
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA)**

**ECOLOGIA ALIMENTAR DAS QUATRO
ESPÉCIES DOMINANTES DA ANUROFAUNA
DE SERAPILHEIRA EM UM GRADIENTE
ALTITUDINAL NA ILHA DE SÃO SEBASTIÃO, SP**

RICARDO DA SILVA RIBEIRO

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 (Área de Concentração: Zoologia).

Agosto - 2006

**ECOLOGIA ALIMENTAR DAS QUATRO
ESPÉCIES DOMINANTES DA ANUROFAUNA
DE SERAPILHEIRA EM UM GRADIENTE
ALTITUDINAL NA ILHA DE SÃO SEBASTIÃO, SP**

RICARDO DA SILVA RIBEIRO

Orientador: Prof. Dr. CÉLIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD

**Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Julio de
Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para
a obtenção do título de Mestre em Ciências
Biológicas (Área de Concentração: Zoologia)**

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Agosto de 2006**

A Júlia Caram Sfair,
Minha grande parceira intelectual
e menina mais maravilhosa que já conheci

A Fátima Maria de Souza,
Que me abriu as portas
do maravilhoso mundo da herpetologia

A minha família,
especialmente a meus pais,
por tudo, e acima de tudo

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Dentre outras pessoas, das quais não me recordo no momento e às quais apresento minhas desculpas e agradeço da mesma forma, agradeço especialmente:

- Ao Prof. Dr. Célio Fernando Baptista Haddad, pela orientação e amizade.
- À Prof^a. Dr^a. Denise de Cerqueira Rossa-Feres, pelas sugestões valiosíssimas ao longo do desenvolvimento desta pesquisa e pela gentileza em aceitar o convite para a banca de avaliação, mas cuja presença foi impedida por problemas burocráticos.
- Ao Prof. Dr. Marcio Martins, pela orientação de minha iniciação científica, que foi o embrião do presente trabalho e pela gentileza em aceitar o convite para a banca de avaliação, substituindo a Prof^a. Dr^a. Denise, apesar de não poder fazê-lo devido a problemas burocráticos.
- Ao Prof. Dr. Augusto Shinya Abe, pelas sugestões valiosas e pela gentileza em aceitar o convite para a banca de avaliação, substituindo o Prof. Dr. Marcio.
- Ao Dr. Ricardo Jannini Sawaya, responsável maior pelo sucesso deste trabalho, pela verdadeira parceria ao longo de toda a presente pesquisa e durante os últimos cinco anos, e pela gentileza em participar da banca de avaliação.
- Ao curso de Pós-Graduação em Zoologia da Unesp de Rio Claro por facilitar ao máximo a conclusão deste trabalho em todas as suas fases, com sua estrutura excepcionalmente desburocratizada.
- A Luís Giasson, pelas sugestões úteis, pela ajuda com a estatística e a bibliografia, e pela amizade e apoio durante todo o curso.

- A Felipe Toledo, pelas sugestões, amizade e parceria.
- A João Giovanelli, pelas sugestões e ajuda nas análises estatísticas.
- À Cynthia Prado, Juliana Zina e André Antunes pelas sugestões durante o desenvolvimento deste estudo e pelo companheirismo ao longo dos últimos vinte e seis meses.
- A Glauco Machado, pelas inúmeras e frutíferas discussões na fase unicampista deste trabalho e pela ajuda na coleta de dados.
- A Rafael Raimundo, quem primeiro me sugeriu o tema desta pesquisa e me auxiliou em seu início.
- À querida Julia, sem cuja amizade, carinho e apoio eu teria ficado louco antes de concluir esta pesquisa.
- Aos meus amigos “de Campinas” – Jung, Ana Carolina, Roberta Bonaldo, João Paulo, Luiz Fernando, Gisele, André, Andres – pelas sugestões e especialmente pelo carinho e pela paciência em me ouvir reclamar da vida durante os últimos sete anos.
- Ao pessoal que compartilhou um teto comigo nesta cidade, especialmente a Andriago, Leandro e Lekel pela amizade, apoio e companheirismo.
- Ao pessoal do Museu de História Natural “Prof. Adão José Cardoso” do Instituto de Biologia da Unicamp, principalmente à secretária Fátima e à bióloga Beth, pelo apoio e amizade ao longo dos últimos sete anos.
- A Juventino Baptista e Aparecida, meus pais, minha vida, pelo apoio e carinho desde sempre.
- À Ana Aparecida, Jair, Heitor, Rinaldo, René e Sirley, meus irmãos, pelo carinho e apoio desde sempre.

- À Orvinda e Geni, minhas segunda e terceira mães, pelo carinho e apoio desde sempre.

ÍNDICE

	Página
1. RESUMO	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUÇÃO	3
4. MATERIAL E MÉTODOS	7
4.1. Local de estudo e metodologia de amostragem	7
4.2. Dieta e tamanho corporal	11
4.3. Análises estatísticas	12
5. RESULTADOS	15
5.1. Densidade e distribuição altitudinal das quatro espécies	15
5.2. Ecologia alimentar de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	17
5.2.1. Dieta	17
5.2.2. Morfometria dos predadores	22
5.2.3. Variação na dieta entre machos e fêmeas e entre adultos e jovens	23
5.2.4. Relações de tamanho entre presas e predadores	27
5.2.5. Análises de nicho alimentar e sobreposição de tamanhos	28
5.3. Ecologia alimentar de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	30
5.3.1. Dieta	30
5.3.2. Morfometria dos predadores	35
5.3.3. Variação na dieta entre machos e fêmeas e entre adultos e jovens	35
5.3.4. Relações de tamanho entre presas e predadores	39
5.3.5. Análises de nicho alimentar e sobreposição de tamanhos	40
5.4. Ecologia alimentar de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	42
5.4.1. Dieta	42
5.4.2. Morfometria dos predadores	48
5.4.3. Variação na dieta entre machos e fêmeas e entre adultos e jovens	49
5.4.4. Relações de tamanho entre presa e predador	53
5.4.5. Análises de nicho alimentar e sobreposição de tamanhos	55
5.5. Ecologia alimentar de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	57
5.5.1. Dieta	57
5.5.2. Morfometria dos predadores	62
5.5.3. Variação na dieta entre machos e fêmeas e entre adultos e jovens	63

5.5.4. Relações de tamanho entre presa e predador	67
5.5.5. Análises de nicho alimentar e sobreposição de tamanhos	69
5.6. Ecologia alimentar comparativa	
de <i>Eleutherodactylus parvus</i> e <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>).....	70
5.6.1. Dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	
na ausência de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	70
5.6.2. Dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	
na presença de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	71
5.6.3. Variação na dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	
na presença e na ausência de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	73
5.6.4. Morfometria comparativa entre os predadores	74
5.6.5. Diferenças entre as dietas	
de <i>Eleutherodactylus parvus</i> e <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	74
5.6.6. Análises de nicho alimentar e sobreposição de tamanhos	76
5.7. Ecologia alimentar comparativa de <i>Eleutherodactylus parvus</i> ,	
juvenis de <i>E. binotatus</i> e <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	77
5.7.1. Dieta de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	
na ausência de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	78
5.7.2. Dieta de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	
na presença de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	78
5.7.3. Variação na dieta de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	
na presença e na ausência de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	80
5.7.4. Dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	
na ausência de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	81
5.7.5. Dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	
na presença de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	81
5.7.6. Variação na dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	
na presença de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	83
5.7.7. Dietas de <i>Eleutherodactylus parvus</i> , de juvenis de <i>E. binotatus</i>	
e de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	84
5.7.8. Morfometria comparativa entre os predadores	85
5.7.9. Diferenças entre as dietas de <i>Eleutherodactylus parvus</i> ,	
juvenis de <i>E. binotatus</i> e <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	88

5.7.10. Análises de nicho alimentar e sobreposição de tamanhos	90
6. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES	90
6.1. Discussão dos métodos	91
6.2. Ecologia alimentar de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	93
6.3. Ecologia alimentar de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	98
6.4. Ecologia alimentar de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	101
6.5. Ecologia alimentar de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	105
6.6. Ecologia alimentar comparativa de <i>Eleutherodactylus parvus</i> e <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	107
6.7. Ecologia alimentar comparativa de <i>Eleutherodactylus parvus</i> , juvenis de <i>E. binotatus</i> e <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	108
6.8. Conclusões	111
7. LITERATURA CITADA	112
8. APÊNDICE	124

ÍNDICE DE FIGURAS E TABELAS

	Página
Figura 1: Imagem de satélite modificada da Ilha de São Sebastião	8
Figura 2: Espécies dominantes da anurofauna de serapilheira da Ilha de São Sebastião, SP	10
Figura 3: Variação da densidade populacional ao longo do gradiente altitudinal nas diferentes transeções amostradas	16
Figura 4: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião	18
Figura 5: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião	19
Figura 6: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião	20
Figura 7: Histogramas de comprimento rostro-cloacal (CRC) de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião, SP	22
Figura 8: Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago	27
Figura 9: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião	31
Figura 10: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião	32
Figura 11: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião ...	33
Figura 12: Histogramas de comprimento rostro-cloacal (CRC) de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião, SP	33
Figura 13: Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago	39
Figura 14: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião	43
Figura 15: Frequências relativas de ocorrência de itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião	44

Figura 16: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião	45
Figura 17: Histogramas de comprimento rostro-cloacal (CRC) de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião	48
Figura 18: Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago	54
Figura 19: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus binotatus</i> da Ilha de São Sebastião	58
Figura 20: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus binotatus</i> da Ilha de São Sebastião	59
Figura 21: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus binotatus</i> da Ilha de São Sebastião	60
Figura 22: Histogramas de comprimento rostro-cloacal (CRC) de <i>Eleutherodactylus binotatus</i> da Ilha de São Sebastião	62
Figura 23: Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador <i>Eleutherodactylus binotatus</i> da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago	68
Figura 24: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	72
Figura 25: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	72
Figura 26: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>)	73
Figura 27: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> e de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião.	75
Figura 28: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> e de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião.	75

Figura 29: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> e de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) da Ilha de São Sebastião.	76
Figura 30: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	79
Figura 31: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	79
Figura 32: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	82
Figura 33: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	82
Figura 34: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> da Ilha de São Sebastião na presença e na ausência de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	83
Figura 35: Abundâncias relativas dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> , juvenis de <i>E. binotatus</i> e <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> na Ilha de São Sebastião.	86
Figura 36: Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> , juvenis de <i>E. binotatus</i> e <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> na Ilha de São Sebastião.	87
Figura 37: Volumes relativos dos itens alimentares encontrados nos estômagos de <i>Eleutherodactylus parvus</i> , juvenis de <i>E. binotatus</i> e <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> na Ilha de São Sebastião.	87
Tabela 1: Dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i> em situações de altas densidades populacionais	21
Tabela 2: Dieta de <i>Eleutherodactylus parvus</i> em situações de baixas densidades populacionais	21
Tabela 3: Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos de machos e fêmeas e de jovens e adultos de <i>Eleutherodactylus parvus</i>	29

Tabela 4: Dieta de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) ao longo do gradiente altitudinal	34
Tabela 5: Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos de machos e fêmeas e de jovens e adultos de <i>Brachycephalus</i> sp. (aff. <i>nodoterga</i>) ..	41
Tabela 6: Dieta de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> nas faixas entre 0 e 200 m de altitude	46
Tabela 7: Dieta de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i> nas faixas entre 300 e 500 m de altitude	47
Tabela 8: Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos de machos e fêmeas e de jovens e adultos de <i>Leptodactylus</i> cf. <i>marmoratus</i>	56
Tabela 9: Dieta de <i>Eleutherodactylus binotatus</i> em diferentes situações de densidades populacionais	61
Tabela 10: Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos de machos e fêmeas e de jovens e adultos de <i>Eleutherodactylus binotatus</i>	70

RESUMO

Estudos sobre ecologia alimentar de taxocenoses neotropicais que incluem a anurofauna são raros, sendo inéditos para a Mata Atlântica. O presente estudo se propôs a realizar a caracterização comparativa, qualitativa e quantitativa das dietas e dos nichos alimentares das quatro espécies de anuros mais abundantes na serapilheira da Ilha de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo – *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), *Leptodactylus* cf. *marmoratus*, *Eleutherodactylus binotatus* e *Eleutherodactylus parvus* – ao longo de um gradiente altitudinal de 0 a 900 m. Essas quatro espécies apresentam diferentes picos de densidade populacional ao longo do gradiente altitudinal, com sobreposição variável de ocorrência em determinadas altitudes, sendo que duas delas – *B.* sp. (aff. *nodoterga*) e *L.* cf. *marmoratus* – não co-ocorrem. *Eleutherodactylus parvus* revelou-se como predador generalista, apesar dos machos adultos comportarem-se como especialistas em artrópodes pouco quitinizados, e não apresenta mudança ontogenética na dieta. *Brachycephalus* sp. revelou-se um predador especialista em ácaros mas, ao contrário dos demais anfíbios especialistas em ácaros, rejeita formigas. Devido a isso, é a única espécie de anuro conhecida até o momento que não possui correlação significativa entre suas medidas morfométricas e as de suas presas. *Leptodactylus* cf. *marmoratus* apresentou padrões de dieta distintos, sendo especialista em formigas na presença de *E. binotatus* e especialista em artrópodes pouco quitinizados na ausência deste, que sempre se comportou como especialista em artrópodes pouco quitinizados. Os resultados obtidos contribuem para o melhor conhecimento da ecologia básica de comunidades de anfíbios neotropicais.

ABSTRACT

Studies on feeding ecology on Neotropical communities including amphibians are rare, being unknown for Atlantic Rainforest. This work deals the comparative, qualitative and quantitative characterization of the diets and the alimentary niches of the four more abundant species of anurans of the leaf-litter of São Sebastião Island, north coast of São Paulo State – *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), *Leptodactylus* cf. *marmoratus*, *Eleutherodactylus binotatus*, and *Eleutherodactylus parvus* –, along an altitudinal gradient of 0 to 900 m. These four species present different peaks of populational density along altitudinal gradient, with variable overlap in different altitudes, being that two of them – *B.* sp. (aff. *nodoterga*) e *L.* cf. *marmoratus* – did not co-occur. *Eleutherodactylus parvus* behaved as generalist predator, notwithstanding adult males behaved as “non-ant specialists” predators, and not present ontogenetic changes on the diet. *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) was as “ant-specialist” predator that, nevertheless, refuses ants, eating mainly mites. This is the only anuran species known until now that does not present significant correlation between its morfometric measures and of its preys. *Leptodactylus* cf. *marmoratus* presents distinct alimentary patterns when in the presence (“ant-specialist”) or in the absence (“non-ant specialist”) of *E. binotatus*, that is a “non-ant specialist predator”.

3. INTRODUÇÃO

Em qualquer estudo de ecologia evolutiva, cadeias alimentares aparecem como um dos mais importantes aspectos do sistema (HUTCHINSON, 1959). Assim, estudos sobre relações alimentares são de importância central para a compreensão da ecologia, tanto de indivíduos, como de populações e de comunidades, e podem oferecer idéias sobre a evolução e a dinâmica contemporânea dos sistemas biológicos (e. g. LOSOS AND GREENE, 1988; MADSEN AND SHINE, 1996; FORD et al., 1998; LUISELLI et al., 1998; CALDWELL AND VITT, 1999; RODRÍGUES ROBLES AND De JESÚS ESCOBAR, 1999).

A procura por normas que regem a estrutura das comunidades tem conduzido os ecólogos a várias direções (DRAKE, 1990), mas muitos crêem ser possível prever essa estrutura por meio de estudos que enfoquem as interações entre as espécies que as compõem, com grande destaque para a predação (GLASSER, 1979; SIH et al., 1985). Alimento é um recurso crucial para todos os animais, sendo, portanto, plausível assumir que a estrutura das comunidades resulte de como esse alimento é partilhado entre as espécies coexistentes (WIENS, 1989). Diferentes estudos indicam a elevada contribuição da partilha de alimentos para explicar a estrutura de comunidades de anuros em várias partes do mundo (DUELLMAN, 1967; INGER AND COLWELL, 1977; TOFT 1980a; COGALNICEANU et al., 2001).

Em um artigo decisivo para a história da ecologia, HUTCHINSON (1959) descreve uma visita ao santuário de Santa Rosália, em Palermo, Sicília. Em uma poça no santuário, Hutchinson encontrou três espécies de hemípteros corixiídeos aquáticos, co-ocorrendo. Ele notou que quando as espécies eram ordenadas da maior para a menor, a proporção do tamanho corporal de cada espécie em relação à próxima menor era cerca de 1,3. Ele especulou que uma proporção de tamanho corporal de 1,3 pode representar uma diferença mínima de tamanho entre espécies de animais, que é necessária para assegurar a coexistência. Espécies que são "muito similares" em tamanho corporal podem não ser capazes de coexistir, porque elas se sobrepõem demais no uso de recursos. Esta modesta sugestão gerou uma grande quantidade de pesquisas ecológicas, nas quais vários ecólogos procuraram por padrões nos tamanhos corporais de espécies

coexistentes, mas freqüentemente sem uma análise estatística apropriada (SIMBERLOFF AND BOECKLEN, 1981; WIENS 1982).

Um dos estudos mais tradicionais dentro da ecologia de comunidades é o de sobreposição de nichos. Teorias simples sobre similaridade limitante (MacARTHUR AND LEVINS, 1967) e deslocamento de caracteres ecológicos (BULMER, 1974), predizem que a competição interespecífica deve levar a uma redução na sobreposição de nichos de espécies competidoras. No entanto, não é tão simples comprovar tais teorias, uma vez que existe um número muito grande de eixos de recursos que podem ser compartilhados entre as espécies. Se duas espécies mostram sobreposição total de certas características de nicho, sempre há a possibilidade que ocorra partilha ao longo de outro eixo não-medido. Outra possibilidade é a ausência de competição, se os recursos em questão não são limitantes.

A questão sobre quanto de sobreposição de nicho pode ser esperado na ausência de competição, pode ser explorada por meio de análises de modelos nulos. SCHOENER (1974) sugeriu que a sobreposição de nichos observada na natureza é menor do que a esperada ao acaso e SALE (1974) e INGER AND COLWELL (1977) desenvolveram o primeiro teste de modelo nulo para esta hipótese. LAWLOR (1980) desenvolveu os algoritmos de aleatorização (ARs), que são comumente usados e HAEFNER (1988) e WINEMILLER AND PIANKA (1990) compararam sistematicamente o poder de diferentes índices de sobreposição de nichos e algoritmos de aleatorização.

Ao procurar padrões de estrutura de comunidades entre estudos publicados, SCHOENER (1974) notou que diferenças no uso do ambiente, de recursos alimentares e no período de atividade podem permitir a coexistência de espécies troficamente semelhantes. Ele também descobriu que, na maioria dos casos, diferenças no tipo de alimento ingerido são mais importantes que diferenças no período de atividade. Ainda baseado nos mesmos estudos, o autor concluiu que animais que se alimentam de presas relativamente grandes em relação ao seu próprio tamanho, tendem a segregar mais por tipo de alimento do que aqueles que se alimentam de presas relativamente pequenas.

A maioria dos estudos sobre ecologia alimentar de taxocenoses que incluem a herpetofauna, tem focado principalmente lagartos (e. g. PIANKA, 1973; POLLO AND PÉREZ MELLADO, 1991; ORTEGARUBIO, 1992; VITT AND de CARVALHO, 1992, 1995; CAPULA et al., 1993; MARTI et al., 1993; BERGALLO

AND ROCHA, 1994; CAPULA AND LUISELLI, 1994; VITT AND CALDWELL, 1994; ORTEGARUBIO et al., 1995; VRCIBRADIC AND ROCHA, 1996; VITT et al., 1997, 1999, 2000, 2002, 2003a, 2003b; VITT AND ZANI, 1998a, 1998b; BOMBI AND BOLOGNA, 2002), de modo que existem relativamente poucos estudos sobre ecologia alimentar de serpentes (e. g. CAPIZZI et al., 1995; CAPIZZI AND LUISELLI, 1996; ANDREONE AND LUISELLI, 2000; BROWN et al., 2002) e anfíbios anuros (DUELLMAN, 1967; INGER AND COLWELL, 1977; TOFT AND DUELLMAN, 1979; TOFT, 1980a, 1980b, 1981; JONES, 1982; VITT AND CALDWELL, 1994; HOWARD et al., 1997; LIMA AND MAGNUSSON, 1998, 2000; CALDWELL AND VITT, 1999; BELLOCQ et al., 2000; COGALNICEANU et al., 2001, ISACCH AND BARG, 2002). Para a Mata Atlântica, não existia, antes deste, nenhum estudo sobre ecologia alimentar de taxocenoses de anfíbios anuros.

Além de serem importantes para o estudo de ecologia de comunidades, conhecimentos sobre a dieta de um animal podem também fornecer informações básicas para estudos de morfologia funcional e evolutiva (GREENE, 1986; LORENZ-ELWOOD AND CUNDALL, 1994; SCHWENK, 2000). Qualquer informação parcial sobre a dieta de um táxon extinto pode lançar luz sobre uma série de funções e padrões – como hábitos alimentares, processos digestivos, preferências de ambiente e agregações ecológicas – de antigas biotas (e. g. CHIN et al., 1998; POINAR et al., 1998). Além disso, estudos sobre hábitos alimentares podem servir muitas vezes como informação básica para o desenvolvimento de estratégias de conservação de populações naturais ameaçadas (e. g. GREENE, 1989; BARDSLEY AND BEEBEE, 2001; KRUPA 2002; LOBOS AND MEASEY, 2002).

Estudos sobre sobreposição de dieta de vertebrados, especialmente lagartos, têm sido importantes para a elaboração e o desenvolvimento de várias teorias ecológicas (e. g., PIANKA, 1973; HURLBERT, 1978; JONES, 1982; DUNHAM, 1983; CAPULLA et al., 1993; BERGALLO AND ROCHA, 1994). A maioria desses estudos foi baseada em volumes de presas, porém, os meios utilizados para se determinar tais volumes diferem entre eles. Contudo, poucos pesquisadores mediram os volumes diretamente; a maioria utilizou-se de medidas lineares (comprimento, largura e altura) para, através de fórmulas de formas geométricas, reconstituírem o volume dos itens alimentares.

Em muitos estudos, ao invés do volume, foram utilizadas outras variáveis, como número de itens (e. g., FORSTNER et al., 1998), frequência de ocorrência (e. g., DURTSCHKE, 1995), massa (e. g., LIMA AND MAGNUSSON, 1998) ou índices compostos de importância (e. g., MIRANDA AND ANDRADE, 1999), para a estimativa de sobreposição de nicho alimentar.

O presente estudo propõe a caracterização comparativa, qualitativa e quantitativa das dietas e dos nichos alimentares das quatro espécies de anuros mais abundantes na serapilheira da Ilha de São Sebastião, litoral norte do Estado de São Paulo – *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), *Leptodactylus* cf. *marmoratus*, *Eleutherodactylus binotatus* e *Eleutherodactylus parvus* – ao longo de um gradiente altitudinal de 0 a 900 m. Essas quatro espécies apresentam diferentes picos de densidade populacional ao longo do gradiente altitudinal, com sobreposição variável de ocorrência em determinadas altitudes, sendo que duas delas (*Brachycephalus* sp. e *Leptodactylus* cf. *marmoratus*) não co-ocorrem (SAWAYA, 1999). Assim, se a competição interespecífica por alimento for um fator importante na estruturação desta taxocenose, espécies que ocorrem nas mesmas altitudes, e em alta densidade populacional, devem apresentar dietas, nichos alimentares e/ou tamanhos corporais divergentes. Além disso, se houver competição intraespecífica por alimento nestas espécies, deve haver divergência nas dietas e/ou nichos alimentares entre machos e fêmeas e jovens e adultos e/ou em tamanho corporal entre machos e fêmeas, em diferentes situações de densidade populacional.

