eu tive a oportunidade de trabalhar academicamente em outros assuntos não necessariamente relacionados ao corpo desta tese e colaborar com um grupo competente de pesquisadores. Essas experiências paralelas me deram confiança e certo lastro para, depois das campanhas de campo e de todo o longo e custoso processamento em laboratório, trabalhar com prazer nos manuscritos que compõe a presente tese. Também fico feliz pelas oportunidades que tive durante meu doutorado de revisar manuscritos para variadas revistas científicas, algumas das quais muito admiro e acompanho, o que, apesar de trabalhoso, é sempre gratificante.

Por fim, eu gostaria de deixar registrado que gostei mesmo de fazer doutorado e me diverti ao longo desses quatro anos e meio. Portanto, o fim é agridoce.

Aos que lerão esta tese, espero que seja uma leitura agradável.

Aos que a folhearão, espero que gostem de algumas das figuras e que tenham sorte de encontrar uma ou outra informação que achem interessante.

Resumo

Esta tese gravita em torno da ideia de que indivíduos de uma mesma espécie são ecologicamente diferentes. Apesar de esse fato não parecer surpreendente, a teoria ecológica tem historicamente negligenciado a variação intraespecífica em várias de suas frentes. Um exemplo claro é a teoria clássica de nicho, que implicitamente supõe que indivíduos conspecíficos utilizam exatamente os mesmos recursos. De modo similar, a teoria de comunidades considera que espécies são bem representadas em termos ecológicos pela média de atributos de seus indivíduos. Ao longo dos quatro capítulos que compõem esta tese, estudei os padrões, causas e consequências da diversidade ecológica *entre* indivíduos em um contexto de múltiplas espécies que coexistem. Utilizei quatro espécies de rãs do gênero *Leptodactylus* que coexistem em áreas do Pantanal e entorno como sistema de estudo. No *Capítulo 1*, mostro que diferenças de nicho trófico entre indivíduos e espécies são flexíveis e dependentes de contexto, o que pode ter implicações importantes para os padrões locais e regionais de biodiversidade. No *Capítulo 2*, elucido que a tremenda variação na alometria de interações tróficas entre e dentro de comunidades pode ser explicada por gradientes de limitação de presas. No *Capítulo 3*, estudei os nichos tróficos de espécies competidoras em uma perspectiva multidimensional, revelando interessantes mecanismos pelos quais indivíduos e espécies particionam recursos em duas dimensões tróficas. Finalmente, no *Capítulo 4*, ao mostrar que mudanças temporais de dieta podem aumentar o valor adaptativo de indivíduos, avanço na compreensão das ainda pouco estudadas consequências da variação individual de nicho. Em conclusão, esta tese contribui para o entendimento dos mecanismos que geram e mantêm variabilidade ecológica entre indivíduos na natureza, bem como das implicações ecológicas desse fenômeno em escalas de organização biológicas superiores.

Palavras-chave: isótopos estáveis, especilização individual, sobreposição de nicho, dieta, variação de nicho, competição, *fitness*

Abstract

This thesis gravitates around the idea that individuals from the same species are ecologically different. Although this fact does not seem surprising, ecological theory has historically neglected intraspecific variation. A clear instance is the classic niche theory, which implicitly assumes that conspecific individuals utilize the same resources. Accordingly, community theory considers that species are well represented by the mean of individuals' traits. Over the four chapters of this thesis, I studied the patterns, causes, and consequences of the ecological diversity *between* individuals in the context of multiple coexisting species. I studied four frog species from the genus *Leptodactylus* that coexist in the Pantanal wetlands and surrounding areas as model organisms. In *Chapter 1*, I show that trophic niche differences between individuals and species are flexible and context-dependent, which may have important implications to local and regional diversity patterns. In *Chapter 2*, I elucidate that the tremendous variation in the allometric scaling of trophic interactions within and between natural communities is predictable, responding to gradients of prey limitation. In *Chapter 3*, I studied trophic niches of competing species in a multidimensional perspective, revealing interesting mechanisms by which individuals and species partition resources in two trophic dimensions. Finally, *Chapter 4* advances in the understanding of the underexplored consequences of individual niche variation by showing that temporal diet changes may have major fitness implications. Altogether, these results contribute to broadening our understanding of the mechanisms generating and maintaining ecological variability between individuals in nature, as well as of the implications of this phenomenon across scales of biological organization.

Keywords: stable isotopes, individual specialization, niche overlap, diet, niche variation, competition, fitness

Introdução geral

1. Uma ecologia das variações individuais?

Apesar dos esforços hercúleos de gerações de ecólogos, existem raríssimas leis universais em ecologia (Lawton 1999). A estupenda diversidade de formas de vida e suas intrincadas interações é justamente o que torna, ao mesmo tempo, a ecologia uma ciência tão fascinante e tão complexa; *a blessing and a curse*. Tal complexidade faz com que sistemas biológicos sejam quase que invariavelmente contingentes, dependentes de contexto e de escala, e difíceis de prever (MacArthur 1972; Lawton 1999; Chave 2013). Ainda assim, alguns padrões gerais (i.e., regularidades amplamente observadas na natureza) são atualmente bem estabelecidos em ecologia, como por exemplo a relação espécies-área (Storch, Keil & Jetz 2012), a distribuição de frequências de abundâncias (Šizling *et al.* 2009), e as relações de escalonamento alométricas (West, Brown & Enquist 1997).

Frente à inerente complexidade da natureza, ecólogos têm que fazer simplificações para tentar entendê-la. De fato, um paradigma chave da modelagem ecológica é que modelos simples tendem a ser mais gerais e, portanto, preferíveis (Holling 1966; May 2001); *Pluralitas non est ponenda sine necessitate*, i.e., pluralidade não deve ser posta sem necessidade. Provavelmente, a simplificação mais intuitiva e prevalente em modelos ecológicos seja a adoção de espécie como unidade fundamental. Essa abordagem reducionista, muitas vezes esquecida como tal, supõe implicitamente que variações intraespecíficas são inexistentes ou desprezíveis. Tal suposição é inspirada na teoria do campo médio, que considera o comportamento médio de um sistema complexo como uma boa representação do comportamento de seus componentes (Durrett & Levin 1994). De modo análogo, uma vez que indivíduos conspecíficos tendem a ser ecologicamente mais semelhantes entre si do que com indivíduos de outras espécies, ecólogos tradicionalmente se baseiam no sistema taxonômico Lineliano para estudar e medir a natureza (Rudolf *et al.* 2014). Por exemplo, em modelos de teias tróficas, *espécies* são usadas como nós (*Figura 1a*); em ecologia de comunidades, a ocorrência de *espécies* é limitada por filtros ambientais ou bióticos; e em estudos de ecologia de ecossistemas as *espécies* são os agentes do fluxo de energia e matéria. Apesar da conveniência tanto do ponto de vista empírico quanto matemático, é cada vez mais aparente que essa tradicional visão tipológica,

espécie-cêntrica da natureza pode, nem sempre, ser a melhor abordagem para entender sistemas biológicos (Bolnick *et al.* 2003; Violle *et al.* 2012; Evans *et al.* 2013).

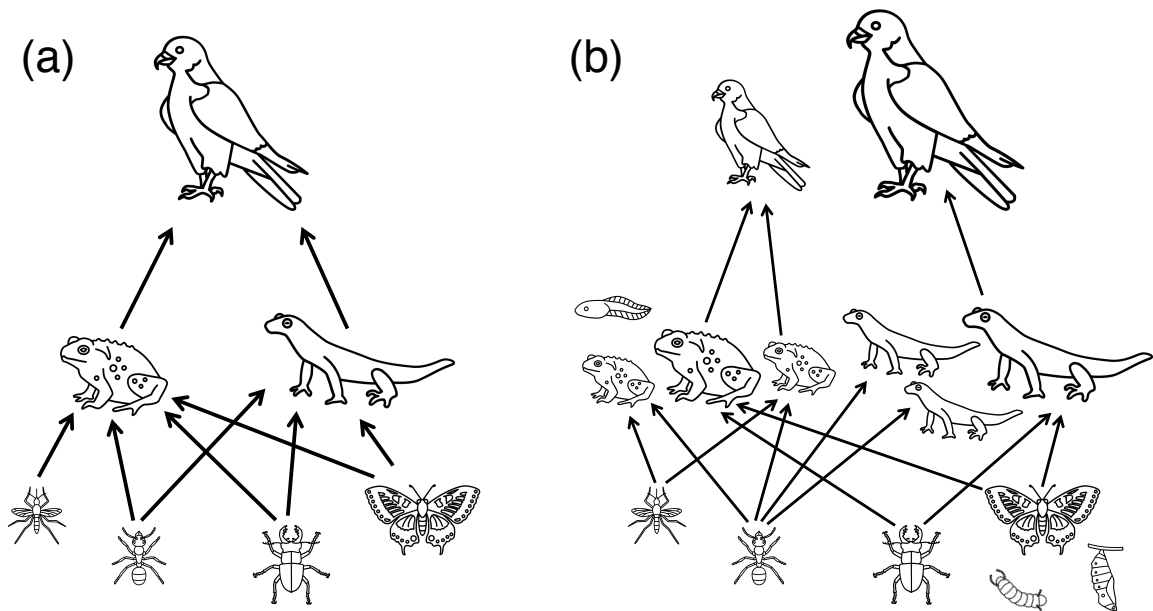


Figura 1. Dois exemplos hipotéticos de redes tróficas: (a) teia alimentar clássica baseada em interações interespecíficas, na qual espécies são representadas por “caixas” que encapsulam toda a variação ecológica intraespecífica (Miller & Rudolf 2011); (b) teia alimentar baseada em interações entre indivíduos, ilustrando como a variação intraespecífica (incluindo a variação ontogenética em espécies com ciclo de vida complexo, e.g., anuro e borboleta) no uso de recursos pode alterar a estrutura e organização das ligações tróficas.