O objetivo desse projeto é explorar as hipóteses acima. Para tanto, a ecologia alimentar das quatro espécies mais abundantes de anuros de serapilheira das matas da Ilha de São Sebastião será abordada das seguintes formas:

- 1) caracterização qualitativa e quantitativa da dieta de cada uma das quatro espécies;
- 2) detecção de possíveis diferenças na dieta entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos das quatro espécies e, quando possível, entre as espécies e ao longo de um gradiente altitudinal de 0 a 900 m, em diferentes situações de densidade populacional;
- 3) caracterização das relações de tamanho entre presas e predadores;
- 4) determinação da amplitude de nicho alimentar das quatro espécies e a sobreposição de nicho alimentar entre elas;

5) e determinação da sobreposição de tamanho corporal entre as quatro espécies e entre os sexos.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. LOCAL DE ESTUDO E METODOLOGIA DE AMOSTRAGEM

A Ilha de São Sebastião (Fig. 1), município de Ilhabela, está localizada no litoral norte do estado de São Paulo (23°45' a 23°57'S; 45°02' a 45°27'W). É a maior ilha marítima do Brasil, distando cerca de três quilômetros da costa. Sua área total é cerca de 33.600 ha, dos quais 27.025 ha estão inclusos no Parque Estadual de Ilhabela. A ilha está incluída no Domínio Morfoclimático da Floresta Atlântica (sensu AB'SABER, 1977).

A cobertura vegetal da ilha é constituída por Floresta Ombrófila Densa, apresentando as formações de Floresta Submontana, Floresta Montana e Vegetação Secundária (IBGE, 1983). Seu relevo é montanhoso, com apenas 2% de sua superfície correspondendo a áreas planas ou pouco acidentadas e 7% em cotas superiores a 900 m de altitude (FRANÇA, 1951).

Como há precariedade, descontinuidade e/ou inexistência de dados climáticos para a Ilha de São Sebastião e para a cidade de São Sebastião, seguem-se informações sobre o município de Ubatuba, distando cerca de 70 km ao norte da ilha. O clima de Ubatuba é tropical úmido, com chuvas distribuídas ao longo do ano, precipitações anuais ao redor de 2500 mm, sendo janeiro o mês que apresenta os maiores valores, e temperaturas anuais médias de 21,2° C (Instituto Agrônômico de Campinas, dados não-publicados *apud* GIARETTA, 1999).



Figura 1 – Imagem de satélite modificada da Ilha de São Sebastião (Landsat). P.P. = Planície do Perequê; V. I. = Vila de Ilhabela; B. C. = Baía de Castelhanos; T1 = Transeção 1 (“Estrada de Castelhanos”); T2 = Transeção 2 (“Morro do Pacuíba”); T3 = Transeção 3 (“Morro do Ramalho”).

Os espécimes que foram utilizados no presente estudo provêm de coletas efetuadas para o estudo de diversidade, densidade e distribuição altitudinal da anurofauna de serapilheira da Ilha de São Sebastião (SAWAYA, 1999). Estão disponíveis para o estudo 85 indivíduos de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) (Fig. 2A), 97 de *Eleutherodactylus binotatus* (Fig. 2B), 244 de *Eleutherodactylus parvus* (Fig. 2C) e 84 de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* (Fig. 2D), preservados em álcool a 70%. Depois de dissecados, os indivíduos foram depositados na coleção do Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC) e na Coleção do Departamento de Zoologia da Unesp de Rio Claro (CFBH) (Apêndice A).

As espécies de anuros foram coletadas por meio do método das parcelas amplas de 8 x 8 m (“Quadrat Sampling, Large Quadrats” sensu JAEGER & INGER, 1994), modificado pelo uso de redes de 0,5 m que cercaram as parcelas. Entre 10 de dezembro de 1997 e 30 de janeiro de 1998, foram amostradas 92 parcelas em três diferentes transeções na Ilha de São Sebastião (Fig. 1). A coleta foi feita durante a estação chuvosa, que coincide com o auge da estação reprodutiva das quatro espécies tratadas no presente estudo (R. J. SAWAYA, dados não publicados). A transeção 1 foi amostrada entre 0 e 700 m de altitude, a transeção 2 entre 100 e 700 m e a transeção 3 entre 200 e 900 m. A amostragem das mesmas faixas altitudinais nas três transeções não foi possível devido à pequena disponibilidade de ambientes preservados em baixas altitudes nas transeções 2 e 3 e à altura máxima dos topos de morro nas transeções 1 e 2. Os pontos de amostragem foram determinados a cada 100 m de altitude acima do nível do mar. Em cada ponto foram amostradas quatro parcelas de 64 m² (totalizando 256 m² por ponto de amostragem), distribuídas aleatoriamente em um círculo de 50 metros de raio. A densidade foi expressa como mediana do número de indivíduos encontrados por parcela, por esta representar uma medida de tendência central mais confiável do que a média, devido à inclinação, “outliers” e valores extremos dos dados (ZAR, 1999). Todas as parcelas foram amostradas durante o dia, entre 06:20 e 18:30h.

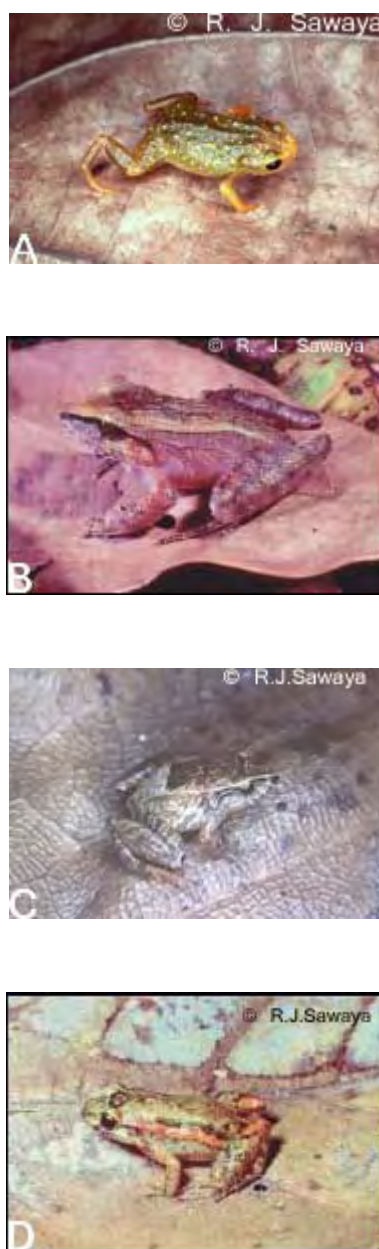


Figura 2 – Espécies dominantes da anurofauna de serapilheira da Ilha de São Sebastião, SP: A) *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*); B) *Eleutherodactylus binotatus*; C) *Eleutherodactylus parvus*; e D) *Leptodactylus* cf. *marmoratus*.

4.2. DIETA E TAMANHO CORPORAL

Os exemplares foram medidos em comprimento rostro-cloacal (CRC) com paquímetro (precisão de 0,01 mm), pesados em balança digital (precisão de 0,01 g), mortos em álcool 10%, etiquetados, fixados em formol 10% e conservados em álcool 70%. O tempo entre a coleta dos espécimes e a fixação variou de 5 a 120 h. Esse tempo foi menor para as parcelas situadas nas transeções 1 e 2 e maior para as parcelas situadas no topo da transeção 3.

As dietas foram determinadas através da análise de conteúdos estomacais sob microscópio estereoscópico. O estômago de cada exemplar foi removido por meio de incisão ventral. Os itens inteiros encontrados nos estômagos foram identificados a um nível (de ordem e, quando necessário, de família) em que possam ser classificados em categorias distintas que correspondam o melhor possível à percepção dos anuros quanto à distinção entre as categorias. Anuros ingerem formigas provavelmente sem fazer distinção entre as subfamílias destas, logo não há motivo para considerarmos como categorias distintas as formigas mirmicíneas e as formigas poneríneas, por exemplo. Para procedermos a essa classificação foi utilizado o trabalho de BORROR et al. (1989). Estes itens inteiros foram medidos com ocular micrométrica (0,01 mm) em comprimento (c), maior largura (l) e maior altura (h), para a determinação do perímetro ($p = \pi * \sqrt{2 * [(l/2)^2 + (h/2)^2]}$) e do volume ($V = 4/3\pi * (c/2) * (l/2) * (h/2)$). Fragmentos de presas também foram identificados.

Cada indivíduo dissecado teve a largura da boca medida com paquímetro (precisão de 0,01 mm) para a determinação das relações de tamanho entre presas e predadores. Os espécimes adultos de anuros tiveram o sexo determinado através da anatomia dos órgãos genitais (SOGAYAR, 1966) e da fenda ligada ao saco vocal presente no assoalho da boca, característica dos machos de anuros (NOBLE, 1959; DUELLMAN, 1970; DUELLMAN AND TRUEB, 1986).

A divisão entre jovens e adultos para *Eleutherodactylus parvus* foi feita com base em média amostral, usando a distribuição dos CRCs em histogramas, uma vez que o critério comumente utilizado (menor fêmea reprodutiva) demonstrou-se inconveniente no presente caso, uma vez que encontramos uma fêmea muito pequena (8,00 mm) com óvulos maduros no ovário. Descartada esta, a próxima fêmea a possuir óvulos maduros

no ovário é muito grande (16,92 mm) para ser considerada a menor fêmea reprodutiva possível para a espécie. O mesmo método foi utilizado para *Leptodactylus* cf. *marmoratus* e para *Eleutherodactylus binotatus*. Apesar de a princípio ser algo arbitrário, a utilização da média amostral revelou-se como o critério mais conveniente para a determinação do ponto de divisão ontogenética.

No caso de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), a divisão entre jovens e adultos foi feita tomando-se o tamanho da menor fêmea reprodutiva (com óvulos maduros no ovário) como o ponto de divisão entre jovens e adultos (cf. VAN-SLUYS et al., 2001). Levando-se em conta o fato de que esta espécie apresenta dimorfismo sexual em tamanho, foi feito um ajuste proporcional para se determinar o tamanho que corresponderia ao ponto de divisão entre jovens e adultos para os machos. Notavelmente, os pontos de divisão assim tomados (12,39 mm para fêmeas e 11,59 mm para machos) correspondem com grande precisão à média amostral (12,33 mm para fêmeas e 11,53 mm para machos; Fig. 10), de tal modo que se adotássemos o critério de fazer o corte na média amostral, obteríamos exatamente o mesmo número de machos, fêmeas, jovens e adultos que obtivemos utilizando o presente critério. Isso se constitui em uma evidência de nosso acerto ao tomar o critério de média amostral para dividirmos *Eleutherodactylus parvus*, *E. binotatus* e *L. (L.) marmoratus* em classes ontogenéticas.

4.3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A caracterização qualitativa das dietas corresponde às listas de presas identificadas que foram encontradas nos tratos digestórios das espécies. A composição das dietas foi comparada entre machos e fêmeas, entre jovens e adultos e entre diferentes situações de densidade populacional para cada espécie.

As comparações entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos foram realizadas por meio do teste de Kolmogorov-Smirnov para amostras independentes (ZAR, 1999; AYRES et al., 2000), sobre as frequências numéricas (proporção de cada presa em relação ao total de presas encontradas), de ocorrência (proporção de estômagos nos quais cada tipo de presa foi encontrado em relação ao total de estômagos não-vazios) e

volumétricas (proporção do volume de cada tipo de presa em relação ao volume total de presas).

Como as densidades populacionais das espécies variam nas diferentes faixas altitudinais, para verificar possíveis diferenças qualitativas e/ou quantitativas nas dietas em relação às densidades populacionais das espécies, foram utilizadas as informações sobre densidades nas diferentes faixas altitudinais (0 a 900 m; SAWAYA, 1999). Com isso, para cada espécie, foram constituídas listas e tabelas de frequências de presas encontradas nos tratos digestórios de exemplares capturados em diferentes faixas altitudinais, que foram comparadas entre si. Os valores de densidades populacionais obtidos no campo foram agrupados em categorias estatisticamente distintas (se bem que arbitrárias), testadas por meio de análise de variância, e referidos neste trabalho como “altas densidades” e “baixas densidades”.

As relações de tamanho entre presas e predadores foram analisadas por meio de regressões lineares sobre as seguintes variáveis: (1) o perímetro da presa e a largura da boca do predador; (2) comprimento da presa e o comprimento rostro-cloacal (CRC) do predador; (3) o volume da presa e a massa fresca do predador (obtida no campo, com balanças Pesola® de 0,01 g de precisão). As variáveis foram transformadas para o seu logaritmo natural (ZAR, 1999). As inclinações das retas destas regressões foram testadas, por meio do teste t (ZAR, 1999), para a detecção de possíveis mudanças ontogenéticas nos anuros relacionadas aos tamanhos das presas na dieta.

Para verificar a existência de dimorfismo sexual e diferenças ontogenéticas em variáveis biométricas, foram comparadas para cada espécie, através de análise de variância, as seguintes variáveis: CRCs de machos e de fêmeas adultos; massa relativa de machos e de fêmeas adultos (razão entre a raiz cúbica da massa e o CRC); largura relativa das bocas de machos e de fêmeas adultos (razão entre a largura da boca e o CRC); massas relativas de jovens e de adultos; e largura relativa da boca de jovens e de adultos.

Para as comparações das dietas entre as espécies, os sexos e as classes ontogenéticas, foram calculadas medidas de amplitude e sobreposição de nicho realizado e a diversidade padronizada do volume (DPV). Como medida da amplitude de nicho alimentar foi calculada, para cada espécie, a medida padronizada de Levins (HURLBERT, 1978), utilizando-se as frequências numéricas das presas (número de

indivíduos de cada tipo de presa em relação ao total de presas amostradas). KREBS (1999) recomenda a utilização das freqüências de ocorrência das presas (proporção de estômagos nos quais cada tipo de presa foi encontrado em relação ao total de estômagos não-vazios), porém trata-se de um engano. A utilização de freqüências de ocorrência ocasionaria valores excessivamente baixos e até negativos, sendo que a amplitude de nicho, por definição, possui valores que variam entre 0 e 1. Além disso, foi calculada, através da mesma fórmula, a diversidade padronizada do volume, utilizando-se as freqüências volumétricas (proporção do volume de cada tipo de presa em relação ao volume total de presas; cf. DUNHAM, 1983).

Para as comparações dos nichos realizados das diferentes espécies e dos machos, das fêmeas, dos jovens e dos adultos de cada espécie foi calculada a estimativa simétrica de Pianka (PIANKA, 1973), de sobreposição volumétrica de utilização de recursos alimentares, uma vez que a energia contida em um item individual é mais bem estimada pelo volume do que por qualquer medida linear (cf. DUNHAM, 1983).

Visando verificar a proposta de HUTCHINSON (1959), foram feitas análises de sobreposição de tamanhos corporais entre os sexos e entre as quatro espécies. Para estas análises foram realizados testes de modelos nulos para sobreposição de tamanhos (GOTELLI AND ENTSMINGER, 2003). O primeiro passo na análise é o cálculo da diferença de tamanhos entre espécies consecutivas, subtraindo-se o tamanho de uma espécie do tamanho da próxima menor. A seguir, a variância da diferença de tamanhos entre as espécies é comparada com a variância das comunidades nulas criadas pelo programa Ecosim[®] 7.70, que utiliza métodos de aleatorização para a escolha de tamanhos corporais. Se a competição (ou outras forças) conduzir a um distanciamento incomum entre as espécies, a variância observada deve ser significativamente diferente da esperada ao acaso.

5. RESULTADOS

5.1. DENSIDADE E DISTRIBUIÇÃO ALTITUDINAL DAS QUATRO ESPÉCIES

Ao longo do gradiente altitudinal, as quatro espécies mais abundantes, *Eleutherodactylus parvus*, *Eleutherodactylus binotatus*, *Brachycephalus* sp. e *Leptodactylus* cf. *marmoratus*, foram dominantes em duas a cinco diferentes faixas altitudinais (Fig. 3). Na transeção 1, *L.* cf. *marmoratus* foi dominante em 0 e 100 m de altitude; *E. parvus* em 200, 400, 600 e 700 m; e *E. binotatus* em 300 e 500 m (Fig. 3). Na transeção 2, *L.* cf. *marmoratus* foi dominante em 100 e 200 m de altitude; *E. parvus* em 500 m; e *E. binotatus* em 300, 400, 600 e 700 m (Fig. 3). Na transeção 3, *Brachycephalus* sp. foi dominante em 800 e 900 m de altitude; *E. parvus* em 300, 400 e 700 m; e *E. binotatus* em 200, 500 e 600 m (Fig. 3).

Por meio de testes de análise de variância, procuramos dividir as densidades em categorias estatisticamente diferentes, porém não obtivemos sucesso. Dividimos as densidades, então, de maneira arbitrária, de modo a conseguirmos números mínimos para análise de dieta, analisando a variação da densidade de cada espécie em separado. Obtivemos como melhores resultados os que se seguem abaixo. *Eleutherodactylus binotatus* não foi amostrado ao nível do mar na transeção 1. Ele ocorre em altas densidades (md = 10,9 ind. / 100 m²) apenas aos 300 de altitude na transeção 2. Nos demais pontos amostrados, a espécie ocorre em baixas densidades (md. ≤ 7,0 ind. / 100 m²). *Eleutherodactylus parvus* é a única espécie que ocorre em todas as faixas altitudinais das três transeções analisadas, apresentando altas densidades (md ≥ 7,0 ind. / 100 m²) aos 400 m de altitude da transeção 1 e aos 300 e de 700 a 900 m de altitude da transeção 3. *Brachycephalus* sp. ocorre somente dos 700 aos 900 m de altitude na transeção 3, nunca co-ocorrendo com *L.* cf. *marmoratus*. Sua densidade populacional é alta aos 800 (md. = 19,5 ind. / 100 m²) e 900 m (md. = 30,5 ind. / 100 m²) e baixa aos 700 m (md. = 5,5 ind. / 100 m²). *Leptodactylus* cf. *marmoratus*, por sua vez, não foi amostrado aos 300 e aos 700 m de altitude na transeção 1, dos 500 aos 700 m de altitude na transeção 2, e dos 500 aos 900 m de altitude na transeção 3. Nos demais pontos, *L.* cf. *marmoratus* ocorre sempre em baixas densidades (md. ≤ 6,3 ind. / 100 m²).

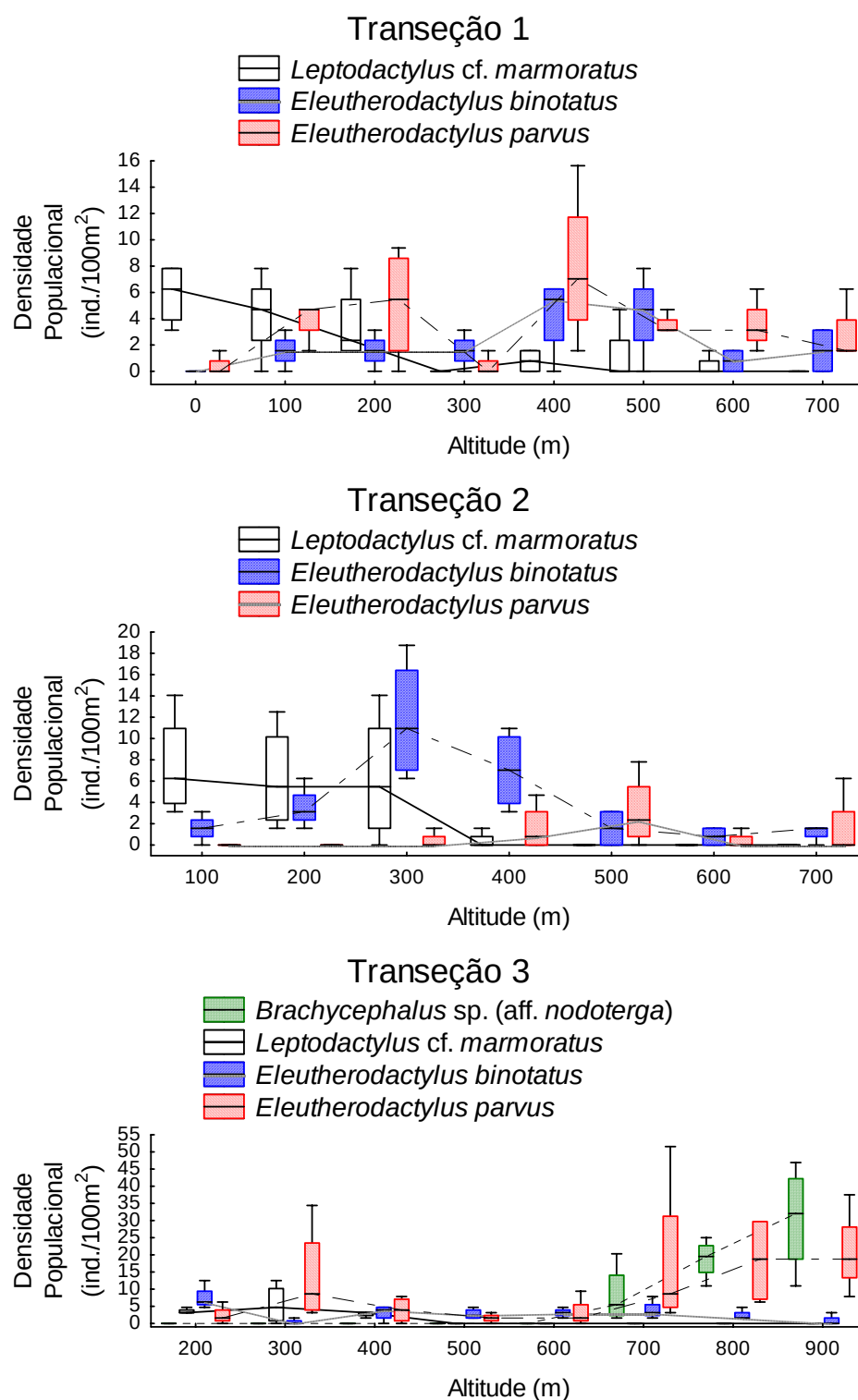


Figura 3 - Variação da densidade populacional (“Box-Whiskers”) ao longo do gradiente altitudinal nas diferentes transeções amostradas. Linhas horizontais = medianas; limites das caixas = 1º e 3º quartis (entre 25% e 75% dos valores observados); linhas verticais = valores mínimos e máximos observados.

5.2 ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*

5.2.1 DIETA

Do total de 244 estômagos analisados, 188 (77,0 %) continham itens alimentares inteiros ou restos destes. Foi encontrado um total de 494 itens, sendo 270 inteiros e 224 fragmentados. Nos estômagos que continham itens alimentares, o número destes variou de 1 a 18.

Os itens numericamente mais importantes foram besouros (22,9% dos itens encontrados), formigas (19,6%), ácaros (17,6%) e isópodes (11,7%), sendo os 28,2% restantes compostos por colêmbolas, baratas, aranhas, pseudoescorpiões, himenópteros não-formicídeos, dípteros, larvas de besouros, cigarrinhas, traças, larvas de dípteros, grilos e gafanhotos, percevejos, cupins, quilópodes, opiliões, sínfilos e zorápteros, por ordem de abundância (Fig. 4B). Os itens mais constantemente predados foram besouros (encontrados em 47,3% dos estômagos não-vazios), formigas (31,4%) e ácaros (26,6%) (Fig. 5B). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (68,4% do volume total de itens) e isópodes (14,8%) (Fig. 6B). Em altas densidades populacionais (Tabela 1), os itens numericamente mais importantes foram besouros (22,8%), formigas (17,9%), ácaros (17,6%) e isópodes (14,7%). Os mesmos itens foram os mais constantemente ingeridos (besouros, 49,2%; formigas, 28,8%, ácaros, 27,3%; e isópodes, 22,0%). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (61,6%) e isópodes (17,5%). Em baixas densidades (Tabela 2), os itens numericamente mais importantes foram formigas (23,7%), besouros (23,0%) e ácaros (17,6%), e os itens mais constantemente ingeridos foram besouros (42,9%), formigas (37,5%), ácaros (25,0%) e colêmbolas (23,2%). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (75,2% do volume total de itens) e isópodes (11,8%).

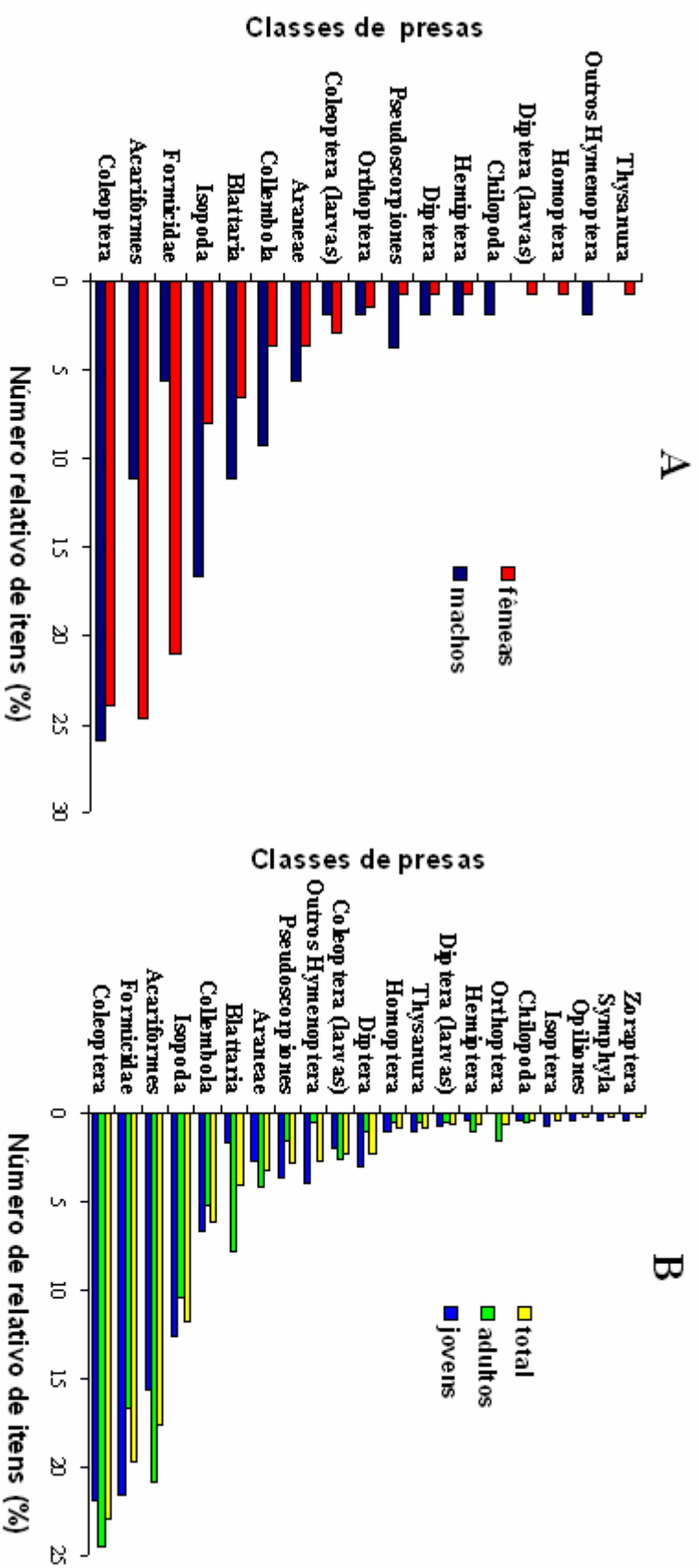


Figura 4 – Abundâncias relativas dos itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estágios de *Deutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (30 machos com 54 itens alimentares; 48 fêmeas com 138 itens) e (B) entre adultos e jovens (78 adultos com 192 itens e 110 jovens com 302 itens) e para o total de indivíduos (188 *D. parvus* com 494 itens).

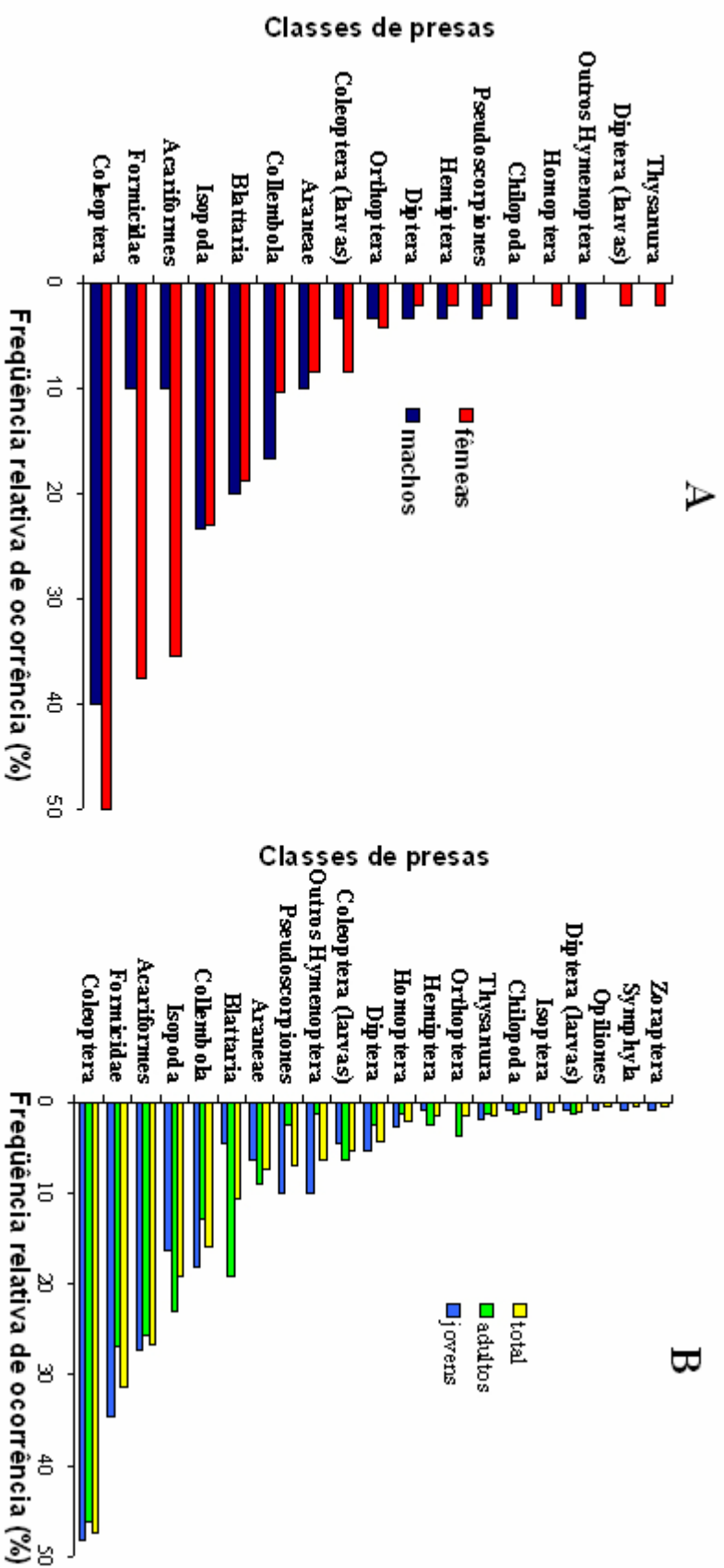


Figura 5 – Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (30 machos com 54 itens alimentares, 48 fêmeas com 138 itens) e (B) entre adultos e jovens (78 adultos com 192 itens alimentares e 110 jovens com 302 itens) e para o total de indivíduos (188 *E. parvus* com 494 itens alimentares).

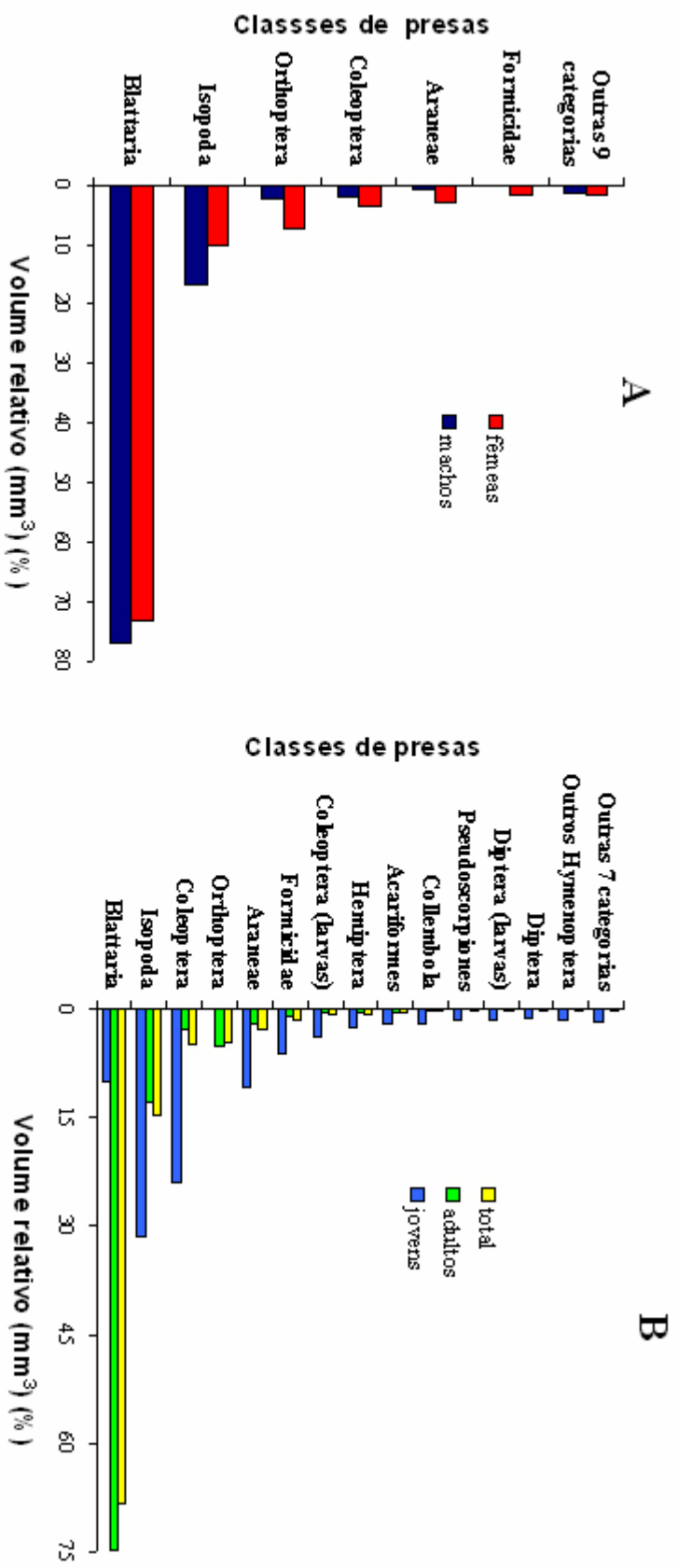


Figura 6 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eientherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (30 machos com 54 itens alimentares; 48 fêmeas com 138 itens) e (B) entre adultos e jovens (78 adultos com 192 itens e 110 jovens com 302 itens) e para o total de indivíduos (188 *E. parvus* com 494 itens).

Tabela 1 – Dieta de *Eleutherodactylus parvus* em situações de altas densidades populacionais. O sinal “-” indica a ausência do item na dieta. N (%) = Frequência numérica relativa; FR (%) = Frequência relativa de ocorrência; V (%) = Volume relativo.

Itens	Machos (N = 13)			Fêmeas (N = 26)			Adultos (N = 39)			Jovens (N = 93)			Total (N = 132)		
	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)
Acariformes	27,27	23,08	0,14	22,62	30,77	0,32	23,58	28,21	0,25	15,00	26,88	1,77	17,63	27,27	0,51
Araneae	4,55	7,69	0,46	5,95	15,38	6,36	5,66	12,82	3,86	2,50	5,38	9,70	3,47	7,58	4,86
Blattaria	13,64	23,08	83,52	4,76	15,38	64,40	6,60	17,95	72,49	1,67	4,30	8,41	3,18	8,33	61,57
Coleoptera	22,73	38,46	1,51	20,24	50,00	2,80	20,75	46,15	2,26	23,75	50,54	25,78	22,83	49,24	6,27
Coleoptera (larvas)	4,55	7,69	0,89	4,76	15,38	0,83	4,72	12,82	0,86	2,50	5,38	2,90	3,18	7,58	1,23
Collembola	4,55	7,69	0,07	3,57	11,54	0,08	3,77	10,26	0,08	5,42	13,98	1,81	4,91	12,88	0,35
Diptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3,33	5,38	1,20	2,31	3,79	0,20
Diptera (larvas)	-	-	-	1,19	3,85	0,21	0,94	2,56	0,12	0,83	1,08	1,89	0,87	1,52	0,42
Formicidae	-	-	-	21,43	34,62	2,48	16,98	23,08	1,43	18,33	31,18	4,29	17,92	28,79	1,92
Hemiptera	-	-	-	1,19	3,85	1,04	0,94	2,56	0,60	-	-	-	0,29	0,76	0,50
Homoptera	-	-	-	1,19	3,85	0,04	0,94	2,56	0,03	0,83	2,15	0,74	0,87	2,27	0,15
Isopoda	22,73	23,08	13,41	10,71	34,62	13,15	13,21	30,77	13,26	15,42	18,28	38,07	14,74	21,97	17,49
Isoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,83	2,15	0,07	0,58	1,52	0,01
Opiliones	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,42	1,08	0,22	0,29	0,76	0,04
Orthoptera	-	-	-	1,19	3,85	8,25	0,94	2,56	4,76	-	-	-	0,29	0,76	3,95
Outros Hymenoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,58	10,75	1,42	3,18	7,58	0,24
Pseudoscorpiones	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,92	7,53	1,19	2,02	5,30	0,20
Thysanura	-	-	-	1,19	3,85	0,01	0,94	2,56	< 0,01	1,25	2,15	0,05	1,16	2,27	0,01
Zoraptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,42	1,08	0,50	0,29	0,76	0,08

Tabela 2 – Dieta de *Eleutherodactylus parvus* em situações de baixas densidades populacionais. O sinal “-” indica a ausência do item na dieta. N (%) = Frequência numérica relativa; FR (%) = Frequência de relativa de ocorrência; V (%) = Volume relativo.

Itens	Machos (N = 17)			Fêmeas (N = 22)			Adultos (N = 39)			Jovens (N = 17)			Total (N = 56)		
	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)
Acariformes	-	-	-	27,78	40,91	0,61	17,44	23,08	0,34	17,74	29,41	2,91	17,57	25,00	0,43
Araneae	6,25	11,76	0,69	-	-	-	2,33	5,13	0,30	3,23	11,76	17,38	2,70	7,14	0,85
Blattaria	9,38	17,65	72,14	9,26	22,73	80,81	9,30	20,51	77,02	1,61	5,88	18,37	6,08	16,07	75,15
Chilopoda	3,13	5,88	0,10	-	-	-	1,16	2,56	0,04	1,61	5,88	0,43	1,35	3,57	0,06
Coleoptera	28,13	41,18	2,28	29,63	50,00	4,13	29,07	46,15	3,32	14,52	35,29	16,74	22,97	42,86	3,75
Collembola	12,50	23,53	0,15	3,70	9,09	0,06	6,98	15,38	0,10	11,29	41,18	4,38	8,78	23,21	0,24
Diptera	3,13	5,88	0,07	1,85	4,55	0,17	2,33	5,13	0,12	1,61	5,88	1,81	2,03	5,36	0,18
Formicidae	9,38	17,65	0,16	20,37	40,91	1,04	16,28	30,77	0,65	33,87	52,94	14,88	23,65	37,50	1,11
Hemiptera	3,13	5,88	1,07	-	-	-	1,16	2,56	0,47	1,61	5,88	14,14	1,35	3,57	0,90
Homoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,61	5,88	1,39	0,68	1,79	0,04
Isopoda	12,50	23,53	19,26	3,70	9,09	6,60	6,98	15,38	12,13	1,61	5,88	2,28	4,73	12,50	11,82
Orthoptera	3,13	5,88	3,91	1,85	4,55	6,53	2,33	5,13	5,39	-	-	-	1,35	3,57	5,22
Outros Hymenoptera	3,13	5,88	0,03	-	-	-	1,16	2,56	0,02	1,61	5,88	1,41	1,35	3,57	0,06
Pseudoscorpiones	6,25	5,88	0,14	1,85	4,55	0,05	3,49	5,13	0,09	6,45	23,53	2,90	4,73	10,71	0,18
Symphyla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,61	5,88	0,99	0,68	1,79	0,03

5.2.2 MORFOMETRIA DOS PREDADORES

Foram considerados como sendo jovens as fêmeas que apresentaram CRC inferior a 12,55 mm e os machos que apresentaram CRC inferior a 11,04 mm, tomando como critério a média amostral dos CRCs dos 244 indivíduos medidos (Fig. 7). Os indivíduos dissecados apresentaram CRC mínimo de 5,67 mm e máximo de 20,83 mm. Foram analisados 132 jovens e 112 adultos (67 fêmeas e 45 machos). Há diferença significativa entre os CRCs de machos e fêmeas adultos ($H_{1,111} = 14,12$; $p = 0,0002$), sendo que fêmeas são maiores do que machos (dimorfismo sexual em tamanho). As diferenças entre massas relativas de machos e fêmeas adultos ($H_{1,109} = 2,91$; $p = 0,09$) e entre jovens e adultos ($H_{1,226} = 0,92$; $p = 0,34$), e largura relativa das bocas entre machos e fêmeas adultos ($H_{1,111} = 0,94$; $p = 0,34$) e entre jovens e adultos ($H_{1,243} = 2,94$; $p = 0,09$), não foram significativas.

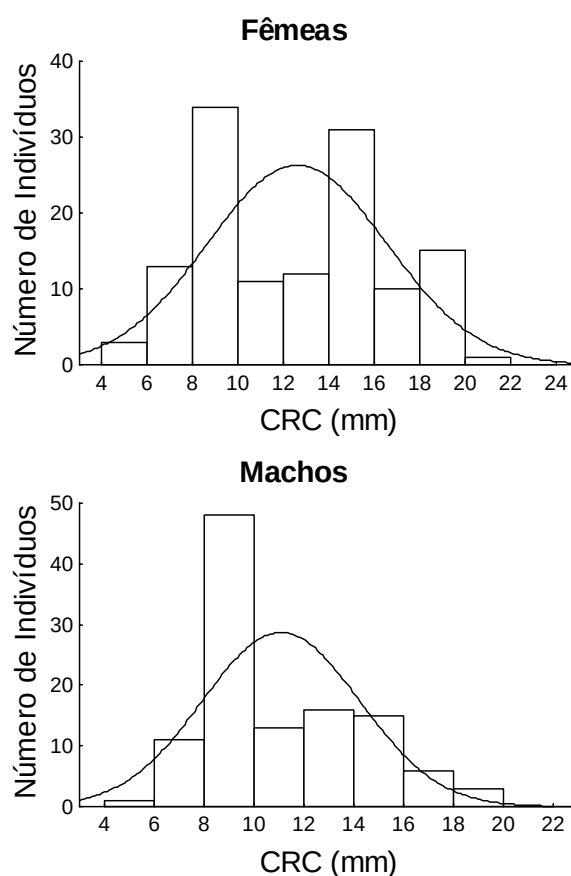


Figura 7 – Histogramas de comprimento rostro-cloacal (CRC) de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, SP.

5.2.3 VARIAÇÃO NA DIETA ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE ADULTOS E JOVENS

Consideraremos, para esta análise, como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas. Consideraremos também como importantes as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25%. Consideraremos ainda as categorias de presas que contribuem com, no mínimo, 20% da dieta como importantes para o predador.

Assim sendo, as principais diferenças qualitativas e quantitativas relativas entre as dietas de machos e de fêmeas foram: **1)** ácaros e formigas como classes de presas numericamente importantes na dieta das fêmeas, mas não na dos machos (Fig. 4A); **2)** a ingestão mais freqüente de formigas e de ácaros pelas fêmeas (Fig. 5A); **3)** a maior taxa numérica média de ingestão de presas das fêmeas (2,9 itens alimentares / predador) em relação aos machos (1,8 item / predador); e **4)** a maior taxa volumétrica média de ingestão de presas dos machos ($70,3 \text{ mm}^3$ de alimento/ g do predador) em relação às fêmeas ($39,4 \text{ mm}^3$ / g). As diferenças entre as freqüências numéricas foram significativas ($d_{\max} = 0,27$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$), assim como as diferenças entre as freqüências de ocorrência ($d_{\max} = 0,20$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,17$, $p < 0,01$). As diferenças entre os volumes ingeridos de cada categoria de presa foram não-significativas ($d_{\max} = 0,11$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$, Fig. 6A).

Foram observadas também importantes diferenças qualitativas e quantitativas relativas entre as dietas de jovens e adultos, dentre as quais citamos as principais a seguir. Isópodes foram volumetricamente importantes na dieta dos jovens, mas não na dos adultos (Fig. 6B). Nota-se, além disso, que a importância das baratas para a dieta dos adultos sob o aspecto de volume relativo ingerido é, não somente maior do que para os jovens, como também que este tipo de presa é predominante em sua dieta (Fig. 6B). Por outro lado, jovens ingeriram um maior volume de besouros que os adultos (Fig. 6B). Essas diferenças entre os volumes relativos de cada tipo de presa foram significativas ($d_{\max} = 0,64$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,19$; $p < 0,01$). Não há diferenças significativas entre os números de itens ingeridos de cada categoria de presa ($d_{\max} = 0,07$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$; Fig. 4B), nem entre as freqüências de ocorrência ($d_{\max} = 0,08$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,13$, $p > 0,05$; Fig. 5B). Além disso, a taxa volumétrica média de ingestão de presas dos adultos é maior ($48,6 \text{ mm}^3$ / g) do que a dos jovens ($17,6 \text{ mm}^3$ / g).