Por definição, indivíduos são únicos. Não é surpreendente, portanto, que indivíduos de uma mesma espécie, sexo e idade possam apresentar consideráveis diferenças de comportamento, morfologia e uso de recursos (Bolnick *et al.* 2003; Dall *et al.* 2012). Aristóteles já havia documentado esse fato há 350 anos antes da Era Comum (Thompson 1907) e, um bom tempo depois, Wallace e Darwin construíram sua revolucionária teoria fundamentada nas diferenças morfológicas entre indivíduos de uma mesma população. Ainda, é razoável supor que um observador atento da natureza encontre diferenças entre qualquer par de indivíduos que exista, mesmo entre clones. Um indivíduo pode ser maior do que outro, mais vistoso, mais tímido, mais faminto, etc. Naturalmente, um questionamento subsequente válido, portanto, é se não deveríamos passar a olhar para a natureza como um emaranhado de inúmeras partículas individuais, independente das espécies a que pertençam, interagindo não-aleatoriamente. De fato, as dinâmicas ecológicas de populações, comunidades e ecossistemas são, na verdade, fruto de processos que operam na escala do indivíduo e emergem para escalas de organização

superiores (Bolnick *et al.* 2011; Chave 2013; de Roos & Persson 2013). Por exemplo, na prática, interações predador-presa se dão entre um indivíduo de predador e um indivíduo presa (*Figura 1b*). Apesar de a lógica por trás dessa abordagem ‘individualista’ ser um exercício intelectual interessante, ainda existem diversos questionamentos sobre sua real utilidade para nos ajudar a entender e prever sistemas naturais.

Um dos questionamentos frequentemente levantados, como já apresentado acima, é o fato de que incorporar variação individual em modelos ecológicos traz o custo inerente da complexidade (um *many-body problem* em ecologia). De fato, modelos analíticos tendem a intratabilidade conforme a variação intraespecífica é introduzida (de Roos & Persson 2013). Apesar disso, diversos estudos teóricos recentes têm revisitado modelos clássicos incorporando variabilidade ecológica não-aleatória entre indivíduos (Bolnick *et al.* 2011; Barabás & D'Andrea 2016; Hart, Schreiber & Levine 2016; Turcotte & Levine 2016; Snyder & Ellner 2018). Ainda, como vivemos na era dos supercomputadores, a utilização de modelos numéricos baseados-no-indivíduo tem popularizado rapidamente (DeAngelis & Grimm 2014; DeAngelis 2018). No entanto, a complexidade se manifesta mais clara em termos empíricos, uma vez que obter dados sólidos e temporalmente consistentes sobre atributos dos indivíduos (e.g. morfologia funcional, dieta, comportamento) aumenta substancialmente o esforço e tempo necessários em relação a estudos que descrevem atributos das espécies (Clark *et al.* 2007; Clark 2010; Dall *et al.* 2012). Um exemplo de ramo da ecologia que tem rapidamente progredido para incorporar variação no nível do indivíduo é a ecologia funcional ou ecologia de atributos (*trait-based ecology*). Apesar de inicialmente atributos funcionais serem vistos como úteis apenas quando variem mais entre do que dentro das espécies (McGill *et al.* 2006), é cada vez mais evidente que considerar explicitamente variações intraespecíficas pode alterar a nossa percepção de como espécies interagem e como comunidades são montadas (Siefert 2012; Violle *et al.* 2012; Messier *et al.* 2016; Li *et al.* 2017). De fato, aproximadamente 25% da variação total de atributos funcionais dentro de comunidades é encontrada dentro das espécies (Siefert *et al.* 2015).

Que indivíduos conspécíficos variam na natureza, ninguém questiona. Agora, a questão é o quão relevante essa variação é para avançarmos no entendimento de dinâmicas de comunidades. O quanto ganhamos de poder de explicação dos padrões naturais quando reduzimos nossa unidade de interesse para os indivíduos? Ainda estamos distantes de entender ao certo em que circunstâncias e tipos de problemas avançamos o conhecimento ao estudar a natureza sob a perspectiva dos indivíduos que a compõem. É curioso, e quase provocante, ver

que o secular chamado para a "*necessity of first determining empirically our units*" (i.e., ‘necessidade de primeiro determinar empiricamente nossas unidades’) em ecologia de comunidades (Tansley 1920) continua vívido na ecológica contemporânea. Lamento informar o leitor, mas essa tese não chega nem perto de resolver essa ambiciosa questão, que talvez pertença mais à esfera filosófica do que prática. Nos capítulos que se sucedem, nossa pequena contribuição é tentar aproximar o emergente corpo de teoria de variação individual de nicho (Bolnick *et al.* 2003) a algumas teorias clássicas em ecologia que supõem equivalência individual na natureza.

2. A variação individual de nicho

A teoria clássica de nicho é fundamentada nas diferenças ecológicas *entre* espécies para explicar padrões da biodiversidade (Chase & Leibold 2003). Ao eleger as espécies como escala de interesse, esse sólido corpo teórico supõe implicitamente que indivíduos de uma mesma população utilizam os mesmos recursos, nas mesmas proporções (*Figura 2a*) (Hutchinson 1957; Schoener 1989). Por exemplo, a maioria dos modelos de interações predador-presa, estrutura de teias tróficas (*Figura 1a*) e coexistência de espécies supõe que conspecíficos são ecologicamente idênticos. Entretanto, ecólogos têm sido forçados a reconsiderar essa suposição frente ao aumento sem precedentes no número de estudos documentando variação individual de nicho em diversos *taxa* ao longo dos últimos 15 anos. Muito provavelmente o principal gatilho para o despertar do interesse na ecologia trófica de indivíduos seja o trabalho seminal de Daniel I. Bolnick e colegas que cunhou o termo ‘*especialização individual*’ (Bolnick *et al.* 2003). Bolnick *et al.* definem um ‘*indivíduo especialista*’ como aquele cujo nicho é substancialmente menor do que o nicho de sua população por razões não atribuídas a seu sexo, idade ou grupos morfológicos discretos (e.g., polimorfismos). Em outras palavras, populações generalistas podem ser compostas por indivíduos heterogêneos que usam apenas uma parcela do leque total de recursos consumidos pela população como um todo (*Figura 2b*).