Nota-se que em situações de altas densidades populacionais (Tabela 1) as fêmeas ingeriram uma maior variedade de itens alimentares (13 categorias, contra sete ingeridas pelos machos). No entanto, essa diferença pode se dever ao maior número de fêmeas ($N = 26$) do que de machos ($N = 13$) com conteúdo estomacal. Para excluirmos esse efeito, consideramos nas análises estatísticas apenas as categorias principais de itens alimentares (oito categorias). Assim sendo, foram encontradas diferenças significativas entre as dietas dos machos e das fêmeas entre as frequências relativas numérica ($d_{\max} = 0,23$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,20$, $p < 0,05$) e de ocorrência ($d_{\max} = 0,18$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,15$, $p < 0,05$) das principais categorias de itens alimentares: formigas foram presas numericamente importantes na dieta das fêmeas, e estas as ingeriram frequentemente, porém os machos não as ingeriram. Além disso, isópodes foram numericamente importantes na dieta dos machos, mas não na das fêmeas. As diferenças entre os volumes relativos das principais categorias de itens alimentares ingeridas por machos e fêmeas foram não-significativas ($d_{\max} = 0,07$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,20$, $p > 0,05$). Outras diferenças observadas foram: **1)** as fêmeas apresentaram taxa numérica média de ingestão de presas (3,2 itens / predador) maior que a dos machos (1,7 item / predador); e **2)** os machos apresentaram taxa de ingestão volumétrica média de presas ($64,4 \text{ mm}^3 / \text{g}$) maior que a das fêmeas ($32,0 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Em altas densidades populacionais (Tabela 1), observa-se que adultos comeram um maior volume relativo de baratas do que os jovens, e estes se alimentaram de um maior volume relativo de isópodes e de besouros do que os adultos. Essas diferenças entre os volumes relativos das diferentes classes de presas foram significativas ($d_{\max} = 0,57$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,19$; $p < 0,01$). Não se observa qualquer diferença significativa entre os números relativos ($d_{\max} = 0,17$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$), nem entre as frequências de ocorrência ($d_{\max} = 0,12$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,14$, $p > 0,05$) de cada categoria alimentar consumida por jovens e por adultos. Além disso, adultos possuem uma taxa volumétrica média de ingestão de presas maior ($41,7 \text{ mm}^3 / \text{g}$) que a dos jovens ($17,5 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Em baixas densidades populacionais (Tabela 2), ácaros e formigas foram categorias alimentares numericamente importantes para as fêmeas; porém, formigas não foram consumidas em grande número e ácaros sequer foram ingeridos pelos machos. Essas diferenças foram significativas ($d_{\max} = 0,28$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$; $p < 0,01$). O mesmo pode ser observado em relação à frequência de ocorrência desses tipos de presas. Além

disso, isópodes e colêmbolas apresentaram freqüências de ocorrência importantes na dieta dos machos, mas não na das fêmeas. Aranhas não foram consumidas pelas fêmeas, mas estavam presentes em um número razoável de estômagos de machos. Todas essas diferenças entre freqüências de ocorrência foram significativas ($d_{\max} = 0,22$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,17$; $p < 0,01$). Não se observa qualquer diferença importante entre os volumes relativos dos diferentes tipos de presas capturados por machos e por fêmeas em baixas densidades ($d_{\max} = 0,11$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$; Tabela 2). Nessas localidades, as fêmeas apresentaram taxa numérica média de ingestão de presas maior (2,5 itens / predador) que a dos machos (1,9 item / predador), porém a taxa volumétrica das fêmeas ($47,7 \text{ mm}^3 / \text{g}$) foi menor que a dos machos ($60,2 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Em baixas densidades (Tabela 2), formigas foram numericamente importantes na dieta de jovens, mas não na de adultos. Do mesmo modo, besouros foram numericamente importantes na dieta de adultos, mas não na de jovens. Essas diferenças entre as freqüências numéricas das diferentes categorias de presas foram significativas ($d_{\max} = 0,21$; $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$; $p < 0,05$). Jovens capturaram colêmbolas e formigas mais freqüentemente que os adultos. Adultos capturaram baratas com freqüência importante, porém o mesmo não foi observado para os jovens. Estes, porém, capturaram pseudo-escorpões com freqüência relativamente alta, mas o mesmo não foi observado para os adultos. Essas diferenças entre as freqüências de ocorrência foram significativas ($d_{\max} = 0,18$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,16$; $p < 0,01$). Nota-se também que baratas foram volumetricamente importantes para os adultos, mas não para os jovens. Além disso, baratas constituíram uma maior fração do volume da dieta dos adultos, predominando sobre as demais categorias, o que não se observou para os jovens, que apresentaram dieta mais equilibrada, constituída predominantemente por aranhas, baratas, besouros, formigas e percevejos. Todas essas diferenças entre volumes relativos das diferentes classes de itens alimentares foram significativas ($d_{\max} = 0,39$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$; $p < 0,01$). Por fim, os jovens possuem maior taxa numérica média de ingestão de presas (3,6 itens / predador) em relação aos adultos (2,2 itens / predador), mas sua taxa volumétrica média de ingestão de presas é menor ($18,6 \text{ mm}^3 / \text{g}$) que a dos adultos ($52,6 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Para compreendermos melhor a ecologia dessa espécie, comparamos as dietas nas diferentes situações de densidade (Tabelas 1 e 2), encontrando diferenças significativas apenas entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,34$; $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$; $p < 0,01$) de cada

categoria de presa para os jovens e entre as frequências de ocorrência ($d_{\max} = 0,32$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,19$, $p < 0,01$) e numéricas ($d_{\max} = 0,30$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) de cada categoria de presa para os machos. Em habitats onde ocorrem em alta densidade populacional, os jovens ingeriram um maior volume relativo de isópodes. Os machos apresentaram dieta muito distinta nas diferentes situações de densidade populacional: em altas densidades eles ingeriram ácaros em grande número e com alta frequência, ingeriram muitos isópodes, não ingeriram formigas e ingeriram colêmbolas apenas eventualmente; em baixas densidades eles não ingeriram ácaros e ingeriram poucos isópodes, formigas com frequência considerável e colêmbolas com grande frequência. Além disso, observamos que: **1)** as fêmeas apresentaram taxa numérica média de captura de presas maior em altas densidades (3,2 itens / predador) do que em baixas densidades (2,5 itens / predador); **2)** os jovens apresentaram taxa numérica média de captura de presas maior em baixas densidades (3,6 itens / predador) do que em altas densidades (2,6 itens / predador); **3)** os machos se alimentaram mais frequentemente em baixas densidades (89,5% de estômagos não-vazios) do que em altas densidades (50% de estômagos não-vazios); **4)** as fêmeas apresentaram taxa volumétrica de ingestão de presas maior em baixas densidades ($32,0 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que em altas densidades ($47,7 \text{ mm}^3 / \text{g}$); **5)** os adultos apresentaram taxa volumétrica de ingestão de presas maior em baixas densidades ($32,0 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que em altas densidades ($47,7 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

5.2.4 RELAÇÕES DE TAMANHO ENTRE PRESAS E PREDADORES

Embora significativas, as variáveis biométricas de *E. parvus* em geral explicam uma pequena porcentagem das variações das variáveis biométricas das presas encontradas nos seus estômagos: perímetro da presa e a largura da boca do predador, $R^2 = 0,10$, $F_{[1; 239]} = 26,22$, $p \ll 0,01$ (Fig 8A); comprimento da presa e o comprimento rostro-cloacal do predador, $R^2 = 0,07$, $F_{[1;239]} = 19,09$, $p \ll 0,01$ (Fig 8B); volume da presa e a massa fresca do predador, $R^2 = 0,12$, $F_{[1;238]} = 32,17$, $p \ll 0,01$ (Fig 8C). Não foram observadas mudanças ontogenéticas na dieta (para o perímetro da presa e a largura da boca do predador, $t = 0,115$, $p > 0,9$; para o comprimento da presa e o comprimento rostro-cloacal do predador, $t = 0,271$, $p > 0,7$; e para o volume da presa e a massa fresca do predador, $t = 0,531$, $p > 0,50$).

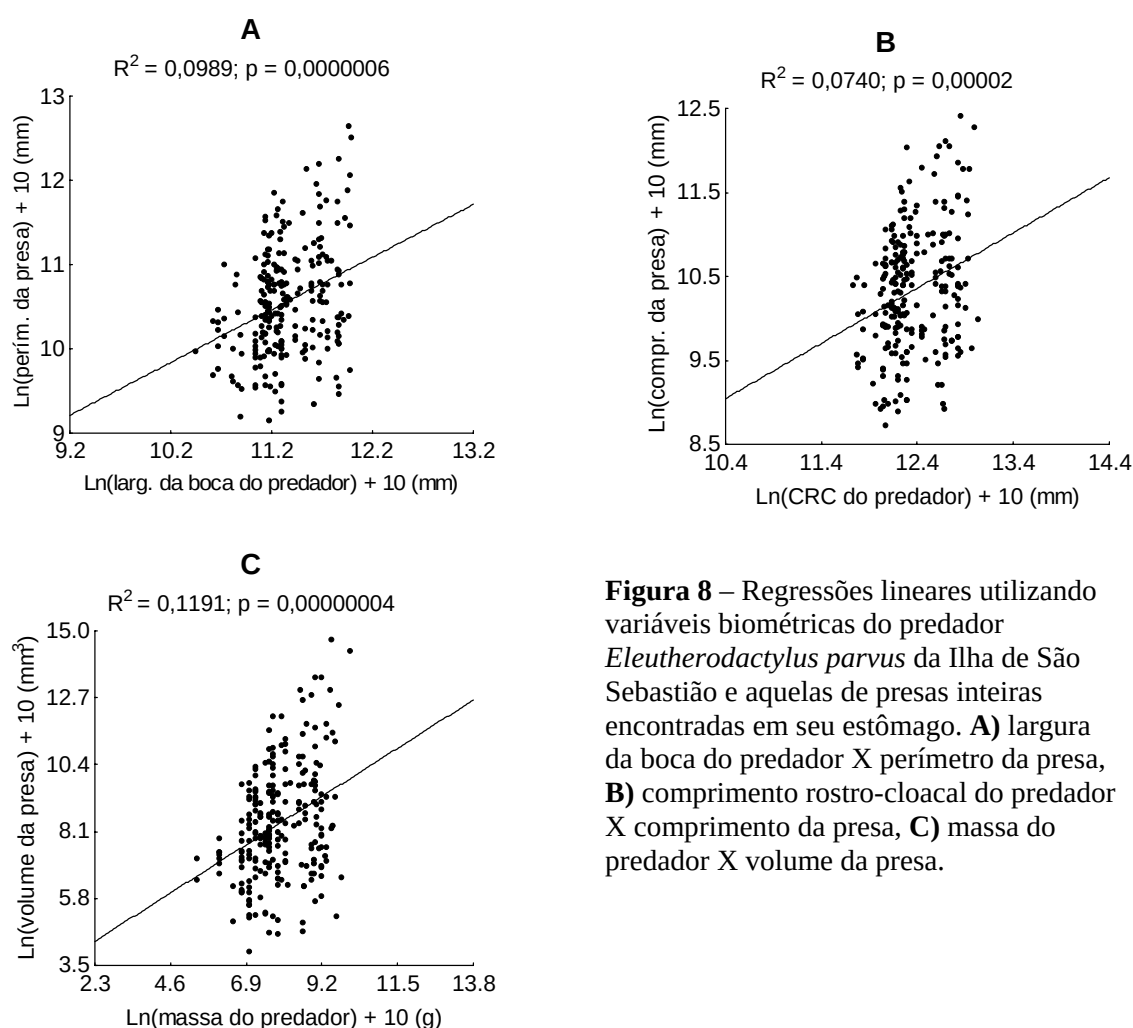


Figura 8 – Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago. **A)** largura da boca do predador X perímetro da presa, **B)** comprimento rostro-cloacal do predador X comprimento da presa, **C)** massa do predador X volume da presa.

5.2.5. ANÁLISES DE NICHOS ALIMENTAR E SOBREPOSIÇÃO DE TAMANHOS

Considerando a população como um todo, *Eleutherodactylus parvus* possui na Ilha de São Sebastião, na estação chuvosa, amplitude de nicho (B_A) igual a 0,30 e diversidade padronizada do volume (DPV) igual a 0,05. Em altas densidades populacionais os valores são semelhantes ($B_A = 0,33$ e $DPV = 0,08$) aos encontrados em baixas densidades ($B_A = 0,38$ e $DPV = 0,05$).

Sem levar em consideração o fator densidade populacional, os nichos alimentares de jovens e adultos são pouco sobrepostos ($O_{jk} = 0,38$), sendo que a amplitude de nicho de ambos é baixa (jovens têm $B_A = 0,31$ e adultos, $B_A = 0,34$). A DPV dos adultos (0,05) é menor que a dos jovens (0,23). Sob situações de baixa densidade populacional, os nichos alimentares de jovens e adultos são razoavelmente sobrepostos ($O_{jk} = 0,52$), sendo que a amplitude de nicho dos adultos ($B_A = 0,43$) é pouco maior do que a dos jovens ($B_A = 0,33$). A DPV dos adultos (0,05) é muito menor que a dos jovens (0,48). Sob altas densidades populacionais, a sobreposição de nicho alimentar entre jovens e adultos é baixa ($O_{jk} = 0,34$), assim como as amplitudes de nicho de jovens ($B_A = 0,37$) e adultos ($B_A = 0,33$). A DPV dos jovens é baixa (0,21), mas a dos adultos é ainda menor (0,07).

Sem levar em consideração o fator densidade populacional, os nichos alimentares de machos e de fêmeas são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,99$), sendo que a amplitude de nicho dos machos ($B_A = 0,48$) é pouco maior do que a das fêmeas ($B_A = 0,33$). A DPV de ambos é baixa (fêmeas = 0,06; machos = 0,05). Sob baixas densidades populacionais, machos e fêmeas apresentam alta sobreposição de nicho alimentar ($O_{jk} = 0,98$), sendo que machos têm nicho um pouco mais amplo ($B_A = 0,56$) do que fêmeas ($B_A = 0,45$). No entanto, a DPV de ambos é semelhante (machos = 0,07; fêmeas = 0,06). Sob altas densidades populacionais, os nichos de machos e de fêmeas são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,99$), sendo que machos têm nicho mais amplo ($B_A = 0,66$) do que fêmeas ($B_A = 0,44$). A DPV de ambos, no entanto, é baixa (machos = 0,07; fêmeas = 0,10).

As análises de sobreposição de tamanhos indicam que as variâncias das diferenças observadas entre as variáveis morfométricas de machos e fêmeas e de jovens e

adultos não foram significativamente diferentes das esperadas ao acaso (em todos os casos, $p > 0,32$; Tabela 3), independentemente das densidades populacionais.

Tabela 3 – Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos nas diferentes densidades populacionais. (AD) = altas densidades populacionais; (BD) = baixas densidades populacionais.

Diferenças entre	Var. Observada	Var. Esperada
CRCs de machos e de fêmeas (AD)	0,00140	0,00160
CRCs de machos e de fêmeas (BD)	0,00040	0,00050
CRCs de jovens e de adultos (AD)	0,02771	0,03017
CRCs de jovens e de adultos (BD)	0,02597	0,02827
Massas de machos e de fêmeas (AD)	0,00956	0,01040
Massas de machos e de fêmeas (BD)	0,00494	0,00538
Massas de jovens e de adultos (AD)	0,23665	0,25762
Massas de jovens e de adultos (BD)	0,20984	0,22842
Largura da boca de machos e de fêmeas (AD)	0,00142	0,00154
Largura da boca de machos e de fêmeas (BD)	0,00020	0,00021
Largura da boca de jovens e de adultos (AD)	0,02944	0,02295
Largura da boca de jovens e de adultos (BD)	0,02628	0,02048

5.3. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *BRACHYCEPHALUS* SP. (AFF. *NODOTERGA*)

5.3.1 DIETA

Do total de 85 estômagos analisados, 47 (55,3%) continham itens alimentares inteiros ou restos destes. Foi encontrado um total de 179 itens, sendo 112 inteiros e 67 fragmentados. Nos estômagos que continham itens alimentares, o número destes variou de 1 a 42.

Os itens numericamente mais importantes foram ácaros (48,6% dos itens encontrados), besouros (19,6%), pseudo-escorpiões (9,5%) e formigas (8,9%), sendo os 26,5% restantes compostos por percevejos, himenópteros não-formicídeos, aranhas, baratas, colêmbolas, dípteros, isópodes, piolhos, grilos e gafanhotos, e larvas de besouros (Fig. 9). Volumetricamente, os itens mais importantes foram grilos e gafanhotos (38,8% do volume total de itens) e besouros (18,4%) (Fig. 10). Os itens mais constantemente predados foram ácaros (encontrados em 61,7% dos estômagos não-vazios), besouros (48,9%), pseudo-escorpiões (25,5%) e formigas (21,3%) (Fig. 11). Em 700 e 800 m de altitude (Tabela 4), os itens numericamente mais importantes foram ácaros (49,3%) e besouros (20,6%); os itens mais constantemente predados foram ácaros (62,0%), besouros (37,9%), formigas (27,6%) e pseudo-escorpiões (27,6%); e os itens volumetricamente mais importantes foram besouros (37,9%), formigas (22,0%), ácaros (12,6%) e baratas (10,4%). Aos 900 m de altitude (Tabela 4), os itens numericamente mais importantes foram ácaros (46,5%), besouros (16,3%) e pseudo-escorpiões (11,6%); os itens mais constantemente predados foram ácaros (61,1%), besouros (33,3%) e pseudo-escorpiões (22,2%); e os itens volumetricamente mais importantes foram grilos e gafanhotos (47,7%), besouros (16,3%) e pseudo-escorpiões (20,2%).

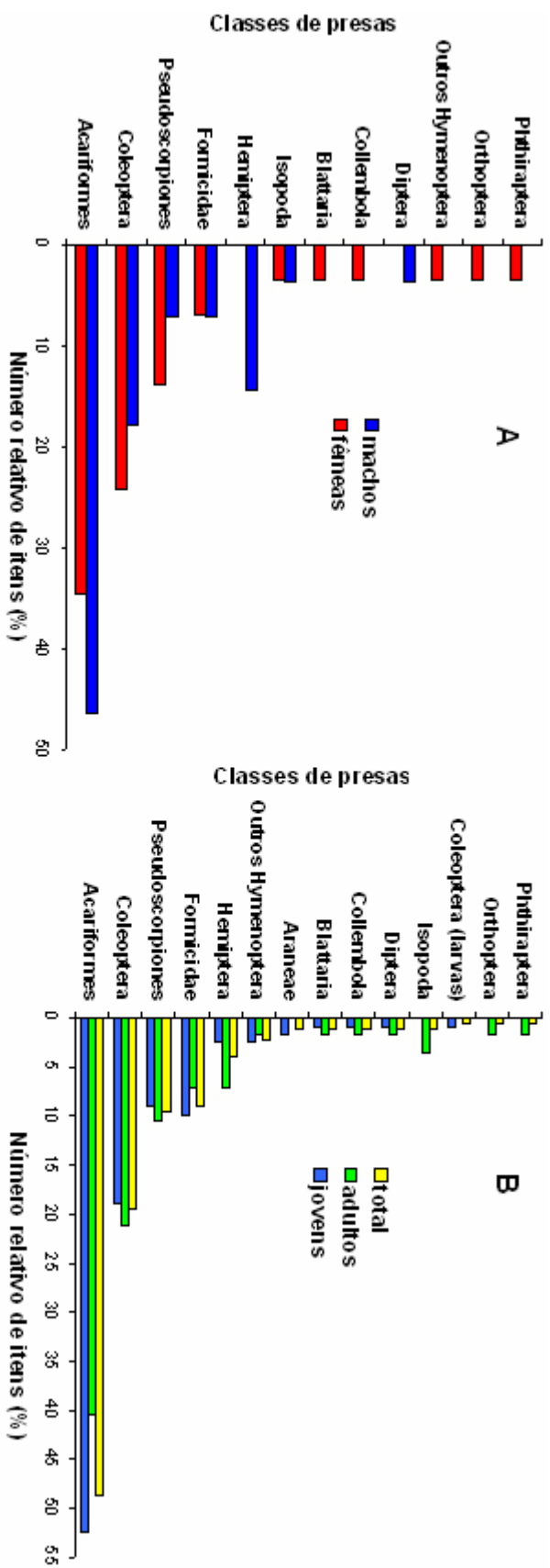


Figura 9 – Abundâncias relativas de itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) da Ilha de São Sebastião, entre adultos e juvenis (20 adultos com 57 itens e 27 juvenis com 122 itens) e para o total de indivíduos (47 *B.* sp. (aff. *nodoterga*) com 179 itens).

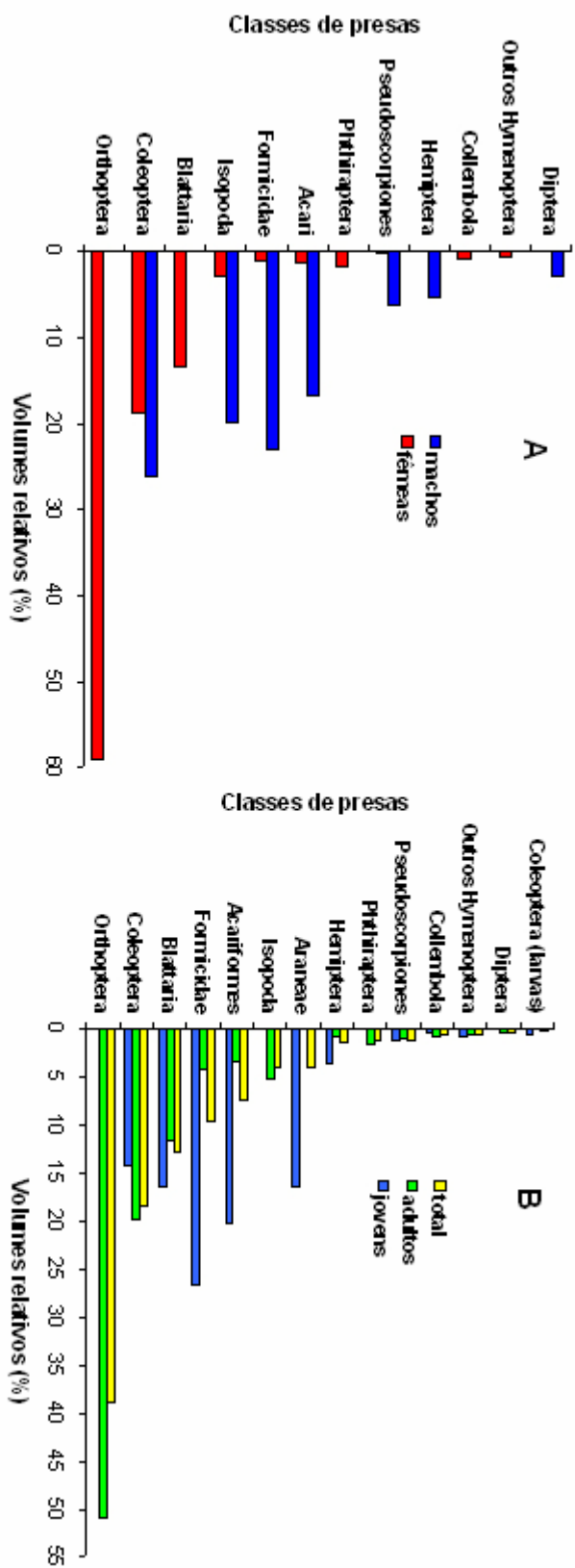


Figura 10 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) da Ilha de São Sebastião, entre adultos e jovens (20 adultos com 57 itens e 27 jovens com 122 itens) e para o total de indivíduos (47 *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) com 179 itens).

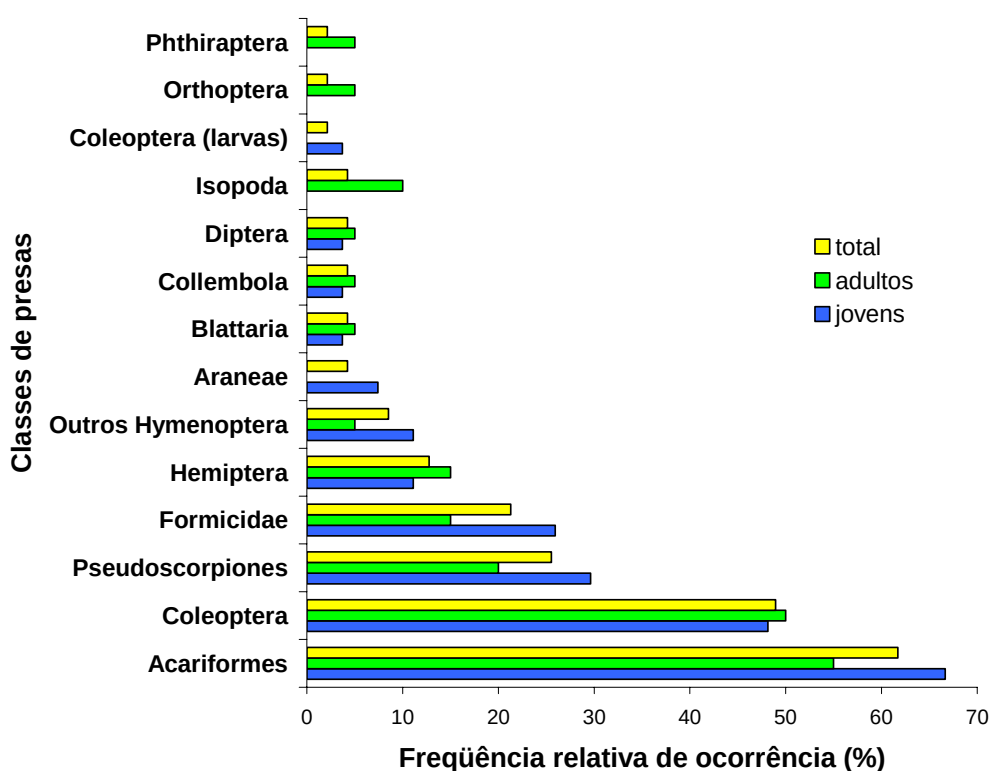


Figura 11 – Frequência relativa de ocorrência de itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) da Ilha de São Sebastião, entre adultos e jovens (20 adultos com 57 itens e 27 jovens com 122 itens) e para o total de indivíduos (47 *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) com 179 itens).