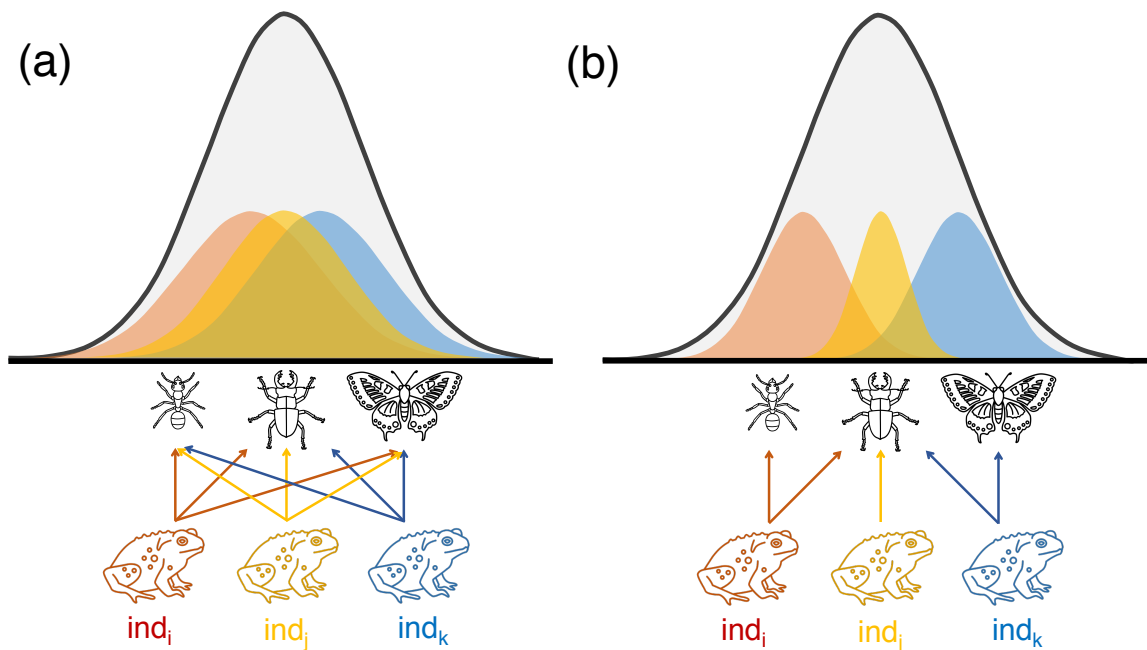


Figura 3. Representação conceitual de como os nichos tróficos dos indivíduos (curvas coloridas) podem se distribuir dentro do nicho da população (curva delimitada pela linha preta), que inclui três tipos diferentes de presas. (a) cenário suposto pela teoria clássica de nicho, onde as distribuições de uso de recursos dos indivíduos sobrepõem-se amplamente com a distribuição de uso de recursos da população; (b) cenário no qual indivíduos são especializados em determinados subconjuntos de recursos alimentares dentro da distribuição de uso de recursos da população.

É importante notar que uma parte substancial dos estudos subsequentes a Bolnick *et al.* (2003) buscou documentar a existência e quantificar o grau de variação interindividual no uso de recursos em populações naturais (Araújo, Bolnick & Layman 2011; Layman, Newsome & Crawford 2015). Sem dúvida, esse foi um passo fundamental para determinar a generalidade e prevalência dessa escala de variação de nicho na natureza, confirmando que virtualmente qualquer população animal, em maior ou menor grau, apresenta indivíduos que variam em sua dieta. Tendo isso estabelecido, naturalmente, o próximo passo é tentar entender as causas ecológicas que levam os nichos dos indivíduos a diferirem dentro de populações. Araújo e colegas (2011) avançaram nesse sentido ao utilizarem o arcabouço teórico de forrageamento ótimo (Stephens & Krebs 1986) para levantar os quatro principais fatores ecológicos moldando o grau de especialização individual, a saber: competição intraespecífica, competição interespecífica, oportunidade ecológica (i.e., diversidade de recursos disponíveis) e predação (Araújo, Bolnick & Layman 2011). Diversos estudos observacionais e experimentais têm testado o efeito específico desses fatores (principalmente competição intraespecífica e

oportunidade ecológica) sobre o grau de especialização individual de populações de uma determinada espécie, os quais, no geral, confirmam as previsões da teoria do forrageamento ótimo (e.g., Bolnick *et al.* 2007; Bolnick *et al.* 2010; Araújo & Costa-Pereira 2013; Evangelista *et al.* 2014; Kernaléguen *et al.* 2015; Newsome *et al.* 2015; Costa-Pereira *et al.* 2017). Apesar desses substanciais avanços na última década, é importante notar que até então os estudos focam primariamente em entender variação no grau de especialização individual entre populações de uma única espécie e no efeito específico de um ou dois dos fatores previstos como potenciais causas dessa variação individual.

Menos exploradas do que as causas ecológicas da especialização individual de nicho são suas consequências, as quais se ramificam num delta de possibilidades que começa com implicações para o próprio indivíduo. Surpreendentemente, poucos estudos empíricos investigaram se diferenças intrapopulacionais de nicho se traduzem em diferenças previsíveis de valor adaptativo (*fitness*) entre indivíduos (Cucherousset *et al.* 2011; Kernaléguen *et al.* 2016), apesar da importância dessa suposição em modelos clássicos de evolução do nicho (Van Valen 1965; Roughgarden 1972; Roughgarden 1979). Além disso, a variação de nicho entre conspecíficos pode diretamente afetar interações ecológicas entre espécies, o que, por sua vez, pode produzir efeitos relevantes em um contexto de comunidades (Bolnick *et al.* 2011; Violle *et al.* 2012). Por exemplo, variações intraespecíficas de nicho influenciam o arranjo de teias tróficas e a magnitude de suas forças de interação (Cantor *et al.* 2012; Melián *et al.* 2014; Svanbäck *et al.* 2015; Uiterwaal, Mares & DeLong 2017), o que tem implicações chave para a estabilidade de ecossistemas e manutenção de mutualismos (Gibert & DeLong 2017; Costa-Pereira *et al.* 2018b).

Um recente e promissor horizonte de implicações ecológicas da variação individual de nicho é seu papel na coexistência de espécies. A teoria moderna de coexistência prevê que a coexistência estável entre espécies competidoras depende de um balanço entre suas diferenças de nicho e habilidades competitivas (Chesson 2000). Entretanto, variações individuais de nicho podem igualar ou até mesmo exceder em termos de magnitude a variação entre espécies (Messier, McGill & Lechowicz 2010), sugerindo que o uso de parâmetros médios das espécies em modelos de coexistência possa não ser apropriado (Clark 2010; Bolnick *et al.* 2011; Violle *et al.* 2012). Especificamente, um corpo recente de teoria propõe que diferenças entre espécies competidoras quanto ao grau de variação intraespecífica de nicho podem ter um papel importante para a coexistência de espécies e manutenção da diversidade biológica (Barabás &

D'Andrea 2016; Hart, Schreiber & Levine 2016; Turcotte & Levine 2016). De modo breve, como diferenças intraespecíficas no uso de recursos tendem a reduzir a competição intraespecífica média experimentada por uma população, a espécie competidora com maior grau de variação intraespecíficas deve ser favorecida (Hart, Schreiber & Levine 2016). Entretanto, as tentativas de traduzir tais previsões teóricas sobre o efeito de variações individuais de nicho sobre a coexistência de espécies para o mundo empírico ainda continuam bastante incipientes (Hausch, Vamosi & Fox 2018).

É evidente, portanto, a existência de uma demanda emergente por entender variações individuais de nicho em um contexto de comunidades. O panorama atual da literatura que lida com os padrões, causas e consequências da variação individual de nicho é majoritariamente composto por estudos que investigam esse fenômeno dentro de uma única espécie alvo. Ironicamente, estudar a variação individual de nicho em uma única espécie é, de certo modo, uma abordagem baseada na escala de espécie, assim como a clássica teoria de nicho. De fato, raríssimos estudos quantificaram o grau de variação individual em múltiplas espécies que coexistem no espaço e no tempo (Araújo *et al.* 2007; Araújo *et al.* 2009; Faulks *et al.* 2015; Cloyd & Eason 2016), o que restringe muito a generalização desse prevalente fenômeno para contextos mais amplos, como as teorias de coexistência, teias tróficas e comunidades (Bolnick *et al.* 2011). Essa tese se insere nesse nicho, com o perdão do trocadilho e do clichê que vem logo a seguir. Não existe uma única espécie e, portanto, nenhum indivíduo sequer que não interaja com pelo menos outra espécie ao longo de seu ciclo de vida. Portanto, um entendimento completo da importância dos nichos individuais nas dinâmicas e processos ecológicos necessariamente passa pela elucidação dessas variações entre indivíduos em um contexto de múltiplas espécies que coexistem e interagem diretamente (e.g. dentro de uma guilda). Nesta tese, tento avançar nesse sentido ao estudar variações individuais de nicho em espécies congênicas de rãs que coexistem em áreas do Pantanal e seu entorno. Na sequência, apresento com mais detalhes esse interessante sistema de estudo.

3. Rãs do gênero *Leptodactylus* como sistema de estudo

Leptodactylus Fitzinger, 1826 é um rico gênero de rãs Neotropicais com 75 espécies atualmente descritas (Sá *et al.* 2014). Curiosamente, essas rãs não tem nome popular em português, mas em inglês são chamadas de *white-lipped frogs* ou, mais corretamente, *thin-toed frogs* [do grego *leptos* (fino) e *daktylos* (dedos)] (Caramaschi, de Sá & Heyer 2005). Como ‘rãs-de-dedos-finos’ me soa um

tanto quanto folclórico, preferi evitar uma tradução literal no texto que segue. Rãs *Leptodactylus* ocorrem em diversos tipos de ambientes ao longo de sua ampla distribuição nos trópicos americanos, ocupando desde áreas florestais úmidas até áreas abertas naturais (Pantanal, Caatinga, Cerrado, Chaco) e alteradas, como pastagens e plantações (Heyer 1969; Piatti & Souza 2011; Sá *et al.* 2014). São anuros de médio a grande porte (em comparação com outras espécies Neotropicais), de hábitos terrestres ou semiaquáticos e de atividade predominantemente noturna (Heyer 1969). Existe uma grande diversidade de modos reprodutivos dentro do gênero *Leptodactylus*, variando dentro de um gradiente com extremos reprodutivos terrestres e aquáticos. Ao longo desse gradiente de dependência de água para reprodução, existem alguns modos reprodutivos curiosos, como a deposição de ovos em ninhos de espuma sobre a água (para proteção a danos físicos e desidratação) (Prado, Uetanabaro & Lopes 2000; Prado *et al.* 2002) ou a construção de câmaras subterrâneas próximas a corpos d'água onde acontece o amplexo e a desova (Heyer 1969; Faggioni *et al.* 2017).

Nesta tese estudamos quatro espécies comuns em áreas do Pantanal e seu entorno: *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 (*Figura 3*), *Leptodactylus chaquensis* Cei, 1950 (*Figura 4*), *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (*Figura 5*) e *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) (*Figura 6*). De modo geral, essas espécies têm tamanhos corpóreos relativamente parecidos (*Figura 7*), se alimentam dos mesmos tipos de presas, utilizam estratégias de caça similares (geralmente, senta-e-espera), ocupam os mesmos diversos microhabitats para forrageamento (*Figura 8*) e tem períodos de atividade sobrepostos (Prado, Uetanabaro & Haddad 2005; Uetanabaro *et al.* 2008; Piatti & Souza 2011). Tal semelhança ecológica somada ao fato de que, comumente, mais de uma espécie de *Leptodactylus* coexistem sintopicamente em comunidades locais (e.g., margens de lagoas, *Figuras 9 e 10*), evoca uma duradoura questão em ecologia: como espécies similares, que utilizam os mesmos recursos, conseguem coexistir no espaço e no tempo (Hutchinson 1959; Hutchinson 1961). Nesta tese abordamos essa pergunta na perspectiva dos indivíduos, investigando os padrões, causas e consequências das diferenças tróficas entre indivíduos e entre espécies de *Leptodactylus* que coexistem.



Figura 3. *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894. Foto de Paulo R. de Souza.



Figura 4. Rã *Leptodactylus chaquensis* Cei, 1950. Foto de Matheus Moroti.



Figura 5. Rã *Leptodactylus fuscus*. Foto de Matheus Moroti.



Figura 6. Rã *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862). Foto de Matheus Moroti.

Na literatura, as espécies do gênero *Leptodactylus* são consideradas generalistas tróficas. Diversos estudos que analisaram a dieta de populações dessas rãs encontraram uma grande diversidade de tipos de presas consumidas, na maioria dos casos invertebrados (e.g., diversos

insetos, aracnídeos, diplópodes) mas, por vezes, pequenos vertebrados (e.g., anuros, pequenos mamíferos) (Rodrigues, Uetanabaro & Prado 2004; Piatti & Souza 2011; Sugai, Terra & Ferreira 2012; Costa-Pereira *et al.* 2015; Camurugi *et al.* 2017). Espero que, nas páginas que se sucedem, os leitores se convençam que apesar de as populações dessas rãs serem generalistas tróficas, os indivíduos são, em maior ou menor grau, especializados em determinados tipos de presas.

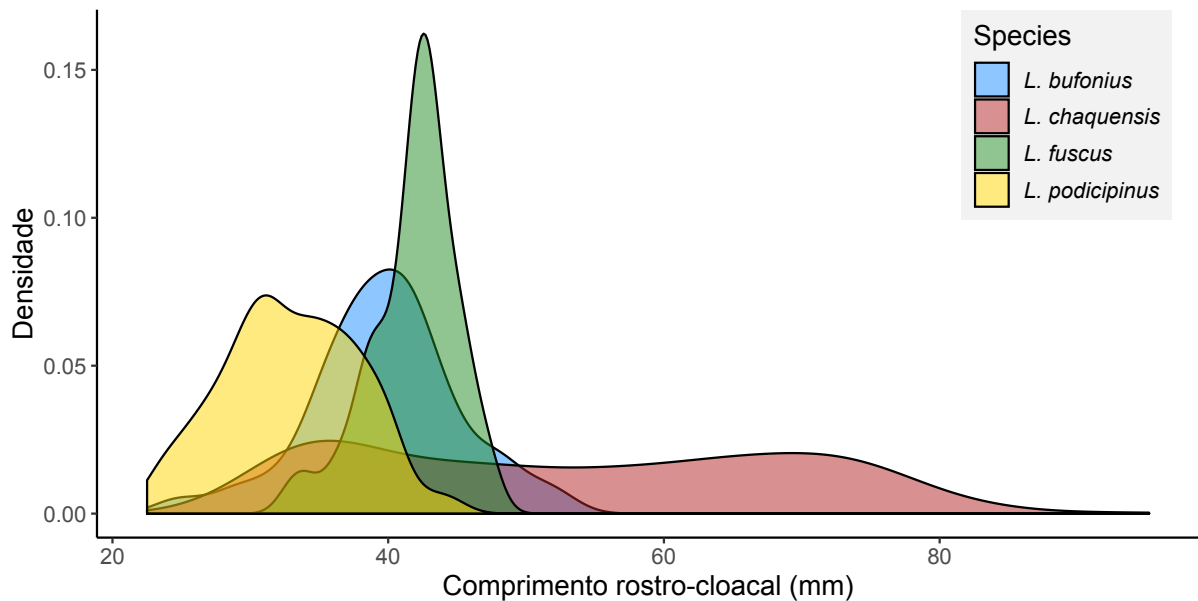


Figura 7. Distribuições do comprimento rostro-cloacal (mm) para as quatro espécies de rãs estudadas nessa tese: *Leptodactylus bufonius*, *L. chaquensis*, *L. fuscus* e *L. podicipinus*.

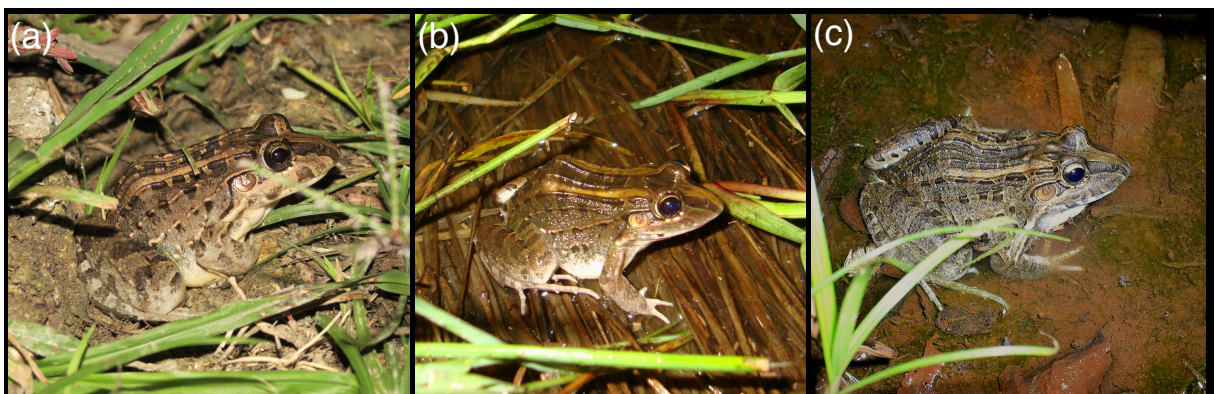


Figura 8. Indivíduos de *Leptodactylus chaquensis* em três distintos microhabitats de forrageamento: (a) em solo exposto, (b) sobre vegetação parcialmente submersa na margem de uma lagoa; (c) em água rasa na margem de uma poça. Fotos de Ana Cesquim Campos.

Apesar de o principal foco dessa tese não ser descrever a história natural de *Leptodactylus* no Pantanal e seu entorno, a qual é belamente documentada em diversos trabalhos (e.g., Prado, Uetanabaro & Lopes 2000; Prado *et al.* 2002; Rodrigues, Uetanabaro & Prado 2004; Prado & Haddad 2005; Prado, Uetanabaro & Haddad 2005; Sugai, Terra & Ferreira 2012), nossas

amostragens resultaram em ricas e, por vezes, surpreendentes informações sobre a dieta dessas rãs. Infelizmente, não dedicamos um capítulo desta tese para descrever esses resultados. Para tentar remediar um pouco tal injustiça, apresento a seguir uma breve descrição dos nossos achados quanto a dieta das quatro espécies que estudamos.