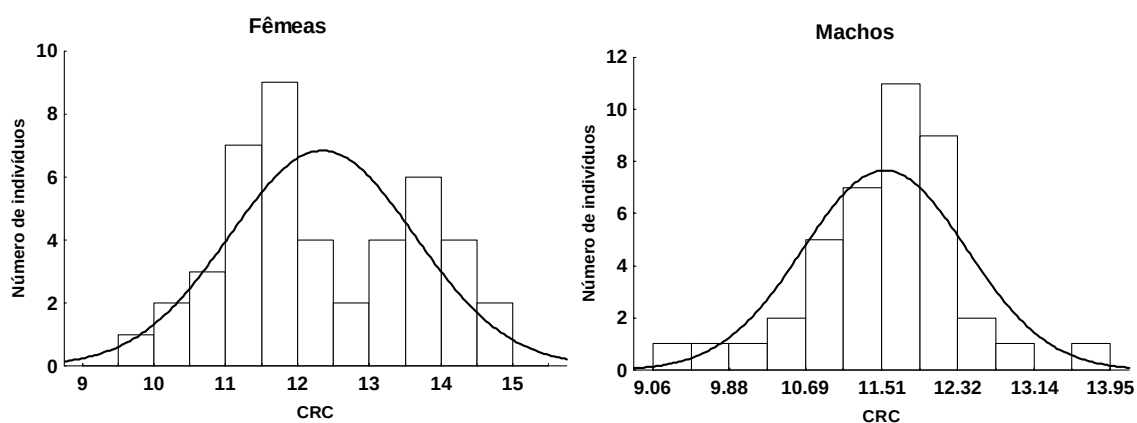


Figura 12 – Histogramas de comprimento rostro-cloacal (CRC) de machos e de fêmeas de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) da Ilha de São Sebastião, SP.

5.3.2 MORFOMETRIA DOS PREDADORES

Os indivíduos dissecados de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) apresentaram CRC mínimo de 9,06 mm e máximo de 14,82 mm. Foram analisados 42 jovens e 43 adultos (19 fêmeas e 24 machos). Foram considerados como sendo jovens as fêmeas que apresentaram CRC inferior a 12,39 mm e os machos que apresentaram CRC inferior a 11,59 mm, tomando como critério a média amostral dos CRCs dos 244 indivíduos medidos (Fig. 12). Há diferença significativa entre os CRCs de machos e de fêmeas adultos ($H_{1,46} = 26,89$; $p < 0,01$), sendo que fêmeas são maiores do que machos (dimorfismo sexual em tamanho). As diferenças entre massas relativas de machos e fêmeas adultos ($H_{1,39} = 0,87$; $p = 0,35$) e de jovens e adultos ($H_{1,77} = 2,59$; $p = 0,11$), e entre larguras relativas das bocas de fêmeas e machos adultos ($H_{1,43} = 0,34$; $p = 0,55$) e de jovens e adultos ($H_{1,85} = 1,81$; $p = 0,18$), não foram significativas.

5.3.3. VARIAÇÃO NA DIETA ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE ADULTOS E JOVENS

A densidade populacional em 900 m de altitude ($32,03$ indivíduos / 100m^2) é significativamente maior ($H_{1,8} = 4,08$; $p = 0,04$) do que em 700 m de altitude ($5,47$ indivíduos / 100m^2). Devido ao número insuficiente de adultos coletados a 700 m com itens alimentares em seus estômagos ($N = 1$, com apenas 1 item alimentar), não foi possível testar as diferenças entre as dietas entre os indivíduos adultos que vivem a 700 e a 900 m de altitude. Assim sendo, as comparações foram feitas entre as faixas de 900 m e a soma das faixas 700 e 800 m. Porém, o baixo número de estômagos de adultos com itens alimentares ($N_{700 \text{ a } 800 \text{ m}} = 10$; $N_{900 \text{ m}} = 10$) nos levou a optar por não compararmos as frequências de ocorrência dos itens alimentares nas análises entre as faixas altitudinais. Assim sendo, as comparações entre jovens e adultos nas diferentes faixas altitudinais também ficam restritas às frequências numéricas e aos volumes relativos de cada categoria de item alimentar. O baixo número de jovens aos 900 m que continham itens alimentares em seus estômagos ($N = 8$) nos levou também a excluirmos o parâmetro frequência de ocorrência das classes de presas das comparações entre as dietas destes nas diferentes altitudes. O baixo número de itens alimentares obtidos nos estômagos de machos ($N = 9$) e de fêmeas ($N = 5$) aos 900 m impede que sejam

realizadas quaisquer comparações consistentes entre suas dietas nesta faixa altitudinal. Devido a isso, também não realizamos as comparações nas faixas 700 + 800 m, já que só fariam sentido se comparadas às análises da faixa de 900 m. Assim sendo, a variação da dieta entre os sexos foi analisada sem considerarmos o gradiente altitudinal. Devido ao baixo número de estômagos de machos ($N = 10$) e de fêmeas ($N = 10$) com itens alimentares, optamos também por não realizar comparações entre as frequências de ocorrência dos itens alimentares.

Assim como para *E. parvus*, consideramos como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas, as diferenças entre taxas de ingestão superiores a 25% e as categorias de presas que contribuem com, no mínimo, 20% da dieta. Assim sendo, não se observam diferenças significativas entre as frequências numéricas ($d_{\max} = 0,14$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$; Fig. 9) de cada categoria de presa nas dietas de machos e de fêmeas. As diferenças significativas ($d_{\max} = 0,65$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) observadas foram: **1)** grilos e gafanhotos constituíram mais da metade do volume total ingerido pelas fêmeas, porém não foram ingeridos pelos machos; **2)** formigas constituíram fração importante do volume total ingerido pelos machos, mas apenas uma pequena fração do volume total ingerido pelas fêmeas; e **3)** fêmeas ingeriram um volume considerável de baratas (item não ingerido pelos machos) e machos ingeriram um volume considerável de ácaros e de isópodes (itens de importância marginal na dieta das fêmeas) (Fig. 10). Além disso, observamos que as fêmeas têm taxa de ingestão volumétrica de presas superior ($10,30 \text{ mm}^3$ de alimento/ g do predador) à dos machos ($2,25 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Comparando as dietas de jovens e adultos não observamos diferenças significativas entre as frequências numéricas ($d_{\max} = 0,12$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$; Fig. 9), nem entre as frequências de ocorrência ($d_{\max} = 0,11$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,16$, $p > 0,05$; Fig. 11) das diferentes classes de presas que compuseram as dietas dos jovens e dos adultos. As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,56$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$; Fig. 10) entre as dietas de jovens e de adultos foram: **1)** a predominância de grilos e gafanhotos na composição do volume total da dieta dos adultos, tipo de presa, esse, não ingerido pelos jovens; **2)** ácaros são presas volumetricamente importantes para a dieta dos jovens, mas não para a dos adultos; **3)** o maior volume relativo de formigas presente nos estômagos dos jovens em relação aos dos adultos; e **4)** aranhas compuseram fração

considerável da dieta dos jovens, mas compuseram apenas uma pequena parte da dieta dos adultos. Além disso, observamos que os jovens possuem taxa numérica de ingestão de presas maior (4,5 itens / predador) que a dos adultos (2,9 itens / predador), porém os indivíduos adultos possuem taxa de ingestão volumétrica de presas superior ($6,88 \text{ mm}^3 / \text{g}$) à dos jovens ($2,13 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Aos 700 e 800 m de altitude (Tabela 4) não foram encontradas diferenças significativas entre as frequências numéricas de cada tipo de presa que constitui as dietas de jovens e adultos ($d_{\max} = 0,12$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,40$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas foram: **1)** baratas constituíram fração importante do volume total da dieta dos jovens, mas não foram ingeridas pelos adultos; e **2)** besouros constituíram a fração predominante do volume total ingerido pelos adultos, mas foram pouco importantes para os jovens. Além disso, adultos têm taxa volumétrica de ingestão de presas superior ($3,50 \text{ mm}^3 / \text{g}$) à dos jovens ($2,04 \text{ mm}^3 / \text{g}$). As principais diferenças encontradas aos 900 m de altitude (Tabela 4) foram: **1)** jovens ingeriram maiores número e volume de ácaros do que os adultos; **2)** besouros foram numericamente importantes para a dieta dos adultos, mas não o foram para a dieta dos jovens; **3)** aranhas constituíram fração importante e formigas constituíram fração considerável do volume total de presas ingeridas pelos jovens, mas não foram ingeridas pelos adultos; **4)** jovens ingeriram maior volume de pseudo-escorpiões do que os adultos; e **5)** grilos e gafanhotos foram responsáveis pela fração predominante do volume total de presas ingeridas pelos adultos, mas não foram ingeridos pelos jovens. Todas as diferenças encontradas foram significativas (frequências numéricas: $d_{\max} = 0,30$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$; frequências volumétricas: $d_{\max} = 0,79$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$). Além disso, adultos têm taxa volumétrica de ingestão de presas superior ($12,05 \text{ mm}^3 / \text{g}$) à dos jovens ($2,31 \text{ mm}^3 / \text{g}$) e jovens têm taxa de ingestão numérica de presas superior (3,6 itens / predador) à dos adultos (1,4 item / predador).

Não foram constatadas diferenças significativas entre as frequências numéricas ($d_{\max} = 0,07$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$) nem entre as frequências de ocorrência ($d_{\max} = 0,12$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,14$, $p > 0,05$) das diferentes classes de presas ingeridas por *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) nas duas faixas altitudinais (Tabela 4). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,66$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas

entre as dietas nas duas faixas altitudinais foram: **1)** *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) ingeriu um maior volume relativo de besouros e formigas em altitudes inferiores; **2)** grilos e gafanhotos constituíram a principal fração do volume total de presas ingeridas a 900 m, mas não foram ingeridos em altitudes inferiores; e **3)** pseudo-escorpiões constituíram fração importante do volume total de presas ingeridas em altitudes inferiores, mas corresponderam apenas a uma pequena porcentagem do volume total ingerido aos 900 m. Além disso, constatamos que *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) ingeriu um maior volume médio ($8,66 \text{ mm}^3 / \text{g}$) e um menor número médio (2,4 itens / predador) de presas aos 900 m do que aos 700 e 800 m de altitude ($2,75 \text{ mm}^3 / \text{g}$ e 4,7 itens / predador). Não foram constatadas diferenças significativas entre as frequências numéricas das diferentes classes de presas ingeridas pelos jovens ($d_{\max} = 0,06$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$) nas duas faixas altitudinais. Constata-se, porém, as seguintes diferenças significativas ($d_{\max} = 0,34$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre os volumes relativos de cada categoria de presa: **1)** baratas foram importantes para a dieta dos jovens nas altitudes inferiores, mas não foram ingeridas aos 900 metros de altitude; **2)** formigas foram importantes para a dieta dos jovens nas altitudes inferiores, mas não aos 900 metros de altitude; **3)** ácaros e aranhas foram importantes para a dieta dos jovens aos 900 metros de altitude, mas não o foram nas altitudes inferiores. Além disso, os jovens ingeriram um maior número relativo de presas em altitudes inferiores (4,9 itens / predador) do que aos 900 metros de altitude (3,6 itens / predador). As diferenças entre as frequências numéricas de cada categoria de presa ingerida pelos adultos nas duas faixas altitudinais não foram significativas ($d_{\max} = 0,16$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,69$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre os volumes relativos de cada categoria de presa ingerida pelos adultos nas duas faixas altitudinais foram: **1)** besouros constituíram a fração predominante do volume total ingerido pelos adultos em altitudes inferiores, porém corresponderam a apenas uma pequena porcentagem do volume total ingerido por eles aos 900 m; e **2)** grilos e gafanhotos formaram a maior parte do volume ingerido pelos adultos aos 900 m, mas não foram predados em altitudes inferiores. Além disso, os adultos ingeriram um maior número relativo (4,3 itens / predador) e um menor volume relativo ($3,50 \text{ mm}^3 / \text{g}$) em altitudes inferiores do que aos 900 metros de altitude (1,4 itens / predador e $12,05 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

5.3.4. RELAÇÕES DE TAMANHO ENTRE PRESAS E PREDADORES

Não achamos correlação significativa entre as variáveis biométricas de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) e quaisquer das variáveis biométricas das presas encontradas nos seus estômagos: perímetro da presa e a largura da boca do predador, $F_{[1; 110]} = 0,01$, $p > 0,91$; comprimento da presas e o CRC do predador, $F_{[1;110]} = 0,72$, $p > 0,39$; e o volume da presa e a massa fresca do predador, $F_{[1;93]} = 0,42$, $p > 0,51$ (Figura 13).

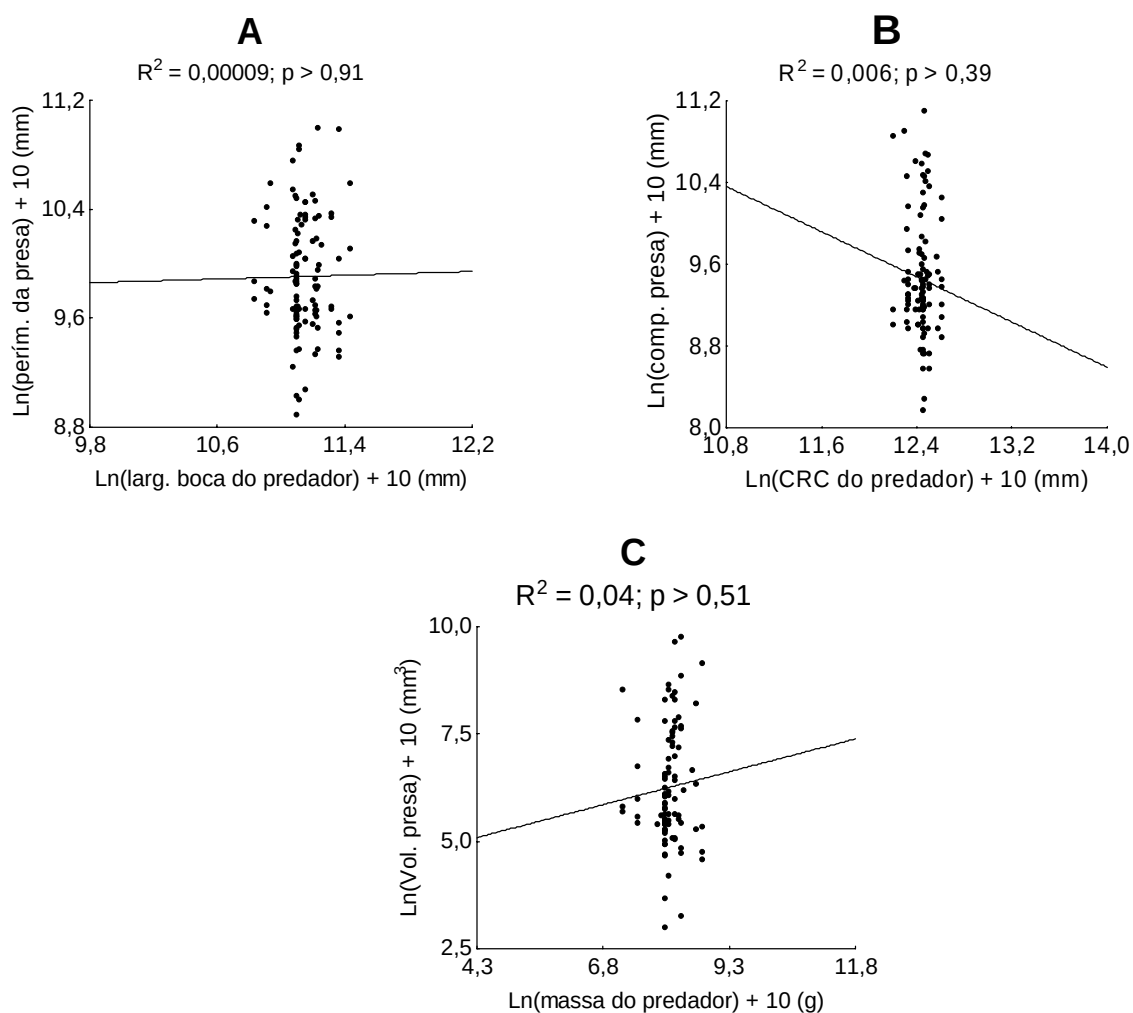


Figura 13 – Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago. **A)** largura da boca do predador X perímetro da presa, **B)** comprimento rostro-cloacal do predador X comprimento da presa, **C)** massa do predador X volume da presa.

5.3.5. ANÁLISES DE NICHOS ALIMENTAR E SOBREPOSIÇÃO DE TAMANHOS

Devido aos problemas de amostragem já referidos anteriormente (vide seção 5.3.3. VARIAÇÃO NA DIETA ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE ADULTOS E JOVENS) não procedemos às análises dos nichos alimentares de machos e de fêmeas nas duas faixas altitudinais.

Considerando a população como um todo, durante a estação chuvosa, *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) possui na Ilha de São Sebastião amplitude de nicho (B_A) igual a 0,18 e diversidade padronizada do volume (DPV) igual a 0,27. Os valores de amplitude de nicho e diversidade padronizada do volume variam pouco nas duas faixas altitudinais (700 e 800 m: $B_A = 0,23$ e $DPV = 0,35$; 900 m: $B_A = 0,30$ $DPV = 0,27$).

Os nichos alimentares dos machos e das fêmeas são pouco sobrepostos ($O_{jk} = 0,21$), sendo que a amplitude de seus nichos atinge um valor mediano (machos: $B_A = 0,43$; fêmeas: $B_A = 0,42$). A DPV dos machos (0,69) é maior que a das fêmeas (0,16).

Os nichos alimentares de jovens e adultos desta espécie são pouco sobrepostos ($O_{jk} = 0,27$), sendo suas amplitudes baixas (jovens: $B_A = 0,20$ e adultos: $B_A = 0,30$). No entanto, jovens possuem DPV superior (0,44) à dos adultos (0,20). Aos 700 e 800 m de altitude, jovens e adultos possuem nichos razoavelmente sobrepostos ($O_{jk} = 0,55$), com amplitudes baixas (jovens: $B_A = 0,23$ e adultos: $B_A = 0,36$). Jovens possuem dieta volumetricamente mais diversificada ($DPV = 0,45$) do que adultos ($DPV = 0,22$). Aos 900 m de altitude, os nichos alimentares de jovens e adultos praticamente não se sobrepõem ($O_{jk} = 0,04$). Adultos possuem nicho mais amplo ($B_A = 0,65$) do que jovens ($B_A = 0,31$), mas a dieta dos jovens é volumetricamente mais diversificada ($DPV = 0,52$) do que a dos adultos ($DPV = 0,31$).

As análises de sobreposição de tamanhos indicam que as variâncias das diferenças observadas entre as variáveis morfométricas de machos e fêmeas e de jovens e adultos não foram significativamente diferentes das esperadas ao acaso (em todos os casos, $p > 0,32$; Tabela 5).

Tabela 5 – Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos, ao longo do gradiente altitudinal (valor entre parênteses).

Diferenças entre	Var. Observada	Var. Esperada
CRCs de machos e de fêmeas (700 e 800 m)	0,00091	0,00099
CRCs de machos e de fêmeas (900 m)	0,00171	0,00186
CRCs de jovens e de adultos (700 e 800 m)	0,00119	0,00130
CRCs de jovens e de adultos (900 m)	0,00255	0,00199
Massas de machos e de fêmeas (700 e 800 m)	0,00344	0,00375
Massas de machos e de fêmeas (900 m)	0,01403	0,01527
Massas de jovens e de adultos (700 e 800 m)	0,00781	0,00608
Massas de jovens e de adultos (900 m)	0,02169	0,01691
Largura da boca de machos e de fêmeas (700 e 800 m)	0,00087	0,00094
Largura da boca de machos e de fêmeas (900 m)	0,00127	0,00138
Largura da boca de jovens e de adultos (700 e 800 m)	0,00097	0,00076
Largura da boca de jovens e de adultos (900 m)	0,00251	0,00196

5.4. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS*

5.4.1. DIETA

Nos 86 estômagos analisados, dos quais 77 (89,5%) continham alimento, foram encontrados 443 itens alimentares, sendo 279 inteiros e 164 fragmentados. Nos estômagos que continham itens, o número destes variou de 1 a 23.

Os itens numericamente mais importantes foram formigas (52,1% dos itens encontrados), ácaros (12,6%) e besouros (8,1%), sendo os demais 27,2% compostos por isópodes, colêmbolas, aranhas, baratas, caramujos, pseudoescorpiões, larvas de besouros, himenópteros não-formicídeos, diplópodes, dípteros, percevejos, grilos e gafanhotos, quilópodes, cigarrinhas, cupins, larvas de lepidópteros, microcorrífios, piolhos, plecópteros, psocópteros e zorápteros (Fig. 14B). Entre 0 e 200 m de altitude (Tabela 6), os mesmos itens foram os numericamente mais importantes nas diferentes faixas altitudinais (formigas = 58,3%, ácaros e besouros = 9,9%). Entre 300 e 500 m (Tabela 7) os itens numericamente mais importantes foram formigas (44,0%) e ácaros (16,3%). Os itens mais constantemente predados foram formigas (encontrados em 64,9% dos estômagos não-vazios), ácaros (36,4%) e besouros (32,5%) (Fig. 15B). Os mesmos itens foram os mais constantemente predados entre 0 e 200 m de altitude (formigas = 66,0, besouros = 38,3% e ácaros = 36,2%; Tabela 6). Entre 300 e 500 m (Tabela 7) os itens mais constantemente predados foram formigas (63,3%), isópodes (43,3%) e ácaros (36,7%). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (45,7% do volume total de itens), aranhas (17,6%) e isópodes (15,3%) (Fig. 16B). Entre 0 e 200 m (Tabela 6) os mesmos itens foram os volumetricamente mais importantes (baratas = 39,7%, aranhas = 26,0% e isópodes = 12,0%), assim como entre 300 e 500 m (baratas = 51,2%, isópodes = 18,4% e aranhas = 9,9%; Tabela 7).

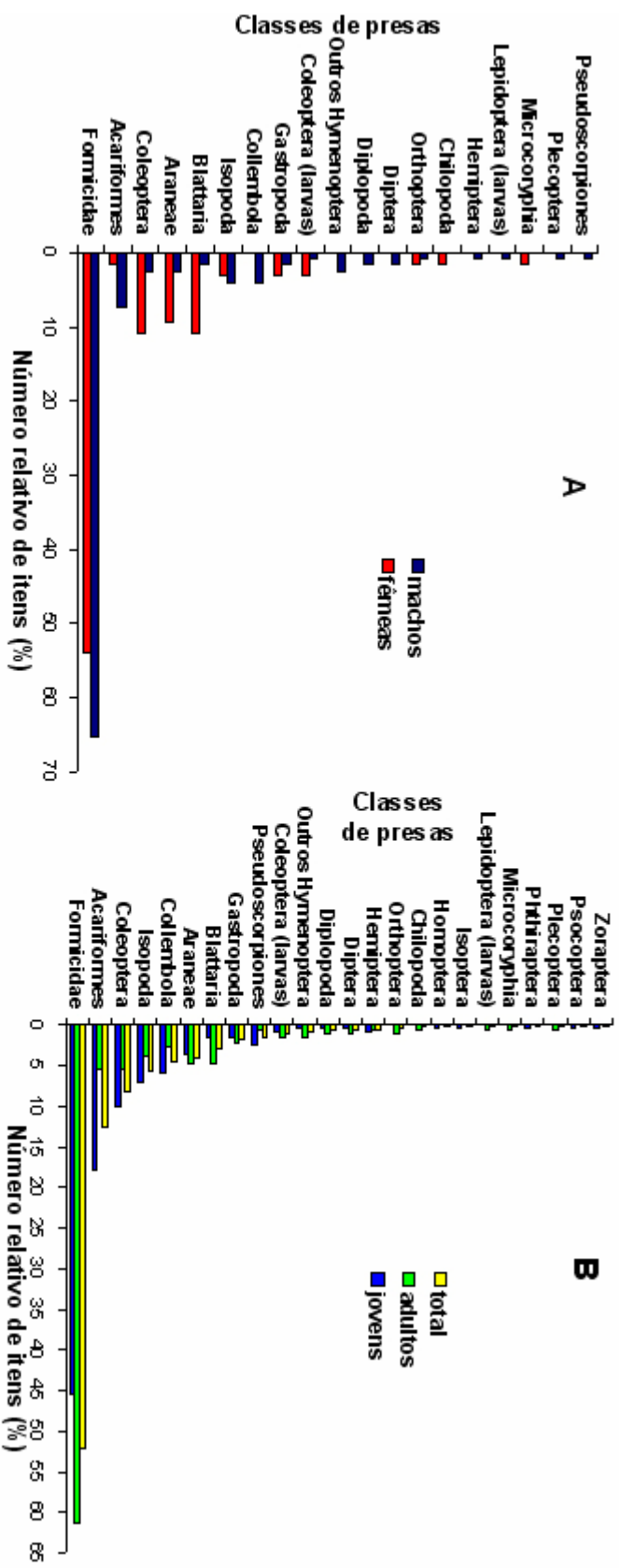


Figura 14 – Abundâncias relativas dos itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (16 machos com 121 itens alimentares; 21 fêmeas com 65 itens) e (B) entre adultos e jovens (37 adultos com 186 itens e 40 jovens com 257 itens) e para o total de indivíduos (77 *Leptodactylus* cf. *marmoratus* com 443 itens).