Figura 9. Uma das lagoas amostradas na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil.



Figura 10. Outra das lagoas amostradas, essa localizada na Fazenda Barranco Alto, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil.

4. O que comem essas rãs?

A resposta rápida é: **muita** coisa. Nas quatro espécies de *Leptodactylus* que estudamos, a largura da boca corresponde a quase totalidade da largura do próprio corpo desses animais (*Figura 11b*), o que significa que eles podem comer presas bastante grandes em relação a seu tamanho corpóreo. Isso se torna particularmente importante pelo fato de essas espécies de rãs não possuírem dentes capazes de despedaçar ou arrancar pedaços de suas presas, as quais tem que ser engolidas por inteiro. Aliás, o Capítulo 3 trata justamente dos determinantes do tamanho relativo de predadores e suas presas. Além de uma boca grande, as rãs que estudamos têm, conseqüentemente, também um estômago bastante volumoso. Muitas vezes, durante a dissecação desses animais eu me surpreendia com o tamanho das presas que eles conseguem ingerir, como outros anuros (*Figura 11b*), cigarras e até lagartos (*Figura 11e*). Bom, mas não só de banquetes vivem essas rãs. A maior parte das presas encontradas no conteúdo do trato digestivo era, relativamente, pequena. Por esse lado, estômagos grandes permitem que muitas presas sejam capturadas sem que os animais fiquem de barriga cheia (*Figura 11a*). Por exemplo, apenas no estômago de um único indivíduo de *L. chaquensis* cheguei a encontrar 110 presas!

Segue uma sucinta descrição das presas que encontramos na dieta das quatro espécies de *Leptodactylus* que estudei (*Figura 12*). No total, analisei o conteúdo do trato digestivo de 974 indivíduos (somente 3% deles estavam sem conteúdo estomacal), de onde consegui recuperar 6.172 presas (média de ~7 presas/indivíduo), pertencentes a 85 Famílias, e 32 Ordens taxonômicas (*Tabela 1*). As presas mais consumidas foram cupins, formigas e besouros (*Tabela 1*). Rãs comeram presas minúsculas (formigas, mosquitos) e gigantes (lagartos, rãs, cigarras); aquáticas (e.g. larvas de Odonata, besouros aquáticos, caramujos) e terrestres (cupins, formigas e besouros); que voam (vespas, mariposas), saltam (grilos e gafanhotos) e que rastejam (minhocas, diversas larvas); predadoras (louva-a-deus, aranhas) e consumidoras primárias (borboletas, cupins); apetitosas (camarões, caranguejos, peixes) e perigosas (escorpiões, lacraias) (*Figura 12*). Destaco também que essas rãs são, por vezes, canibais (*Figura 11b*) e predadoras intragilda (*Figura 13*), uma vez que encontramos sete espécies de anuros nos conteúdos estomacais.

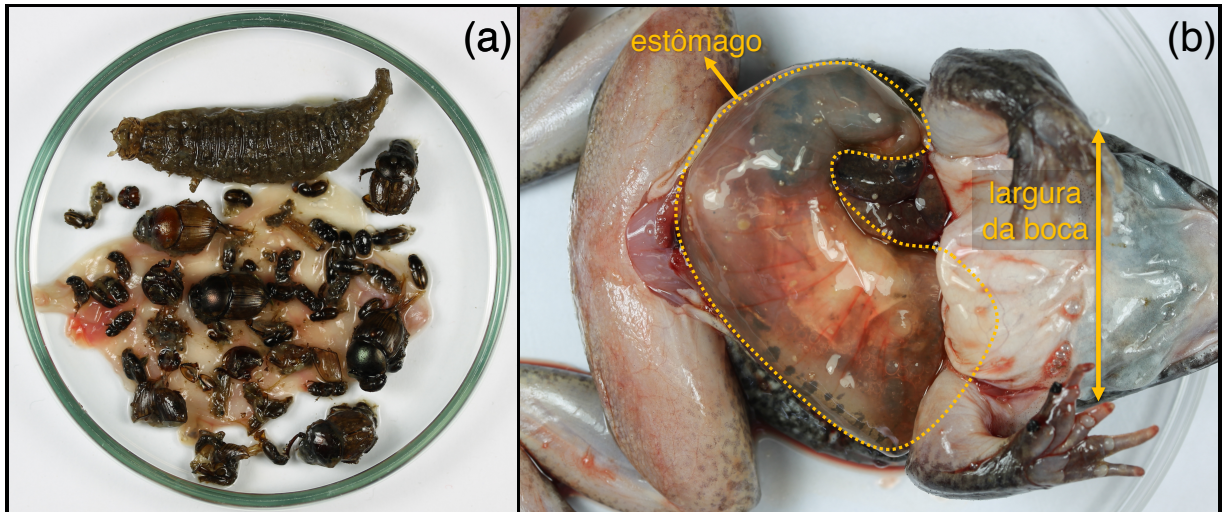


Figura 11. (a) Variedade de formas e tamanhos das presas encontradas no conteúdo estomacal de um indivíduo de *Leptodactylus chaquensis*. (b) Macho canibal de *L. chaquensis* com um conspecifico em seu estômago; detalhe para a largura da boca em relação à largura do corpo e para as volumosas dimensões do estômago (delineado pela linha amarela pontilhada).

Tabela 1. Dieta de quatro espécies do gênero *Leptodactylus* em áreas do Pantanal e entorno, representadas como o número de presas consumidas e respectivas porcentagens (entre parênteses) para cada uma das espécies. Apenas tipos de presas com mais de 0,1% de abundância são mostrados na tabela.

Tipo de presa	<i>L. chaquensis</i>	<i>L. podicipinus</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>L. bufonius</i>	Total
Isoptera	1328 (34,53)	87 (6,01)	107 (18,45)	13 (4,48)	1535 (24,9)
Coleoptera	764 (19,86)	426 (29,42)	91 (15,69)	65 (22,41)	1346 (21,8)
Formicidae	686 (17,84)	231 (15,95)	247 (42,59)	64 (22,07)	1228 (19,9)
Homoptera	251 (6,53)	116 (8,01)	30 (5,17)	20 (6,9)	417 (6,8)
Orthoptera	129 (3,35)	141 (9,74)	10 (1,72)	37 (12,76)	317 (5,1)
Larva de Coleoptera	171 (4,45)	78 (5,39)	35 (6,03)	23 (7,93)	307 (4,98)
Lepidoptera	113 (2,94)	129 (8,91)	6 (1,03)	14 (4,83)	262 (4,25)
Arachnida	116 (3,02)	81 (5,59)	18 (3,1)	17 (5,86)	232 (3,76)
Heteroptera	91 (2,37)	70 (4,83)	3 (0,52)	22 (7,59)	186 (3,02)
Diptera	61 (1,59)	40 (2,76)	9 (1,55)	6 (2,07)	116 (1,88)
Hymenoptera	47 (1,22)	13 (0,9)	14 (2,41)	2 (0,69)	76 (1,23)
Blattodea	17 (0,44)	21 (1,45)	0 (0)	4 (1,38)	42 (0,68)
Anura	21 (0,55)	2 (0,14)	0 (0)	1 (0,34)	24 (0,39)
Gastropoda	8 (0,21)	5 (0,34)	2 (0,34)	0 (0)	15 (0,24)
Diplopoda	6 (0,16)	0 (0)	1 (0,17)	0 (0)	7 (0,11)
Chilopoda	2 (0,05)	2 (0,14)	2 (0,34)	1 (0,34)	7 (0,11)
Trichoptera	3 (0,08)	2 (0,14)	2 (0,34)	0 (0)	7 (0,11)
Brachyura	4 (0,1)	1 (0,07)	1 (0,17)	0 (0)	6 (0,1)
Mantodea	3 (0,08)	2 (0,14)	0 (0)	1 (0,34)	6 (0,1)

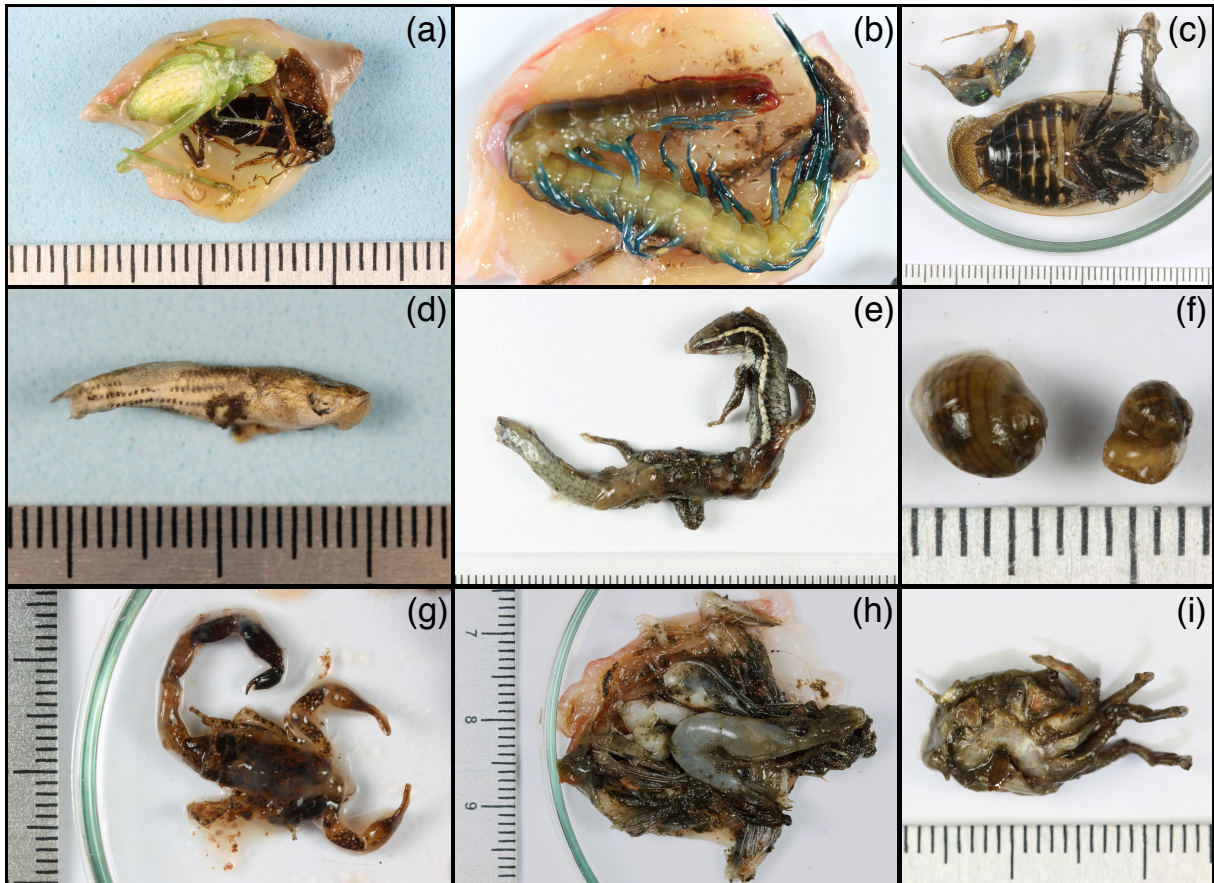


Figura 12. Algumas das presas do variado menu de rãs do gênero *Leptodactylus*; (a) Esperança (Orthoptera, Tettigoniidae) e barata (Blattodea), (b) lacraia (Chilopoda, Scolopendromorpha), (c) Cincidela (Cicindelidae) e barata (Blattodea), (d) peixe, provavelmente *Rivulus* sp., (e) lagarto-de-cauda-azul (infelizmente, sem a cauda azul) *Micrablepharus maximiliani* (Sauria, Gymnophthalmidae), (f) Mollusca, Gastrópoda; (g) escorpião (Arachnida, Scorpiones), (h) camarões (Crustacea, Decapoda), e (i) caranguejos (Crustacea, Brachyura). Marcações maiores e menores na régua representam centímetros e milímetros, respectivamente.

5. Objetivos e estrutura da tese

Nesta tese busco entender os padrões, causas e consequências da variação individual de nicho em espécies que coexistem. De modo geral, mensuramos o nicho de indivíduos e populações considerando a identidade taxonômica e o tamanho corpóreo das presas consumidas, bem como isótopos estáveis de carbono e nitrogênio das presas e consumidores. Especificamente, tratamos dos seguintes temas nos capítulos que compõem esta tese:

Capítulo 1. Descrevemos os padrões de variação individual de nicho trófico entre espécies e comunidades e investigamos o efeito das quatro principais forças ecológicas apontadas pela teoria como determinantes do grau de variação individual de nicho (Costa-Pereira *et al.* 2018c).

Capítulo 2. Nesse capítulo, que talvez seja a ovelha negra da tese, nos afastamos um pouco da teoria de especialização individual *per se* e investigamos como uma importante propriedade de teias tróficas, o tamanho relativo de predadores em relação a suas presas (*predator-prey size ratio*, PPSR), varia entre e dentro de populações ao longo de gradientes ecológicos (Costa-Pereira *et al.* 2018a).

Capítulo 3. O principal foco desse capítulo é entender os fatores que moldam o nicho trófico e a sobreposição entre nichos de espécies que coexistem ao longo de gradientes ecológicos. Para isso, usamos um método recentemente proposto para modelar nichos em múltiplas dimensões que explicitamente incorpora variação intra- e interindividual de nicho (Ingram, Costa-Pereira & Araújo 2018).

Capítulo 4. O último capítulo é destinado a entender as ainda pouco exploradas consequências ecológicas e evolutivas da variação individual de nicho. Especificamente, investigamos como a consistência trófica individual ao longo dos meses que precedem a reprodução afeta a subsequente aptidão reprodutiva e somática individual.



Figura 13. Macho adulto de *Leptodactylus chaquensis* predando um adulto de *Physalaemus centralis* nas margens de uma lagoa em Jardim, Mato Grosso do Sul, Brasil. Foto de Raul Costa Pereira.

6. Referências

- Araújo, M.S., Bolnick, D.I. & Layman, C.A. (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, **14**, 948-958.
- Araújo, M.S., Bolnick, D.I., Martinelli, L.A., Giaretta, A.A. & Dos Reis, S.F. (2009) Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 848-856.
- Araújo, M.S. & Costa-Pereira, R. (2013) Latitudinal gradients in intraspecific ecological diversity. *Biology Letters*, **9**, 20130778.
- Araújo, M.S., dos Reis, S.F., Giaretta, A.A., Machado, G. & Bolnick, D.I. (2007) Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Copeia*, **2007**, 855-865.
- Barabás, G. & D'Andrea, R. (2016) The effect of intraspecific variation and heritability on community pattern and robustness. *Ecology Letters*, **19**, 977-986.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C. & Vasseur, D.A. (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 183-192.
- Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L.K., Lau, O.L. & Paull, J.S. (2010) Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **277**, 1789-1797.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Araújo, M.S. & Persson, L. (2007) Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 10075-10079.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, **161**, 1-28.
- Camurugi, F., Magalhães, F.d.M., Campos de Queiroz, M.H., Sena de Oliveira Pereira, T.C., Tavares-Bastos, L., Lopes-Marinho, E.d.S., Neves, J.M.M. & Garda, A.A. (2017) Reproduction, Sexual Dimorphism, and Diet of *Leptodactylus chaquensis* (Anura, Leptodactylidae) in Northeastern Brazil. *Herpetological Conservation and Biology*, **12**, 498-508.
- Cantor, M., Pires, M.M., Longo, G.O., Guimarães, P.R. & Setz, E.Z.F. (2012) Individual variation in resource use by opossums leading to nested fruit consumption. *Oikos*, **122**, 1085-1093.
- Caramaschi, U., de Sá, R.O. & Heyer, W.R. (2005) Common names for the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Herpetological Review*, **36**, 119-120.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chave, J. (2013) The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology Letters*, **16**, 4-16.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343-366.
- Clark, J.S. (2010) Individuals and the Variation Needed for High Species Diversity in Forest Trees. *Science*, **327**, 1129-1132.
- Clark, J.S., Dietze, M., Chakraborty, S., Agarwal, P.K., Ibanez, I., LaDeau, S. & Wolosin, M. (2007) Resolving the biodiversity paradox. *Ecology Letters*, **10**, 647-659.