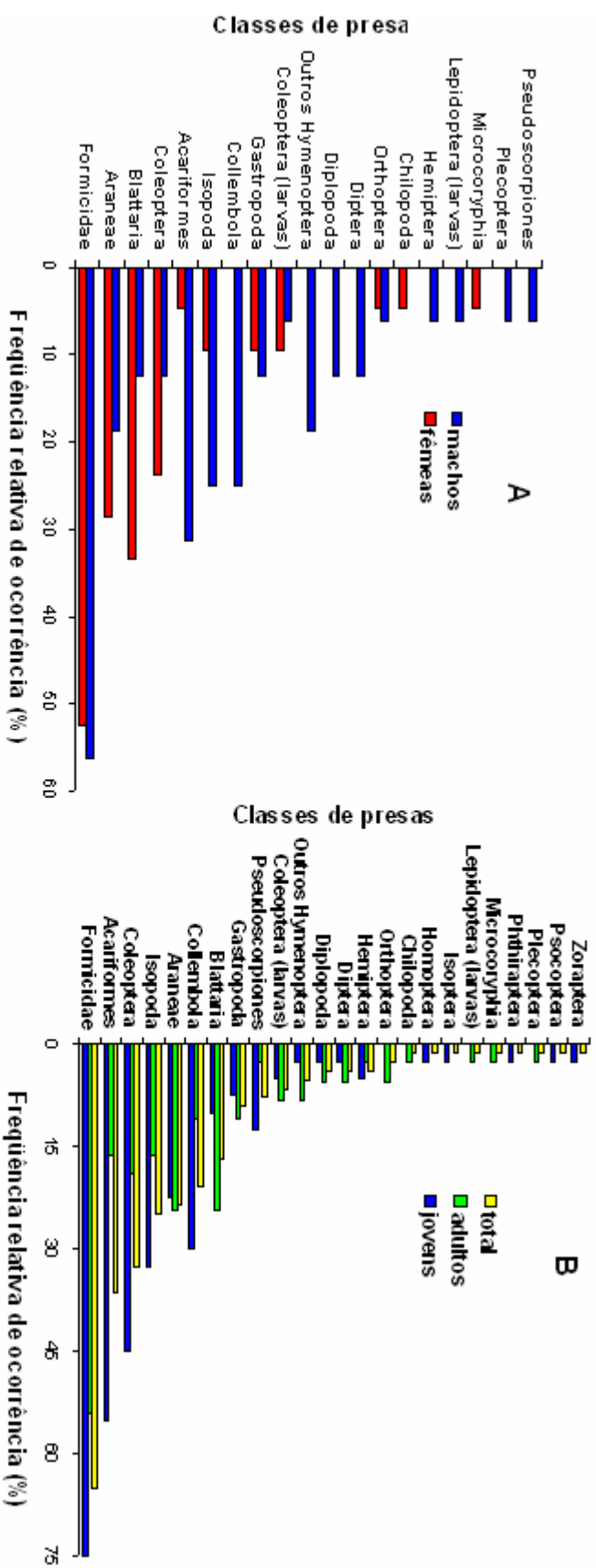


Figura 15 – Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (16 machos com 121 itens alimentares, 21 fêmeas com 65 itens) e (B) entre adultos e jovens (37 adultos com 186 itens alimentares e 40 jovens com 257 itens) e para o total de indivíduos (77 *Leptodactylus* cf. *marmoratus* com 443 itens alimentares).

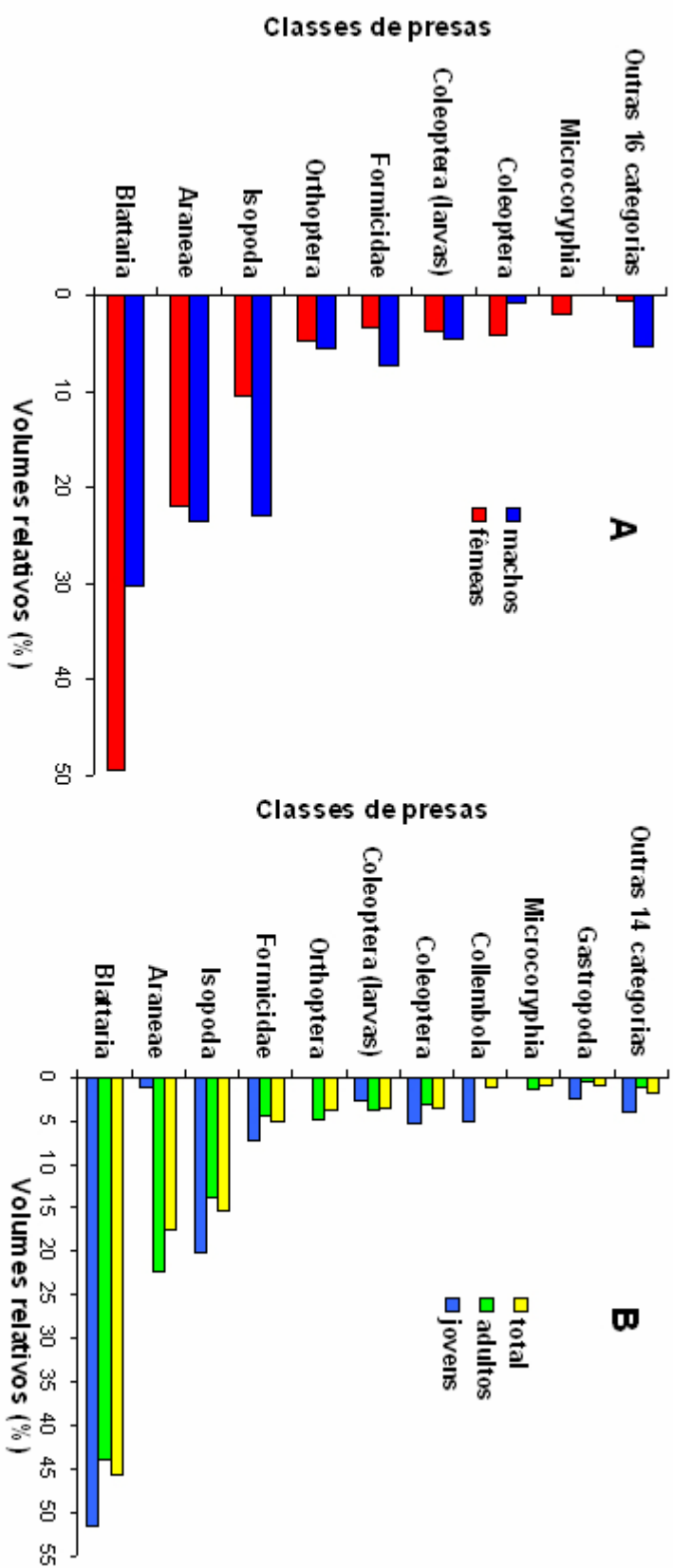


Figura 16 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Leptodactylus cf. marmoratus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (16 machos com 121 itens alimentares; 21 fêmeas com 65 itens) e (B) entre adultos e jovens (37 adultos com 186 itens e 40 jovens com 257 itens) e para o total de indivíduos (77 *Leptodactylus cf. marmoratus* com 443 itens).

Tabela 7 – Dieta de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* nas faixas entre 300 e 500 metros de altitude. O sinal “-” indica a ausência do item na dieta. FR (%) = Frequência relativa de ocorrência N (%) = Frequência numérica relativa, V (%) = Volume relativo.

Itens	Machos (N = 8)		Fêmeas (N = 7)		Jovens (N = 15)		Adultos (N = 15)		Total (N = 50)	
	N (%)	V (%)	N (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)
Acariformes	8,00	0,26	-	-	25,25	53,33	1,49	6,52	20,00	0,10
Araneae	2,67	24,36	5,88	6,35	5,05	33,33	1,24	3,26	20,00	12,92
Blattaria	1,33	26,32	23,53	63,61	2,02	13,33	54,67	5,43	33,33	50,01
Coleoptera	-	-	23,53	8,72	7,07	33,33	2,97	4,35	13,33	5,54
Coleoptera (larvas)	-	-	5,88	4,11	2,02	13,33	4,62	1,09	6,67	2,61
Collembola	4,00	0,20	-	-	9,09	40,00	0,78	3,26	13,33	0,07
Diplapoda	1,33	0,48	-	-	1,01	6,67	0,17	1,09	6,67	0,25
Diptera	1,33	0,41	-	-	-	-	-	1,09	6,67	0,15
Formicidae	69,33	7,93	23,53	0,86	28,28	73,33	4,18	60,87	53,33	3,44
Gastropoda	2,67	1,76	5,88	0,51	3,03	13,33	3,32	3,26	20,00	0,96
Hemiptera	-	-	-	-	1,01	6,67	0,73	-	-	-
Homoptera	-	-	-	-	1,01	6,67	0,24	-	-	-
Isopoda	5,33	35,43	5,88	5,08	11,11	60,00	24,73	5,43	26,67	16,15
Isoptera	-	-	-	-	1,01	6,67	0,66	-	-	-
Lepidoptera (larvas)	1,33	2,12	-	-	-	-	-	1,09	6,67	0,77
Orthoptera	-	-	5,88	10,77	-	-	-	1,09	6,67	6,84
Outras Hymenoptera	2,67	0,53	-	-	-	-	-	2,17	13,33	0,19
Pseudoscorpiones	-	-	-	-	2,02	13,33	0,09	-	-	-
Psocoptera	-	-	-	-	1,01	6,67	0,10	-	-	-

5.4.2 MORFOMETRIA DOS PREDADORES

Os indivíduos dissecados de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* apresentaram CRC mínimo de 8,00 mm e máximo de 24,44 mm. Foram analisados 43 jovens e 43 adultos (25 fêmeas e 18 machos). Foram considerados jovens os machos que apresentaram CRC inferior a 11,92 mm e as fêmeas que apresentaram CRC inferior a 15,72 mm, tomando como critério a média amostral dos CRCs dos 86 indivíduos medidos (Fig. 17). Há diferença significativa entre os CRCs de machos e de fêmeas adultos ($H_{1,43} = 29,86$; $p \ll 0,01$), sendo que as fêmeas são, em média, maiores que os machos. Há também diferenças significativas entre as larguras relativas das bocas de machos e de fêmeas adultos ($H_{1,43} = 11,75$; $p = 0,0006$) e entre as de jovens e adultos ($H_{1,86} = 17,95$; $p \ll 0,01$), sendo que os machos têm boca relativamente mais larga que as fêmeas e os jovens têm-na relativamente mais larga que os adultos. As diferenças entre massas relativas de machos e de fêmeas adultos ($H_{1,43} = 0,30$; $p = 0,58$), e entre jovens e adultos ($H_{1,86} = 0,22$; $p = 0,64$), não foram significativas.

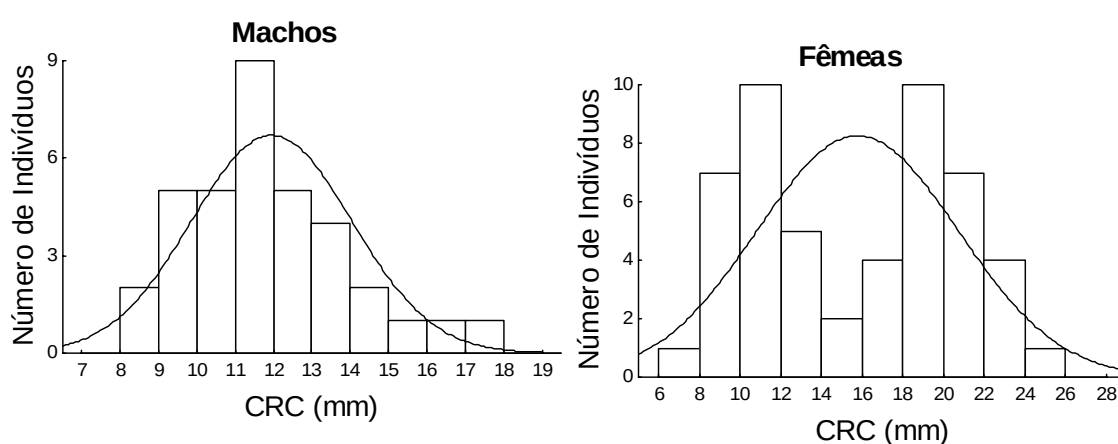


Figura 17 – Histogramas de comprimento rostro-cloacal de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* da Ilha de São Sebastião, SP.

5.4.3. VARIAÇÃO NA DIETA ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE ADULTOS E JOVENS

A densidade populacional de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* ao longo do gradiente altitudinal é pouco variável em relação às outras espécies. Logo, assim como foi feito para *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), as análises para esta espécie levarão em conta o gradiente altitudinal, ao invés da densidade. Visando a obtenção de um número suficiente de itens alimentares para procedermos às análises, dividimos o gradiente altitudinal em duas faixas: 0 a 200 m e 300 a 500 m. Devido ao baixo número de fêmeas ($N = 7$) e de machos ($N = 10$) com itens nos estômagos entre 300 e 500 m de altitude, optamos por não comparar as frequências de ocorrência entre as classes de presa que constituíram as dietas de machos e de fêmeas nas duas faixas altitudinais. Assim como para *E. parvus* e *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), consideraremos relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas; as diferenças entre taxas de ingestão superiores a 25% e as categorias de presas que contribuem com, no mínimo, 20% da dieta.

Assim sendo, não se observam diferenças significativas ($d_{\max} = 0,17$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p < 0,05$) entre frequências numéricas das classes de presas que constituíram as dietas dos machos e das fêmeas (Fig. 14A). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,38$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,15$, $p < 0,01$) entre as frequências relativas de ocorrência das classes de presas consumidas por machos e por fêmeas (Fig. 15A) foram: **1)** machos ingeriram ácaros mais frequentemente que as fêmeas; **2)** colêmbolas foram ingeridos com taxa de frequência importante pelos machos, mas não foram ingeridos pelas fêmeas; **3)** fêmeas ingeriram baratas mais frequentemente do que os machos; **4)** besouros foram consumidos com taxa de frequência relevante pelas fêmeas, mas não pelos machos; e **5)** machos consumiram isópodes com taxa de frequência relevante, o que não se observou para as fêmeas. As diferenças observadas entre os volumes relativos de cada categoria de presa ingerida pelos machos e pelas fêmeas não foram significativas ($d_{\max} = 0,1919$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,1923$, $p > 0,05$; Fig. 16A). No entanto, constatamos que os machos ingeriram número (7,6 itens / predador) e volume (68,04 mm³ de alimento / g do predador) médios de presas superior ao que as fêmeas ingeriram (3,1 itens / predador e 41,57 mm³ / g).

Não foram encontradas diferenças significativas nem entre as freqüências numéricas ($d_{\max} = 0,16$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$; Fig. 14B) nem entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,14$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$; Fig. 16B) das diferentes categorias de itens alimentares que compuseram as dietas de jovens e de adultos. Foram observadas as seguintes diferenças significativas ($d_{\max} = 0,19$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,14$, $p < 0,01$) entre as freqüências de ocorrência das diferentes classes de itens alimentares que compuseram as dietas de jovens e de adultos (Fig. 15B): **1)** jovens ingeriram formigas, ácaros e besouros mais freqüentemente do que os adultos; **2)** isópodes e colêmbolas foram classes de presas ingeridas com taxas de freqüência relevantes pelos jovens, mas não pelos adultos; e **3)** baratas foram consumidas com freqüência relevante pelos adultos, mas não pelos jovens. Além disso, constatamos que os jovens ingeriram, em média, mais presas (6,4 itens / predador) do que os adultos (5,0 itens / predador).

Entre 0 e 200 m de altitude (Tabela 6), não encontramos diferenças significativas nem entre as freqüências numéricas ($d_{\max} = 0,10$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$), nem entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,16$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$) das classes de presas que compuseram as dietas de machos e de fêmeas. Contudo, os machos ingeriram, em média, maior número (5,8 itens / predador) e volume ($56,41 \text{ mm}^3 / \text{g}$) de presas do que as fêmeas (3,4 itens / predador e $38,05 \text{ mm}^3 / \text{g}$). Também não encontramos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,09$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$) entre as freqüências numéricas das categorias de presas que compuseram as dietas de jovens e de adultos. No entanto, os jovens ingeriram em média mais presas (6,3 itens / predador) do que os adultos (4,3 itens / predador). Entre as freqüências de ocorrência, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,13$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,12$, $p < 0,05$) foram: **1)** jovens ingeriram ácaros, besouros e formigas mais freqüentemente que os adultos; **2)** jovens ingeriram colêmbolas com freqüência relevante, mas o mesmo não foi observado para os adultos; e **3)** aranhas foram ingeridas pelos adultos com freqüência relevante, mas não o foram pelos jovens. Entre os volumes relativos de cada categoria de item alimentar, a principal diferença significativa ($d_{\max} = 0,30$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) foi que adultos ingeriram maior volume relativo de aranhas do que os jovens.

Entre 300 e 500 m de altitude (Tabela 7), as principais diferenças significativas entre os números relativos de itens ($d_{\max} = 0,47$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) das classes de presas que compuseram as dietas de machos e de fêmeas foram: **1)** machos ingeriram

um maior número relativo de formigas em relação às fêmeas; **2)** fêmeas ingeriram um maior número relativo de baratas em relação aos machos; e **3)** besouros foram numericamente importantes na dieta das fêmeas, mas não foram ingeridos pelos machos. Além disso, machos ingeriram, em média, maior número de presas (9,4 itens / predador) do que as fêmeas (2,4 itens / predador). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,32$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre os volumes relativos das classes de presas que compuseram as dietas de machos e de fêmeas foram: **1)** fêmeas ingeriram maior volume relativo de baratas em relação aos machos; **2)** machos ingeriram maior volume relativo de isópodes em relação às fêmeas; e **3)** aranhas compuseram parcela relevante do volume total de presas ingerido pelos machos, porém compuseram apenas uma pequena porcentagem do volume total ingerido pelas fêmeas. Além disso, machos ingeriram maior volume médio de presas ($77,30 \text{ mm}^3 / \text{g}$) em relação às fêmeas ($47,66 \text{ mm}^3 / \text{g}$). As diferenças encontradas entre as freqüências de ocorrência das classes de presas ingeridas por jovens e por adultos não foram significativas ($d_{\max} = 0,07$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,11$, $p > 0,05$), assim como as diferenças encontradas entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,10$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,27$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as freqüências numéricas das classes de presas ingeridas por jovens e por adultos foram: **1)** adultos ingeriram não somente maior número de formigas do que os jovens, como também este tipo de presa foi predominante em sua dieta; e **2)** ácaros compuseram fração relevante do número total de presas ingeridas pelos jovens, mas tiveram importância marginal para a dieta dos adultos.

Ao compararmos as duas faixas altitudinais não encontramos diferenças significativas nem entre as freqüências numéricas ($d_{\max} = 0,08$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$), nem entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,16$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$) das classes de presas que compuseram a dieta de *Leptodactylus marmoratus*. Contudo, *L. cf. marmoratus* ingeriu um maior volume médio de presas entre 300 e 500 m ($58,42 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que entre 0 e 200 m de altitude ($40,23 \text{ mm}^3 / \text{g}$). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,118$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,116$, $p < 0,05$) entre as freqüências de ocorrência relativas das classes de presas ingeridas por esta espécie foram: **1)** isópodes foram ingeridos com maior freqüência entre 300 e 500 m do que entre 0 e 200 m de

altitude; e **2)** colêmbolas e baratas foram ingeridas com frequência relevante entre 300 e 500 m, mas não o foram entre 0 e 200 m de altitude.

As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,30$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as frequências numéricas relativas das classes de presas que compuseram a dieta das fêmeas nas duas faixas altitudinais foram: **1)** fêmeas não somente ingeriram relativamente mais formigas entre 0 e 200 m de altitude, como estas compuseram a fração predominante de sua dieta nesta faixa; **2)** baratas e besouros compuseram fração relevante da dieta das fêmeas entre 300 e 500 m de altitude, mas compuseram apenas uma pequena porcentagem do número total de presas ingerido pelas fêmeas entre 0 e 200 m. Além disso, as fêmeas ingeriram, em média, mais presas entre 0 e 200 m (3,4 itens / predador) do que entre 300 e 500 m de altitude (2,4 itens / predador). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,28$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre os volumes relativos das classes de presas que compuseram a dieta das fêmeas nas duas faixas altitudinais foram: **1)** fêmeas ingeriram maior volume relativo de aranhas entre 0 e 200 m de altitude; e **2)** fêmeas ingeriram maior volume relativo de baratas entre 300 e 500 m de altitude. Além disso, as fêmeas ingeriram maior volume médio de presas entre 300 e 500 m ($47,66 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que entre 0 e 200 m de altitude ($38,05 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Não foram encontradas quaisquer diferenças significativas entre as frequências numéricas relativas das classes de presas ingeridas pelos machos nas duas faixas altitudinais ($d_{\max} = 0,10$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$); no entanto eles ingeriram maior número médio de presas (9,4 itens / predador) entre 300 e 500 m do que entre 0 e 200 m de altitude (5,8 itens / predador). Entre 300 e 500 m de altitude os machos ingeriram um volume de isópodes superior ao que ingeriram entre 0 e 200 m de altitude, sendo esta diferença significativa ($d_{\max} = 0,24$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$). Além disso, os machos ingeriram maior volume médio de presas entre 300 e 500 m ($77,30 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que entre 0 e 200 m de altitude ($56,41 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Não foram encontradas quaisquer diferenças significativas nem entre as frequências numéricas relativas ($d_{\max} = 0,10$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$), nem entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,187$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,192$, $p > 0,05$), nem entre as frequências relativas de ocorrência ($d_{\max} = 0,10$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,13$, $p > 0,05$) das classes de presas ingeridas pelos adultos nas duas faixas altitudinais, porém eles ingeriram mais presas entre 300 e 500 m (6,1 itens / predador) do que entre 0 e 200 m de altitude (4,3 itens /

predador). No entanto, entre 300 e 500 m os indivíduos adultos ingeriram maior volume relativo de presas ($55,48 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que entre 0 e 200 m de altitude ($40,66 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Não foram encontradas diferenças significativas nem entre as frequências numéricas relativas ($d_{\max} = 0,186$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,192$, $p > 0,05$), nem entre os volumes relativos ($d_{\max} = 0,12$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$) das diferentes classes de presas ingeridas pelos jovens ao longo do gradiente altitudinal. Contudo, entre 300 e 500 m os jovens ingeriram maior volume relativo de presas ($68,81 \text{ mm}^3 / \text{g}$) do que entre 0 e 200 m de altitude ($36,78 \text{ mm}^3 / \text{g}$). As seguintes diferenças significativas ($d_{\max} = 0,129$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,128$, $p < 0,01$) foram observadas entre as frequências relativas de ocorrência das classes de presa consumidas pelos jovens nas duas faixas altitudinais: **1)** jovens ingeriram isópodes mais frequentemente entre 300 e 500 de altitude; e **2)** aranhas foram ingeridas com frequência relevante entre 300 e 500 m, mas não entre 0 e 200 m de altitude.

5.4.4. RELAÇÕES DE TAMANHO ENTRE PRESA E PREDADOR

Embora significativas, as variáveis biométricas de *L. cf. marmoratus* em geral explicam uma pequena porcentagem das variações das variáveis biométricas das presas encontradas nos seus estômagos: perímetro da presa e a largura da boca do predador, $R^2 = 0,13$, $F_{[1; 277]} = 42,98$, $p \ll 0,01$ (Fig 18A); comprimento da presa e o comprimento rostro-cloacal do predador, $R^2 = 0,17$, $F_{[1; 277]} = 59,10$, $p \ll 0,01$ (Fig 18B); volume da presa e a massa fresca do predador, $R^2 = 0,21$, $F_{[1; 277]} = 73,48$, $p \ll 0,01$ (Fig 18C). Foram observadas mudanças ontogenéticas na dieta (para o perímetro da presa e a largura da boca do predador, $t = 4,03$, $p \ll 0,01$; para o comprimento da presa e o comprimento rostro-cloacal do predador, $t = 5,01$, $p \ll 0,01$; e para o volume da presa e a massa fresca do predador, $t = 5,04$, $p \ll 0,01$).

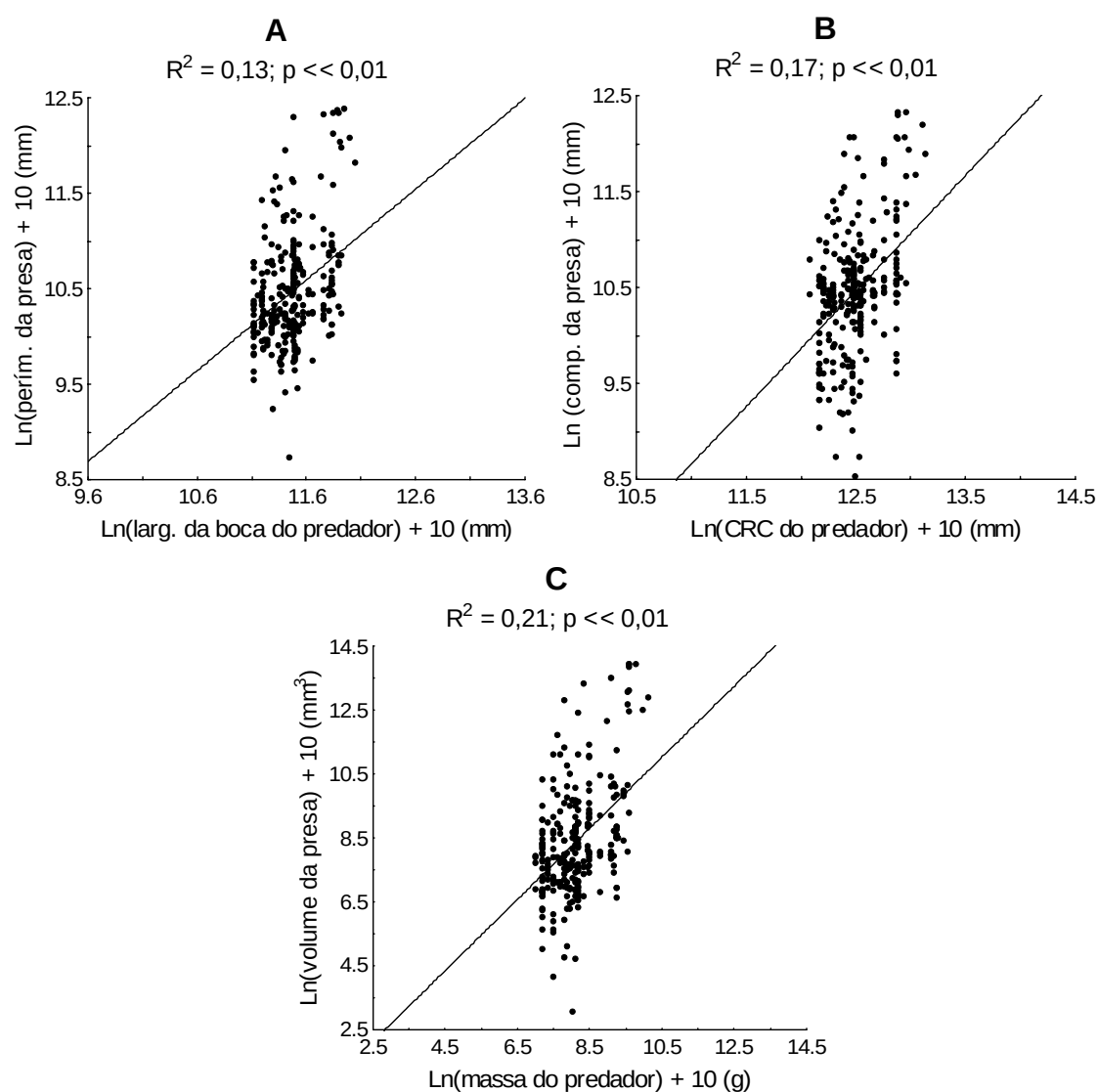


Figura 18 – Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador *Leptodactylus* cf. *marmoratus* da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seu estômago. **A)** largura da boca do predador X perímetro da presa, **B)** comprimento rostro-cloacal do predador X comprimento da presa, **C)** massa do predador X volume da presa.

5.4.5. ANÁLISES DE NICHOS ALIMENTAR E SOBREPOSIÇÃO DE TAMANHOS

Considerando a população como um todo, *Leptodactylus* cf. *marmoratus* possui na Ilha de São Sebastião, na estação chuvosa, amplitude de nicho (B_A) igual a 0,10 e diversidade padronizada do volume (DPV) igual a 0,12. Entre 0 e 200 m de altitude, *L. cf. marmoratus* apresenta $B_A = 0,09$ e $DPV = 0,16$. Entre 300 e 500 m de altitude, os valores encontrados foram: $B_A = 0,18$ e $DPV = 0,12$.

Considerando a amostragem total, os nichos alimentares de jovens e adultos são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,90$), sendo que a amplitude de nicho de ambos é baixa (jovens, $B_A = 0,16$; adultos, $B_A = 0,09$), assim como a DPV (adultos = 0,15 e jovens = 0,12). Entre 0 e 200 m de altitude os nichos alimentares de jovens e adultos são bastante sobrepostos ($O_{jk} = 0,76$), sendo que a amplitude de nicho de ambos é baixa (jovens, $B_A = 0,09$; adultos, $B_A = 0,14$) assim como a DPV (adultos = 0,16 e jovens = 0,20). Entre 300 e 500 m de altitude os nichos alimentares de jovens e adultos são ainda mais sobrepostos ($O_{jk} = 0,96$), sendo que amplitude de nicho dos adultos ($B_A = 0,34$) é maior que a dos jovens ($B_A = 0,12$). A DPV de ambos é baixa (adultos = 0,18 e jovens = 0,12).

Considerando a amostragem total, os nichos alimentares de machos e de fêmeas são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,91$), sendo que a amplitude de nicho das fêmeas ($B_A = 0,21$) é superior à dos machos ($B_A = 0,08$). A DPV de ambos é baixa (machos, $B_A = 0,24$; fêmeas, $B_A = 0,22$). Entre 0 e 200 m de altitude os nichos alimentares de machos e de fêmeas são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,87$), sendo que a amplitude de nicho de ambos é baixa (machos, $B_A = 0,13$; fêmeas, $B_A = 0,14$), assim como a DPV (machos, $B_A = 0,24$; fêmeas, $B_A = 0,27$). Entre 300 e 500 m de altitude o nicho alimentar de ambos são razoavelmente sobrepostos ($O_{jk} = 0,60$), sendo que amplitude de nicho das fêmeas é muito superior ($B_A = 0,64$) à dos machos ($B_A = 0,10$). A DPV de ambos é baixa (machos, $B_A = 0,28$; fêmeas, $B_A = 0,19$).

As análises de sobreposição de tamanhos indicam que as variâncias das diferenças observadas entre as variáveis morfométricas de machos e fêmeas e de jovens e adultos não foram significativamente diferentes das esperadas ao acaso (em todos os casos, $p > 0,32$; Tabela 8).

Tabela 8 – Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos ao longo do gradiente altitudinal (valor entre parênteses).

Diferenças entre	Var. Observada	Var. Esperada
CRCs de machos e de fêmeas (0 a 200 m)	0,01630	0,01271
CRCs de machos e de fêmeas (300 a 500 m)	0,01508	0,01176
CRCs de jovens e de adultos (0 a 200 m)	0,02508	0,02730
CRCs de jovens e de adultos (300 a 500 m)	0,01757	0,01913
Massas de machos e de fêmeas (0 a 200 m)	0,14463	0,15744
Massas de machos e de fêmeas (300 a 500 m)	0,13852	0,15079
Massas de jovens e de adultos (0 a 200 m)	0,23316	0,25382
Massas de jovens e de adultos (300 a 500 m)	0,16713	0,18193
Largura da boca de machos e de fêmeas (0 a 200 m)	0,01129	0,01229
Largura da boca de machos e de fêmeas (300 a 500 m)	0,01138	0,01239
Largura da boca de jovens e de adultos (0 a 200 m)	0,02106	0,02293
Largura da boca de jovens e de adultos (300 a 500 m)	0,01248	0,01358

5.5. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTHERODACTYLUS BINOTATUS*

5.5.1. DIETA

Nos 96 estômagos analisados, dos quais 68 (70,8%) continham alimento, foram encontrados 117 itens alimentares, sendo 81 inteiros e 36 fragmentados. Nos estômagos que continham itens, o número destes variou de 1 a 6.

Os itens numericamente mais importantes foram aranhas (20,5% dos itens encontrados), grilos e gafanhotos (19,7%), baratas (18,8%) e isópodes (14,5%), sendo os demais 26,5% compostos por formigas, himenópteros não-formicídeos, opiliões, cupins, besouros, caramujos, cigarrinhas, quilópodes, larvas de besouros, dípteros e larvas de lepidópteros (Fig. 19B). Os itens mais constantemente predados foram grilos e gafanhotos (encontrados em 32,4% dos estômagos não-vazios), baratas (30,9%), aranhas (26,5%) e isópodes (23,5%) (Fig. 20B). Volumetricamente, os itens mais importantes foram grilos e gafanhotos (37,5% do volume total de itens), aranhas (24,7%) e baratas (21,6%) (Fig. 21B). Em altas densidades populacionais (Tabela 9), os itens numericamente mais importantes foram isópodes (25,0%), grilos e gafanhotos (25,0%) e aranhas (18,8%). Os mesmos itens foram os mais constantemente ingeridos (isópodes = 44,4%; grilos e gafanhotos = 38,9%; aranhas = 27,8%). Volumetricamente, os itens mais importantes foram grilos e gafanhotos (68,0%) e aranhas (20,5%). Em baixas densidades (Tabela 9), os itens numericamente mais importantes foram baratas (24,7%), aranhas (21,2%) e grilos e gafanhotos (17,6%). Os mesmos itens foram os mais constantemente ingeridos (baratas = 40,0%; grilos e gafanhotos = 30,0%; aranhas = 26,0%). Volumetricamente, os itens mais importantes foram grilos e gafanhotos (28,8%), baratas (26,9%) e aranhas (26,1%).

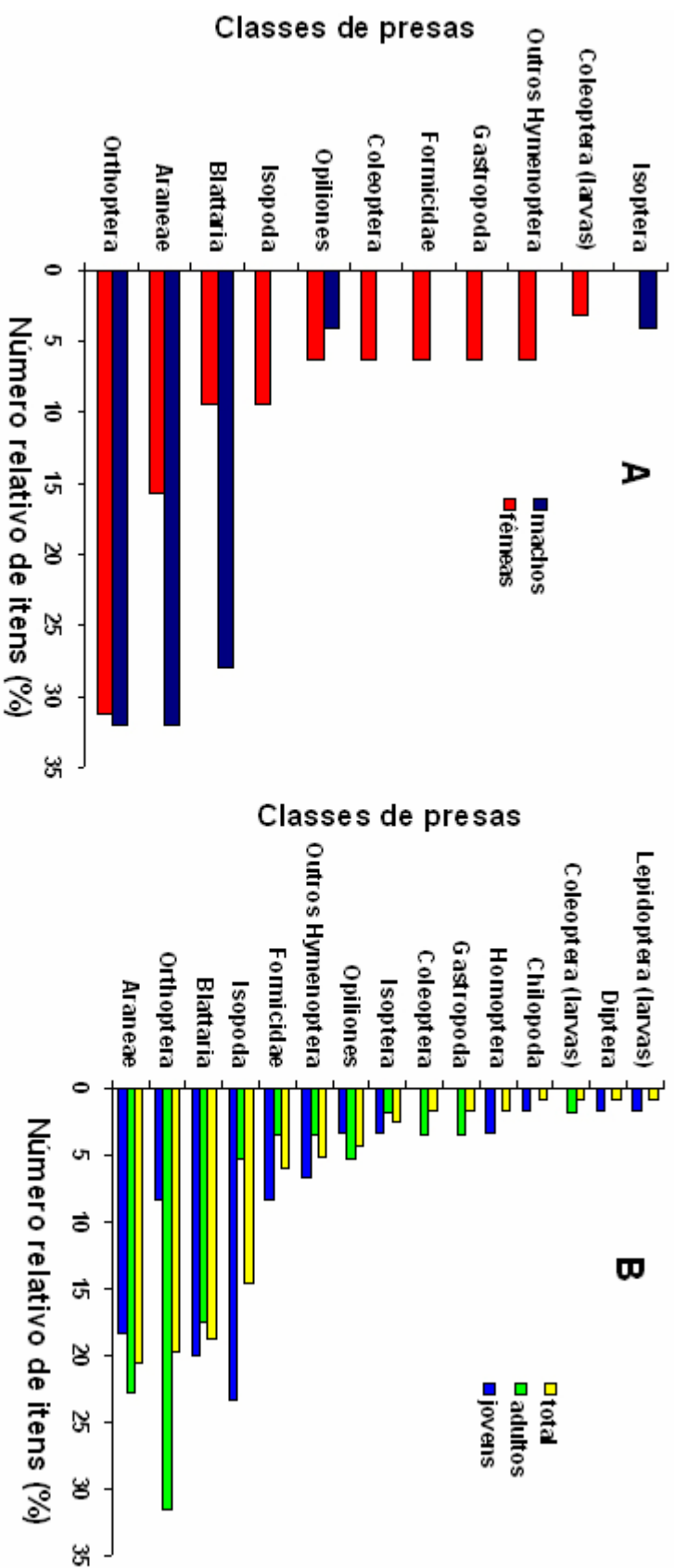


Figura 19 – A abundâncias relativas dos itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Euttherodactylus bimotatus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (14 machos com 25 itens alimentares, 18 fêmeas com 32 itens) e (B) entre adultos e jovens (32 adultos com 57 itens e 36 jovens com 60 itens) e para o total de indivíduos (68 *E. bimotatus* com 117 itens).

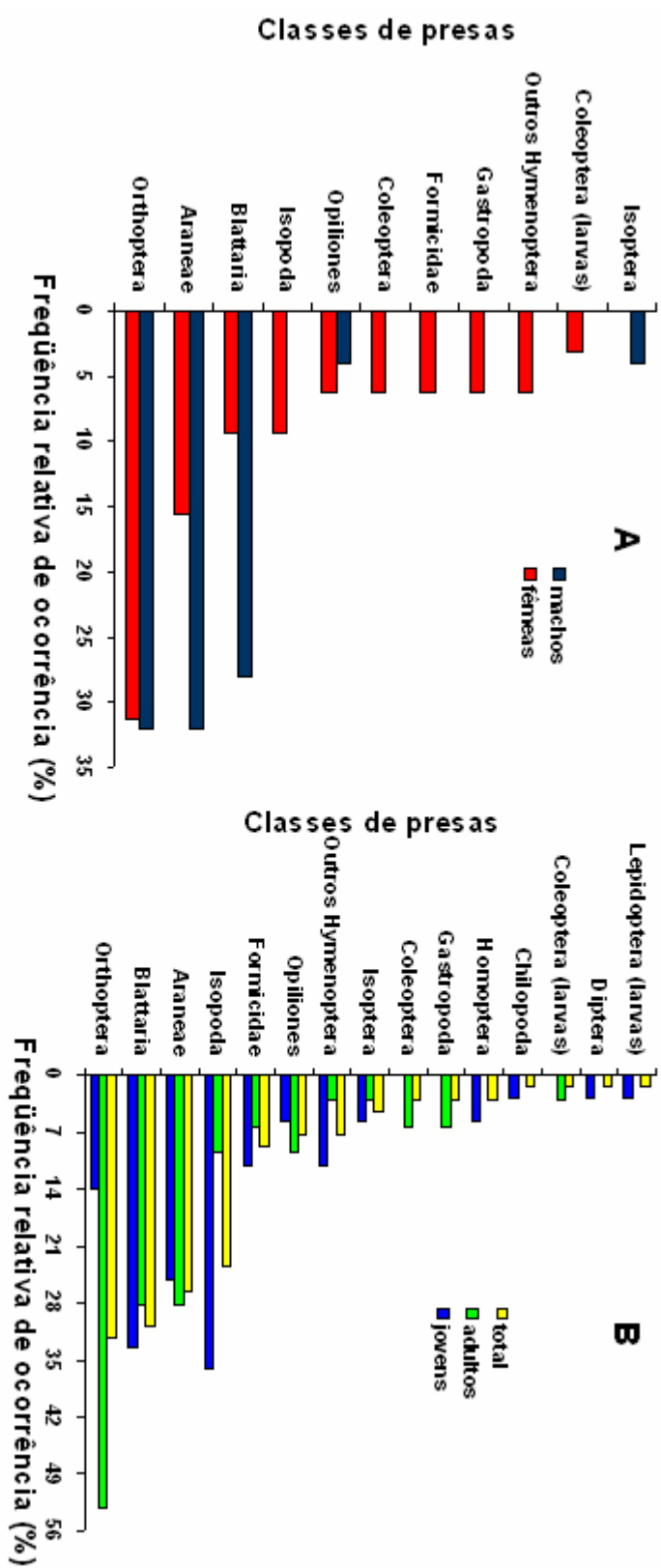


Figura 20 – Frequências relativas de ocorrência dos itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Elaeutherodactylus bryotatus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (14 machos com 25 itens alimentares, 18 fêmeas com 32 itens) e (B) entre adultos e jovens (32 adultos com 57 itens e 36 jovens com 60 itens) e para o total de indivíduos (68 *E. bryotatus* com 117 itens).

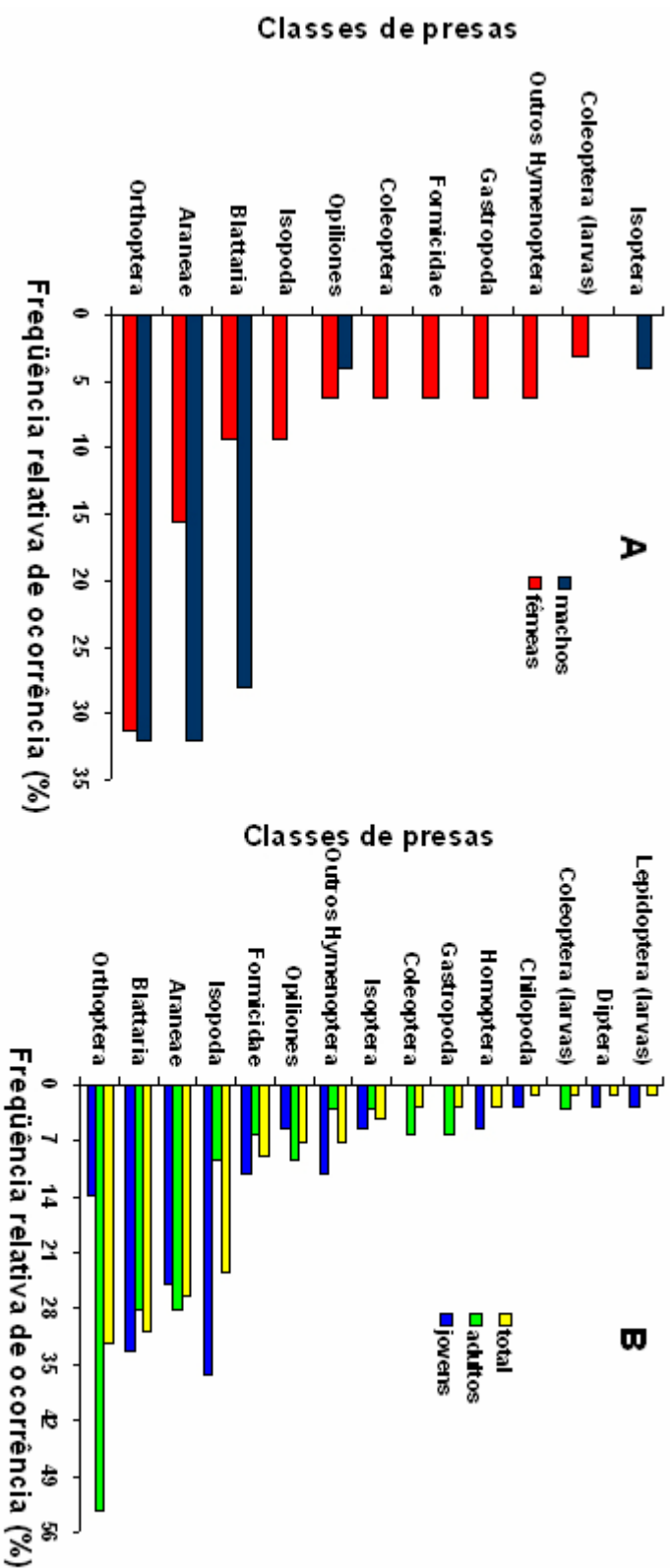


Figura 21 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eieutherodactylus binotatus* da Ilha de São Sebastião: (A) entre os sexos (14 machos com 25 itens alimentares, 18 fêmeas com 32 itens) e (B) entre adultos e jovens (32 adultos com 57 itens e 36 jovens com 60 itens) e para o total de indivíduos (68 *Eieutherodactylus binotatus* com 117 itens).

Tabela 9 – Dieta de *Eleutherodactylus bimotatus* em altas e baixas densidades populacionais. O sinal “-” indica a ausência do item na dieta. FR (%) = Frequência relativa de ocorrência N (%) = Frequência numérica relativa; V (%) = Volume relativo.

Itens	Alta densidade populacional						Baixa densidade populacional											
	Jovens (N = 11)			Adultos (N = 7)			Total (N = 18)			Jovens (N = 25)			Adultos (N = 25)			Total (N = 50)		
	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	N (%)	FR (%)	V (%)	
Araneae	15,00	27,27	19,71	25,00	20,65	18,75	27,78	20,52	20,00	24,00	19,89	22,22	27,02	21,18	26,00	26,16		
Blattaria	5,00	9,09	13,39	-	-	3,13	5,56	1,90	27,50	44,00	27,31	22,22	26,84	24,71	40,00	26,89		
Chilopoda	5,00	9,09	0,07	-	-	3,13	5,56	0,01	-	-	-	-	-	-	-	-		
Coleoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,44	4,10	2,35	4,00	3,61		
Coleoptera (larvas)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,22	0,01	1,18	2,00	0,01		
Diptera	5,00	9,09	0,78	-	-	3,13	5,56	0,11	-	-	-	-	-	-	-	-		
Formicidae	5,00	9,09	2,90	8,33	0,69	6,25	11,11	1,01	10,00	12,00	2,15	2,22	0,17	5,88	8,00	0,41		
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,44	1,85	2,35	4,00	1,62		
Homoptera	5,00	9,09	0,09	-	-	3,13	5,56	0,01	2,50	4,00	0,02	-	-	1,18	2,00	< 0,01		
Isopoda	35,00	63,64	28,41	8,33	1,75	25,00	44,44	5,52	17,50	24,00	27,84	4,44	3,91	10,59	16,00	6,78		
Isoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	5,00	8,00	0,17	2,22	1,17	3,53	6,00	1,05		
Lepidoptera (larvas)	-	-	-	-	-	-	-	-	2,50	4,00	0,01	-	-	1,18	2,00	< 0,01		
Opliones	-	-	-	-	-	-	-	-	5,00	8,00	0,96	6,67	3,77	5,88	10,00	3,43		
Orthoptera	15,00	27,27	25,45	41,67	75,04	25,00	38,89	68,01	5,00	8,00	11,70	28,89	31,17	17,65	30,00	28,84		
Outros Hymenoptera	10,00	18,18	9,21	16,67	1,87	12,50	16,67	2,91	5,00	8,00	9,96	-	-	2,35	4,00	1,19		

5.5.2 MORFOMETRIA DOS PREDADORES

Os indivíduos dissecados de *Eleutherodactylus binotatus* apresentaram CRC mínimo de 11,25 mm e máximo de 64,00 mm. Foram analisados 45 jovens e 51 adultos (32 fêmeas e 19 machos). Foram considerados jovens os machos que apresentaram CRC inferior a 31,87 mm, e as fêmeas que apresentaram CRC inferior a 35,73 mm tomando como critério a média amostral dos CRCs dos 96 indivíduos medidos (Fig. 22). Há diferença significativa entre os CRCs de machos e de fêmeas adultos ($H_{1,51} = 8,4$; $p = 0,038$), sendo que as fêmeas são, em média, maiores que os machos. Há também diferenças significativas entre as larguras relativas das bocas de jovens e adultos ($H_{1,96} = 25,18$; $p < 0,01$), sendo que adultos têm boca relativamente mais larga que a de jovens. As diferenças entre as larguras das bocas de fêmeas e de machos adultos não foram significativas ($H_{1,43} = 11,75$; $p = 0,0978$). Encontramos também diferenças significativas entre as massas relativas de jovens e de adultos ($H_{1,96} = 14,89$; $p = 0,0001$). As diferenças entre as massas relativas de fêmeas e de machos adultos não foram significativas ($H_{1,51} = 0,79$; $p = 0,38$).