- Cloyed, C.S. & Eason, P.K. (2016) Different ecological conditions support individual specialization in closely related, ecologically similar species. *Evolutionary Ecology*, **30**, 379-400.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M.S., Olivier, R.d.S., Souza, F.L. & Rudolf, V.H.W. (2018a) Prey Limitation Drives Variation in Allometric Scaling of Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist*, **192**, E139-E149.
- Costa-Pereira, R., Lucas, C., Crossa, M., Anderson, J.T., Albuquerque, B.W., Dary, E.P., Piedade, M.T.F., Demarchi, L.O., Rebouças, E.R., Costa, G.d.S., Galetti, M. & Correa, S.B. (2018b) Defaunation shadow on mutualistic interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **115**, E2673-E2675.
- Costa-Pereira, R., Rudolf, V.H.W., Souza, F.L. & Araújo, M.S. (2018c) Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology*, **87**, 1452-1464.
- Costa-Pereira, R., Sugai, J.L.M., Duleba, S., Sugai, L.S.M., Terra, J. & de Souza, F.L. (2015) Predation on *Physalaemus centralis* by *Leptodactylus chaquensis*. *Herpetology Notes*, **8**, 345-346.
- Costa-Pereira, R., Tavares, L.E.R., de Camargo, P.B. & Araújo, M.S. (2017) Seasonal population and individual niche dynamics in a tetra fish in the Pantanal wetlands. *Biotropica*, **49**, 531-538.
- Cucherousset, J., Acou, A., Blanchet, S., Britton, J.R., Beaumont, W.R.C. & Gozlan, R.E. (2011) Fitness consequences of individual specialisation in resource use and trophic morphology in European eels. *Oecologia*, **167**, 75-84.
- Dall, S.R.X., Bell, A.M., Bolnick, D.I. & Ratnieks, F.L.W. (2012) An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, **15**, 1189-1198.
- de Roos, A.M. & Persson, L. (2013) *Population and community ecology of ontogenetic development*. Princeton University Press.
- DeAngelis, D.L. (2018) *Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems*. CRC Press.
- DeAngelis, D.L. & Grimm, V. (2014) Individual-based models in ecology after four decades. *F1000prime reports*, **6**.
- Durrett, R. & Levin, S. (1994) The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, **46**, 363-394.
- Evangelista, C., Boiche, A., Lecerf, A. & Cucherousset, J. (2014) Ecological opportunities and intraspecific competition alter trophic niche specialization in an opportunistic stream predator. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 1025-1034.
- Evans, M.R., Grimm, V., Johst, K., Knuuttila, T., de Langhe, R., Lessells, C.M., Merz, M., O'Malley, M.A., Orzack, S.H., Weisberg, M., Wilkinson, D.J., Wolkenhauer, O. & Benton, T.G. (2013) Do simple models lead to generality in ecology? *Trends in Ecology & Evolution*, **28**, 578-583.
- Faggioni, G., Souza, F., Uetanabaro, M., Landgref-Filho, P., Furman, J. & Prado, C. (2017) Reproductive biology of the nest building vizcacheras frog *Leptodactylus bufonius* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), including a description of unusual courtship behaviour. *Herpetological Journal*, **27**, 73-80.
- Faulks, L., Svanbäck, R., Ragnarsson-Stabo, H., Eklöv, P. & Östman, Ö. (2015) Intraspecific Niche Variation Drives Abundance-Occupancy Relationships in Freshwater Fish Communities. *The American Naturalist*, **186**, 272-283.
- Gibert, J.P. & DeLong, J.P. (2017) Phenotypic variation explains food web structural patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **114**, 11187-11192.

- Hart, S.P., Schreiber, S.J. & Levine, J.M. (2016) How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters*, **19**, 825-838.
- Hausch, S., Vamosi, S.M. & Fox, J.W. (2018) Effects of intraspecific phenotypic variation on species coexistence. *Ecology*, **99**, 1453-1462.
- Heyer, W.R. (1969) The Adaptive Ecology of the Species Groups of the Genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, **23**, 421-428.
- Holling, C.S. (1966) The strategy of building models of complex ecological systems. *Systems analysis in ecology*, 195-214.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.
- Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, **93**, 145-159.
- Hutchinson, G.E. (1961) The Paradox of the Plankton. *The American Naturalist*, **95**, 137-145.
- Ingram, T., Costa-Pereira, R. & Araújo, M.S. (2018) The dimensionality of individual niche variation. *Ecology*, **99**, 536-549.
- Kernaléguen, L., Arnould, J.P.Y., Guinet, C. & Cherel, Y. (2015) Determinants of individual foraging specialization in large marine vertebrates, the Antarctic and subantarctic fur seals. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 1081-1091.
- Kernaléguen, L., Cherel, Y., Guinet, C. & Arnould, J.P.Y. (2016) Mating success and body condition not related to foraging specializations in male fur seals. *Royal Society Open Science*, **3**.
- Lawton, J.H. (1999) Are There General Laws in Ecology? *Oikos*, **84**, 177-192.
- Layman, C.A., Newsome, S.D. & Crawford, T.G. (2015) Individual-level niche specialization within populations: emerging areas of study. *Oecologia*, **178**, 1.
- Li, Y., Shipley, B., Price, J.N., Dantas, V.d.L., Tamme, R., Westoby, M., Siefert, A., Schamp, B.S., Spasojevic, M.J., Jung, V., Laughlin, D.C., Richardson, S.J., Bagousse-Pinguet, Y.L., Schöb, C., Gazol, A., Prentice, H.C., Gross, N., Overton, J., Cianciaruso, M.V., Louault, F., Kamiyama, C., Nakashizuka, T., Hikosaka, K., Sasaki, T., Katabuchi, M., Frenette Dussault, C., Gaucherand, S., Chen, N., Vandewalle, M. & Batalha, M.A. (2017) Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. *Journal of Ecology*, **106**, 1001-1009.
- MacArthur, R.H. (1972) *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.
- May, R.M. (2001) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton university press.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 178-185.
- Melián, C.J., Baldó, F., Matthews, B., Vilas, C., González-Ortegón, E., Drake, P. & Williams, R.J. (2014) Individual Trait Variation and Diversity in Food Webs. *Advances in Ecological Research* (eds J. Moya-Laraño, J. Rowntree & G. Woodward), pp. 207-241. Academic Press.
- Messier, J., McGill, B.J., Enquist, B.J. & Lechowicz, M.J. (2017) Trait variation and integration across scales: is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, **40**, 685-697.
- Messier, J., McGill, B.J. & Lechowicz, M.J. (2010) How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, **13**, 838-848.

- Miller, T.E. & Rudolf, V.H. (2011) Thinking inside the box: community-level consequences of stage-structured populations. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**, 457-466.
- Newsome, S.D., Tinker, M.T., Gill, V.A., Hoyt, Z.N., Doroff, A., Nichol, L. & Bodkin, J.L. (2015) The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. *Oecologia*, **178**, 45-59.
- Piatti, L. & Souza, F. (2011) Diet and resource partitioning among anurans in irrigated rice fields in Pantanal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **71**, 653-661.
- Prado, C.P.A. & Haddad, C.F.B. (2005) Size-Fecundity Relationships and Reproductive Investment in Female Frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. *The Herpetological Journal*, **15**, 181-189.
- Prado, C.P.d.A., Uetanabaro, M. & Haddad, C.F. (2005) Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **26**, 211-221.
- Prado, C.P.d.A., Uetanabaro, M., Haddad, C.F.B. & Guyer, C. (2002) Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia*, **2002**, 1128-1133.
- Prado, C.P.d.A., Uetanabaro, M. & Lopes, F.S. (2000) Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, 135-139.
- Rodrigues, D.d.J., Uetanabaro, M. & Prado, C.P.A. (2004) Seasonal and ontogenetic variation in diet composition of *Leptodactylus podicipinus* (Anura, Leptodactylidae) in the southern Pantanal, Brazil. *Revista española de herpetología*, **18**, 19-28.
- Roughgarden, J. (1972) Evolution of niche width. *American Naturalist*, 683-718.
- Roughgarden, J. (1979) *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan, New York.
- Rudolf, V.H., Rasmussen, N.L., Dibble, C.J. & Van Allen, B.G. (2014) Resolving the roles of body size and species identity in driving functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **281**, 20133203.
- Sá, R.O.d., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponssa, M.L. & Stanley, E. (2014) 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-S100.
- Schoener, T.W. (1989) The ecological niche. *Ecological concepts* (ed. J.M. Cherrett), pp. 79-113. Blackwell, Oxford.
- Siefert, A. (2012) Incorporating intraspecific variation in tests of trait-based community assembly. *Oecologia*, **170**, 767-775.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B. & Cianciaruso, M.V. (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, **18**, 1406-1419.
- Šizling, A.L., Storch, D., Šizlingová, E., Reif, J. & Gaston, K.J. (2009) Species abundance distribution results from a spatial analogy of central limit theorem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 6691.
- Snyder, R.E. & Ellner, S.P. (2018) Pluck or Luck: Does Trait Variation or Chance Drive Variation in Lifetime Reproductive Success? *The American Naturalist*, **191**, E90-E107.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press.

- Storch, D., Keil, P. & Jetz, W. (2012) Universal species–area and endemics–area relationships at continental scales. *Nature*, **488**, 78.
- Sugai, J.L.M.M., Terra, J.d.S. & Ferreira, V.L. (2012) Diet of *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) in the Pantanal of Miranda river, Brazil. *Biota Neotropica*, **12**, 99-104.
- Svanbäck, R., Quevedo, M., Olsson, J. & Eklöv, P. (2015) Individuals in food webs: the relationships between trophic position, omnivory and among-individual diet variation. *Oecologia*, **178**, 103-114.
- Tansley, A.G. (1920) The Classification of Vegetation and the Concept of Development. *Journal of Ecology*, **8**, 118-149.
- Thompson, D.W. (1907) The history of animals—Aristotle. *London: John Bell*.
- Turcotte, M.M. & Levine, J.M. (2016) Phenotypic Plasticity and Species Coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, **31**, 803-813.
- Uetanabaro, M., Prado, C.P.d.A., Rodrigues, D.d.J., Gordo, M. & Campos, Z. (2008) *Field guide to the anurans of the Pantanal and surrounding Cerrados*. Editora UFMS, Campo Grande, MS.
- Uiterwaal, S.F., Mares, C. & DeLong, J.P. (2017) Body size, body size ratio, and prey type influence the functional response of damselfly nymphs. *Oecologia*.
- Van Valen, L. (1965) Morphological Variation and Width of Ecological Niche. *The American Naturalist*, **99**, 377-390.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V. & Messier, J. (2012) The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 244-252.
- West, G.B., Brown, J.H. & Enquist, B.J. (1997) A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. *Science*, **276**, 122.

Conclusão geral

Ao longo dos quatro capítulos que compõem esta tese, estudei como e por que indivíduos de uma mesma espécie, que habitam o mesmo local, diferem no uso de recursos; bem como quais são as consequências ecológicas desse fenômeno. Mais do que documentar novos exemplos de variação individual de nicho em populações naturais, o que parece ser um fato incontestável na literatura atual (Araújo, Bolnick & Layman 2011; Layman, Newsome & Crawford 2015), demos um passo adiante ao elucidar padrões, causas e consequências da diversidade ecológica entre indivíduos em um contexto de múltiplas espécies que coexistem, aliando abordagens modernas e clássicas da teoria de nicho e de comunidades (Hutchinson 1957; Chesson 2000; Bolnick, Doebeli & Houle 2003).

No primeiro capítulo (Costa-Pereira *et al.* 2018b), elucidamos os mecanismos ecológicos que levam à variação de nicho entre indivíduos dentro de e entre espécies que coexistem. Pela primeira vez na literatura, conseguimos medir e testar simultaneamente os efeitos relativos dos quatro fatores ecológicos propostos pela teoria como causas importantes de especialização individual: competição intraespecífica, competição interespecífica, oportunidade ecológica e predação. Supreendentemente, encontramos que a especialização dos nichos individuais dentro e entre espécies é dependente do contexto ecológico ao longo desses gradientes, o que resulta na ausência de uma hierarquia consistente de especialização individual entre as espécies de rãs que estudamos. Já que diferenças no grau de variação individual de nicho entre espécies que coexistem levam a vantagens competitivas (Hart, Schreiber & Levine 2016), nossos resultados sugerem que gradientes ecológicos criam um mosaico de interações competitivas flexíveis na paisagem, o que tem potencial para afetar não somente padrões locais, mas também regionais de diversidade.

No segundo capítulo (Costa-Pereira *et al.* 2018a), mostramos que a intrigante variação no tamanho de predadores em relação a suas presas observada em diversas teias tróficas naturais pode não ser simplesmente ‘ruído’, como comumente é tratado na literatura. Nossos resultados sugerem que gradientes de limitação de presas são reguladores chave não somente da alometria de interações tróficas, mas também de sua variância intrapopulacional, o que é consistente com as previsões da Teoria do Forrageamento Ótimo. Ao mostrar que interações tróficas não seguem uma constante alométrica única, mas variam de forma previsível, nossos

resultados desafiam paradigmas das sólidas teorias metabólica e de teias alimentares, além de contribuir para um entendimento mais mecanístico das forças que estruturam as interações entre predadores e presas na natureza.

No terceiro capítulo, investigamos como os nichos de populações que coexistem variam e se sobrepõem em uma perspectiva multidimensional. Afinal, por definição, nichos são multidimensionais. Aplicamos um método recentemente proposto para modelar os componentes do nicho considerando variações intra- e interindividuais simultaneamente em duas dimensões. Como esperado pela teoria clássica de nicho, encontramos que populações em comunidades com maior diversidade de recursos disponíveis e menor número de potenciais espécies competidoras expandiram seus nichos. Contraintuitivamente, à primeira vista, nossos resultados sugerem que o generalismo trófico pode constituir uma estratégia para diminuir o grau de sobreposição de nicho relativo entre competidores, trazendo uma nova perspectiva à antiga questão de como tantas espécies generalistas conseguem coexistir em comunidades tropicais.

No quarto e último capítulo, investigamos se a variação individual de nicho resulta em diferenças intrapopulacionais de valor adaptativo. Especificamente, estudamos como a consistência trófica ao longo dos meses que antecedem a reprodução das rãs afeta a subsequente aptidão reprodutiva e somática de indivíduos. Curiosamente, as rãs tiveram dietas mais temporalmente consistentes do que seria esperado ao acaso, sugerindo que demandas conflitantes na busca, captura ou digestão de diferentes tipos de presas limitam a mudança temporal de dieta. Entretanto, aqueles indivíduos que conseguiram mudar mais suas dietas ao longo do tempo apresentaram maior investimento reprodutivo, melhor condição corpórea e menor carga parasitária. Esses resultados constituem um passo importante para entender como variações de valor adaptativo intrapopulacionais emergem a partir de decisões individuais de forrageio em comunidades naturais, o que pode ter implicações importantes para a teoria de coexistência de espécies.

Em conclusão, acredito que esta tese contribui para o entendimento (i) dos mecanismos que moldam diferenças de nicho trófico entre indivíduos e entre espécies que coexistem ao longo de gradientes ecológicos, bem como (ii) das implicações ecológicas desse fenômeno para a sobreposição interespecífica de nicho, coexistência de espécies e diferenças intrapopulacionais de valor adaptativo. Além disso, propomos algumas abordagens metodológicas novas que poderão ser úteis em posteriores estudos de redes tróficas, ecologia

isotópica e variação individual de dieta *per se*. Futuros estudos no sistema das rãs *Leptodactylus* poderão ajudar a esclarecer algumas hipóteses que foram levantadas ao longo dessa tese. Destaco três linhas que considero promissoras. Primeiro, seria interessante investigar os potenciais mecanismos biomecânicos, comportamentais e/ou fisiológicos subjacentes à variação individual de nicho. Segundo, um experimento para quantificar a magnitude relativa de competição intra- *vs.* interespecífica na presença de variação individual poderia estabelecer ligações mais sólidas entre os resultados do primeiro capítulo e as ideias da teoria moderna de coexistência. Por fim, mas não menos importante, como sugerimos no capítulo quatro, seria promissor investigar como a magnitude da variação de nicho dentro de populações se relaciona com o valor adaptativo entre populações, o que também poderia aproximar os resultados do primeiro e quarto capítulos ao ferramental teórico da abordagem moderna de coexistência. Espero que os resultados desta tese estimulem pesquisadores a buscar entender como características e decisões de indivíduos reverberam em dinâmicas de populações, comunidades e ecossistemas.

Fim.

Referências

- Araújo, M.S., Bolnick, D.I. & Layman, C.A. (2011) The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, **14**, 948-958.
- Bolnick, D.I., Doebeli, M. & Houle, D. (2003) Sexual dimorphism and adaptive speciation: two sides of the same ecological coin. *Evolution*, **57**, 2433-2449.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 343-366.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M.S., Olivier, R.d.S., Souza, F.L. & Rudolf, V.H.W. (2018a) Prey Limitation Drives Variation in Allometric Scaling of Predator-Prey Interactions. *The American Naturalist*, **192**, E139-E149.
- Costa-Pereira, R., Rudolf, V.H.W., Souza, F.L. & Araújo, M.S. (2018b) Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology*, **87**, 1452-1464.
- Hart, S.P., Schreiber, S.J. & Levine, J.M. (2016) How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters*, **19**, 825-838.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415-427.
- Layman, C.A., Newsome, S.D. & Crawford, T.G. (2015) Individual-level niche specialization within populations: emerging areas of study. *Oecologia*, **178**, 1.



unesp 

UNESP RIO CLARO

60 ANOS
1958 . 2018

 **FAPESP**