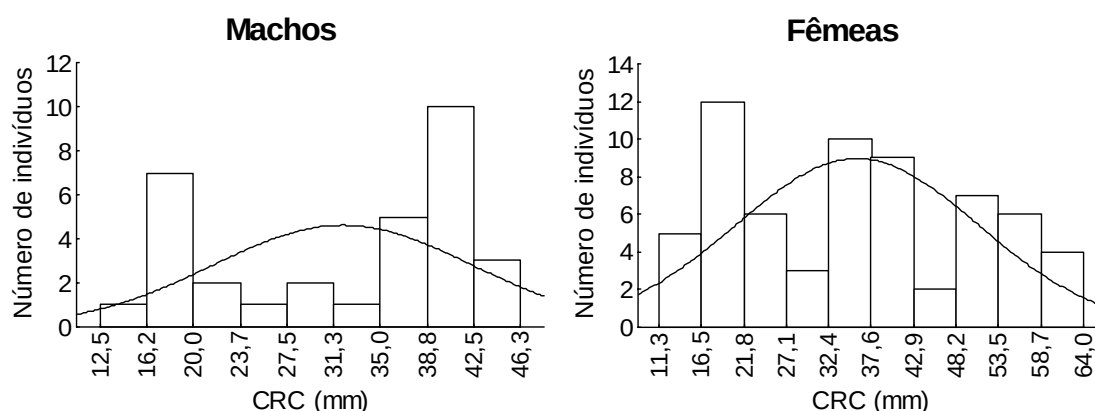


Figura 22 – Histogramas de comprimento rostro-cloacal de *Eleutherodactylus binotatus* da Ilha de São Sebastião, SP.

5.5.3. VARIAÇÃO NA DIETA ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE ADULTOS E JOVENS

Devido ao baixo número de itens obtidos nos estômagos de machos ($N = 5$) e de fêmeas ($N = 7$) em locais de alta densidade populacional, não faremos comparações entre suas dietas nestes locais. Como as comparações entre as dietas de machos e de fêmeas em baixas densidades populacionais só fariam sentido quando confrontadas com as comparações em altas densidades populacionais, não realizaremos tais comparações. Assim sendo, as comparações das dietas nas diferentes situações de densidades populacionais serão feitas apenas entre jovens e adultos e entre as amostras totais obtidas nas duas situações. Devido ao baixo número de adultos capturados com conteúdo em seus estômagos nas localidades com altas densidades populacionais ($N = 7$), não compararemos as freqüências relativas de ocorrência de cada tipo de item alimentar presentes nos estômagos de indivíduos adultos nas diferentes situações de densidades populacionais, uma vez que tal valor estaria inflado artificialmente na amostragem obtida em locais com alta densidade populacional. Pelo mesmo motivo, não compararemos as freqüências relativas de ocorrência de cada tipo de item alimentar presentes nos estômagos de adultos e de jovens submetidos a altas densidades populacionais.

Os critérios para a comparação das dietas são os mesmos adotados para as outras três espécies analisadas no presente estudo, ou seja, consideraremos relevantes: as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas; as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25% e as categorias de presas que contribuem com, no mínimo, 20% da dieta. Desse modo, constatamos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,36$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as freqüências numéricas das diferentes classes de itens alimentares que compuseram as dietas de fêmeas e de machos adultos. A principal diferença constatada foi que aranhas e baratas constituíram frações relevantes da dieta dos machos, mas não da dieta das fêmeas. Também encontramos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,33$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,19$, $p < 0,01$) entre as freqüências de ocorrência de cada categoria de presa presente nos estômagos de fêmeas e de machos adultos. Como principal diferença nota-se que os machos ingeriram baratas mais freqüentemente do que as fêmeas. Entre os volumes relativos de cada categoria de presa presente nas dietas de fêmeas e de machos adultos também foram constatadas

diferenças significativas ($d_{\max} = 0,28$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$), dentre as quais destacamos o maior volume relativo de aranhas na dieta das fêmeas em relação à dieta dos machos, e de baratas na dieta dos machos em relação à dieta das fêmeas. Outro aspecto que contribuiu para a significância das diferenças foi a maior diversidade de itens alimentares encontrada na dieta das fêmeas (10 categorias) em relação à dieta dos machos (5 categorias). Além disso, observamos que os machos possuem taxa volumétrica de ingestão de presas maior ($45,00 \text{ mm}^3$ de alimento/ g do predador) que a das fêmeas ($27,72 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Entre as dietas de jovens e de adultos, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,28$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as frequências numéricas das diferentes classes de itens alimentares foram: **1)** adultos ingeriram maior número relativo de grilos e gafanhotos em relação aos jovens; e **2)** isópodes constituíram fração relevante do número total de itens predados pelos jovens, mas o mesmo não foi observado para os adultos. Também observamos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,25$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,18$, $p < 0,01$) entre as frequências de ocorrência das classes de presas que constituíram as dietas de jovens e de adultos. As principais diferenças foram: **1)** grilos e gafanhotos foram predados por mais da metade dos adultos analisados, mas foram consumidos por uma fração pequena dos jovens analisados; e **2)** jovens consumiram isópodes mais frequentemente do que os adultos. Também encontramos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,31$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre os volumes relativos das classes de presas ingeridas por jovens e por adultos. Dentre essas destacamos o maior volume relativo de grilos e gafanhotos encontrados nos estômagos dos adultos em relação aos dos jovens, e o maior volume relativo de isópodes consumido pelos jovens em relação ao consumido pelos adultos.

Em altas densidades populacionais (Tabela 9), jovens e adultos apresentaram diferenças significativas ($d_{\max} = 0,33$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as frequências numéricas das diferentes categorias de presas que compuseram suas dietas. Dentre estas, as principais diferenças observadas foram: **1)** jovens ingeriram maior número relativo de isópodes em relação aos adultos; **2)** adultos ingeriram maior número relativo de grilos e gafanhotos em relação aos jovens; e **3)** aranhas constituíram fração relevante do total de presas ingeridas pelos adultos, mas não do total ingerido pelos jovens. As diferenças entre os volumes relativos das classes de presas que constituíram a dieta de

jovens e de adultos também foram significativas ($d_{\max} = 0,42$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$). Dentre estas, destacamos como principais diferenças: **1)** grilos e gafanhotos compuseram mais de $\frac{3}{4}$ do volume total de presas consumido pelos adultos, mas apenas pouco mais de 10% do volume total consumido pelos jovens; e **2)** jovens consumiram maior volume relativo de isópodes em relação aos adultos. Observamos também que a taxa volumétrica média de ingestão de presas dos jovens foi maior ($35,67 \text{ mm}^3 / \text{g}$) que a dos adultos ($24,13 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Em baixas densidades populacionais (Tabela 9), as diferenças entre as frequências numéricas dos tipos de itens alimentares que compuseram as dietas dos jovens e dos adultos foram significativas ($d_{\max} = 0,21$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p < 0,05$), sendo a principal diferença o maior número de grilos e gafanhotos consumidos pelos adultos em relação aos jovens. Já as diferenças observadas entre os volumes relativos das diferentes classes de presas ingeridas por jovens e por adultos não foram significativas ($d_{\max} = 0,13$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$).

Ao considerarmos as diferentes situações de densidade populacional (Tabela 9), constatamos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,24$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as frequências numéricas das classes de presas ingeridas por *Eleutherodactylus binotatus*. Dentre estas, destacamos como principais: **1)** *E. binotatus* ingeriu maior número relativo de baratas nas localidades em que ocorria em baixas densidades populacionais; e **2)** isópodes constituíram $\frac{1}{4}$ do número total de itens ingeridos por *E. binotatus* em locais onde este ocorria em altas densidades, mas apenas 10% em locais onde a espécie ocorria em baixas densidades. As frequências de ocorrência dos diferentes tipos de itens alimentares também apresentaram diferenças significativas ($d_{\max} = 0,23$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,18$, $p < 0,01$) entre os locais com diferentes densidades populacionais de *E. binotatus*. Destacamos entre as principais diferenças: **1)** baratas foram as presas mais freqüentemente consumidas nas localidades onde *E. binotatus* ocorria em baixas densidades populacionais, mas foram o tipo de presa menos consumido nas localidades em que *E. binotatus* ocorria em altas densidades; e **2)** isópodes foram consumidos mais freqüentemente em locais em que *E. binotatus* ocorria em altas densidades do que em locais em que a espécie ocorria em baixas densidades. Entre os volumes relativos das classes de presas consumidas por *E. binotatus* nas duas situações distintas de densidades

populacionais também foram constatadas diferenças significativas ($d_{\max} = 0,41$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$). As principais diferenças foram: **1)** *E. binotatus* consumiu maior volume relativo de baratas em locais onde ocorria em baixas densidades populacionais do que nos locais onde ocorria em altas densidades; e **2)** pouco mais de do volume total de presas ingeridas por *E. binotatus* nos locais em que este ocorria em altas densidades foi composto por grilos e gafanhotos, porém apenas pouco mais de $\frac{1}{4}$ do volume ingerido em locais em que o predador estava presente em baixas densidades populacionais compunha-se desse tipo de presa. Observamos também que a taxa volumétrica média de ingestão de presas foi superior ($25,26 \text{ mm}^3 / \text{g}$) em locais onde *E. binotatus* ocorria em baixas densidades populacionais, em relação aos locais onde este ocorria em altas densidades ($35,00 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Encontramos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,28$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as frequências numéricas das classes de presas que compuseram a dieta dos jovens nas diferentes situações de densidade populacional (Tabela 9). As principais diferenças foram: **1)** jovens consumiram maior número relativo de baratas em baixas densidades populacionais do que em altas densidades; e **2)** isópodes compuseram fração relevante do número total de presas ingeridas pelos jovens que viviam em altas densidades populacionais, mas não dos que viviam em baixas densidades. Entre as frequências de ocorrência dos tipos de presas que compuseram a dieta dos jovens, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,27$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,18$, $p < 0,01$) encontradas foram: **1)** jovens que viviam em baixas densidades populacionais consumiram baratas com maior frequência do que jovens que viviam em altas densidades populacionais; **2)** quase $\frac{2}{3}$ dos jovens que viviam em altas densidades populacionais ingeriram isópodes, contra apenas cerca de $\frac{1}{4}$ dos jovens que viviam em baixas densidades populacionais; e **3)** grilos e gafanhotos foram consumidos por mais de $\frac{1}{4}$ dos jovens que viviam em altas densidades populacionais, mas por apenas 8% dos jovens que viviam em baixas densidades populacionais. As diferenças observadas entre os volumes relativos das diferentes classes de presas consumidas pelos jovens submetidos a diferentes densidades populacionais não foram significativas ($d_{\max} = 0,14$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p > 0,05$).

Encontramos diferenças significativas ($d_{\max} = 0,29$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre as frequências numéricas das diferentes classes de presas que compuseram a dieta dos adultos nas duas diferentes situações de densidades populacionais (Tabela 9), sendo a principal diferença o número relevante de baratas que foram ingeridas em locais com baixas densidades populacionais de predadores, não sendo, no entanto, ingeridas em locais com altas densidades populacionais. Indivíduos adultos apresentaram também diferenças significativas ($d_{\max} = 0,46$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) entre os volumes relativos dos tipos de itens alimentares presentes em suas dietas nas duas situações analisadas. Dentre estas, destacamos como principais: **1)** baratas compuseram mais de $\frac{1}{4}$ do volume total ingerido pelos adultos que viviam em baixas densidades populacionais, porém não foram ingeridas pelos adultos que viviam em altas densidades; e **2)** grilos e gafanhotos compuseram pouco mais de $\frac{3}{4}$ do volume total ingerido pelos adultos que viviam em altas densidades populacionais, mas apenas pouco menos de $\frac{1}{3}$ do volume ingerido pelos adultos que viviam em baixas densidades. Outro aspecto que contribuiu para a significância das diferenças foi a maior diversidade de itens alimentares encontrada na dieta dos adultos que viviam em baixas densidades populacionais (10 categorias) em relação à dieta dos que viviam em altas densidades (5 categorias). Observamos também que os adultos submetidos a baixas densidades populacionais apresentaram taxa volumétrica média de captura de presas superior ($35,75 \text{ mm}^3 / \text{g}$) à dos submetido a altas densidades ($24,13 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

5.5.4. RELAÇÕES DE TAMANHO ENTRE PRESA E PREDADOR

As regressões foram significativas e as variáveis biométricas de *L. cf. marmoratus* em geral explicam grande porcentagem das variações das variáveis biométricas das presas encontradas nos seus estômagos: perímetro da presa e a largura da boca do predador, $R^2 = 0,44$, $F_{[1; 79]} = 64,59$, $p < 0,01$ (Fig 23A); comprimento da presa e o comprimento rostro-cloacal do predador, $R^2 = 0,45$, $F_{[1; 79]} = 66,44$, $p < 0,01$ (Fig 23B); volume da presa e a massa fresca do predador, $R^2 = 0,47$, $F_{[1; 79]} = 72,95$, $p < 0,01$ (Fig 23C). Foram observadas mudanças ontogenéticas na dieta para o comprimento da presa

versus o comprimento rostro-cloacal do predador ($t = 2,13$, $p < 0,025$) e para o volume da presa versus a massa fresca do predador ($t = 1,69$, $p < 0,05$) porém não para o perímetro da presa versus a largura da boca do predador ($t = 1,37$, $p > 0,05$).

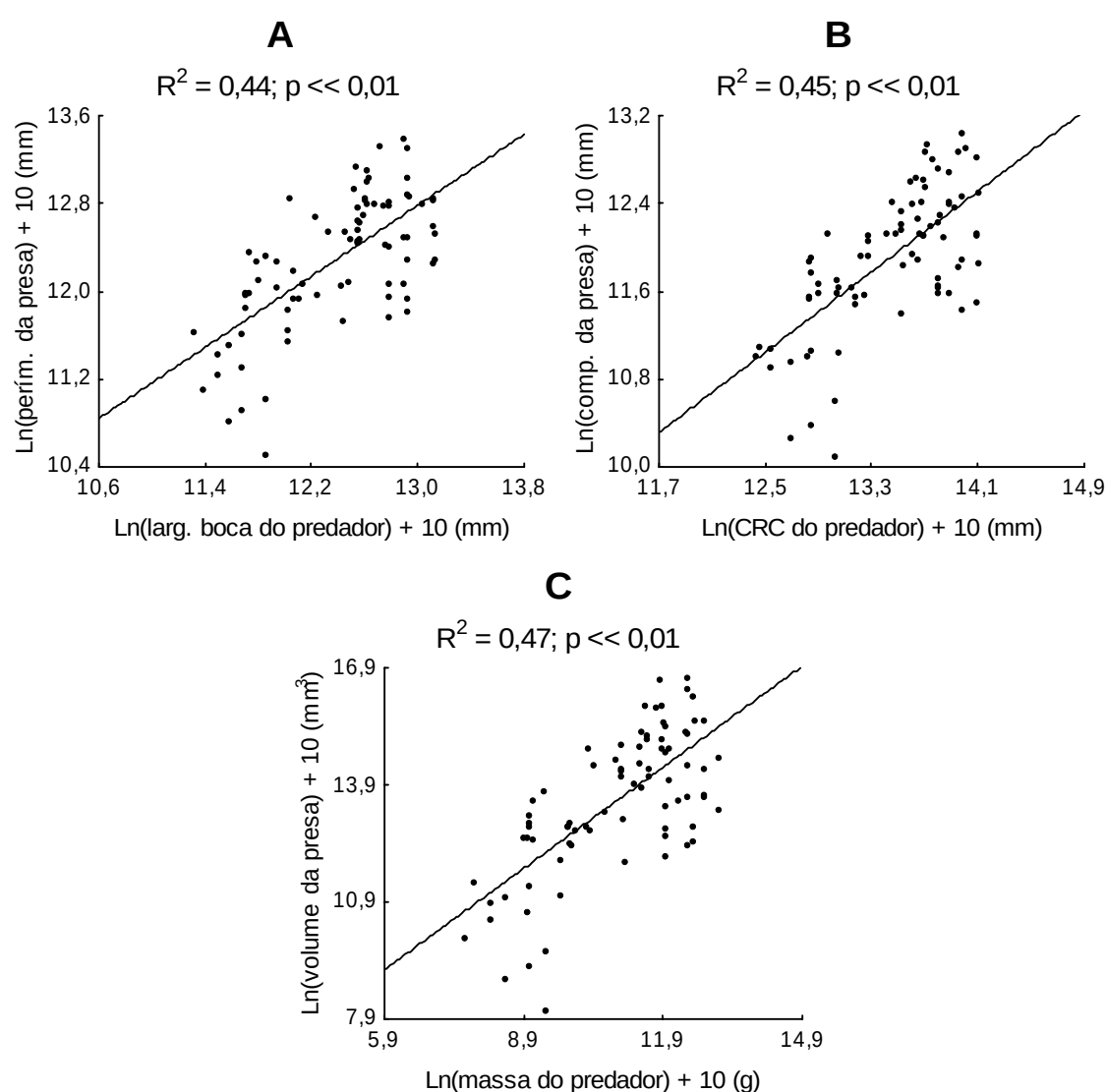


Figura 23 – Regressões lineares utilizando variáveis biométricas do predador *Eleutherodactylus binotatus* da Ilha de São Sebastião e aquelas de presas inteiras encontradas em seus estômagos. **A)** largura da boca do predador X perímetro da presa, **B)** comprimento rostro-cloacal do predador X comprimento da presa, **C)** massa do predador X volume da presa.

5.5.5. ANÁLISES DE NICHOS ALIMENTAR E SOBREPOSIÇÃO DE TAMANHOS

Devido aos problemas de amostragem já referidos anteriormente (vide seção 5.5.3. VARIAÇÃO NA DIETA ENTRE MACHOS E FÊMEAS E ENTRE ADULTOS E JOVENS) não procedemos às análises dos nichos alimentares de machos e de fêmeas nas diferentes densidades populacionais.

Considerando a população como um todo, *Eleutherodactylus binotatus* possui na Ilha de São Sebastião, na estação chuvosa, amplitude de nicho (B_A) igual a 0,41 e diversidade padronizada do volume (DPV) igual a 0,21. Quando em baixas densidades populacionais, *E. binotatus* apresenta $B_A = 0,44$ e $DPV = 0,28$. Quando em altas densidades populacionais, *E. binotatus* apresenta $B_A = 0,56$ e $DPV = 0,12$.

Considerando a amostragem total, os nichos alimentares de machos e de fêmeas são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,71$), sendo que a amplitude de nicho de ambos possui magnitude média (fêmeas: $B_A = 0,58$; e machos: $B_A = 0,62$). A DPV dos machos é maior (0,49) que a das fêmeas (0,24).

Considerando a amostragem total, os nichos alimentares de jovens e adultos são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,72$), sendo que a amplitude de nicho dos jovens é ligeiramente superior ($B_A = 0,51$) à dos adultos ($B_A = 0,42$). A DPV de ambos é baixa (adultos = 0,26 e jovens = 0,35). Sob baixas densidades populacionais, os nichos alimentares de jovens e adultos são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,76$), sendo que a amplitude de nicho de ambos atinge magnitude média (jovens: $B_A = 0,55$; e adultos: $B_A = 0,46$). A DPV de ambos é baixa (adultos = 0,34 e jovens = 0,40). Sob altas densidades populacionais, os nichos alimentares de jovens e adultos são altamente sobrepostos ($O_{jk} = 0,67$), sendo que a amplitude de nicho dos adultos é ligeiramente superior ($B_A = 0,65$) à dos jovens ($B_A = 0,53$). A DPV dos jovens é superior (0,47) à dos adultos (0,16).

As análises de sobreposição de tamanhos indicam que as variâncias das diferenças observadas entre as variáveis morfométricas de machos e fêmeas e de jovens e adultos não foram significativamente diferentes das esperadas ao acaso (em todos os casos, $p > 0,32$; Tabela 10).

Tabela 10 – Variâncias esperadas e observadas nas análises de sobreposição de tamanhos entre machos e fêmeas e entre jovens e adultos nas diferentes densidades populacionais. (AD) = altas densidades populacionais; (BD) = baixas densidades populacionais.

Diferenças entre	Var. Observada	Var. Esperada
CRCs de machos e de fêmeas (AD)	0,00924	0,01006
CRCs de machos e de fêmeas (BD)	0,00250	0,00272
CRCs de jovens e de adultos (AD)	0,08632	0,09397
CRCs de jovens e de adultos (BD)	0,03595	0,03913
Massas de machos e de fêmeas (AD)	0,10479	0,11408
Massas de machos e de fêmeas (BD)	0,02575	0,02804
Massas de jovens e de adultos (AD)	0,79470	0,86512
Massas de jovens e de adultos (BD)	0,28345	0,30856
Largura da boca de machos e de fêmeas (AD)	0,01626	0,01770
Largura da boca de machos e de fêmeas (BD)	0,00276	0,00301
Largura da boca de jovens e de adultos (AD)	0,10420	0,11344
Largura da boca de jovens e de adultos (BD)	0,04051	0,04410

5.6. ECOLOGIA ALIMENTAR COMPARATIVA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* E *BRACHYCEPHALUS* SP. (AFF. *NODOTERGA*)

Dentre os *Eleutherodactylus parvus* analisados, 132 co-ocorrem e 112 não co-ocorrem com *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*). Primeiramente trataremos da dieta dos indivíduos que não co-ocorrem com *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*). Depois, descreveremos a dieta dos indivíduos que não co-ocorrem com *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*). Compararemos, a seguir, a dieta entre as duas situações. Finalmente, compararemos a dieta de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) com a dos indivíduos de *E. parvus* que co-ocorrem com esta espécie. Como não temos número suficiente de *E. binotatus* em co-ocorrência com *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*), não compararemos estas duas espécies entre si.

5.6.1 DIETA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* NA AUSÊNCIA DE *BRACHYCEPHALUS* SP. (AFF. *NODOTERGA*)

Dentre os 112 estômagos analisados, 97 (86,6 %) continham itens alimentares inteiros ou restos destes. Foi encontrado um total de 312 itens, sendo 173 inteiros e 139 fragmentados. Nos estômagos que continham itens alimentares, o número destes variou de 1 a 18.

Os itens numericamente mais importantes foram formigas (20,8% dos itens encontrados), ácaros (17,3%), besouros (16,3%) e isópodes (16,3%), sendo os 29,3 % restantes compostos por colêmbolas, baratas, aranhas, pseudo-escorpiões, outros himenópteros, larvas de besouros, dípteros, cigarrinhas, traças, larvas de dípteros, percevejos, grilos e gafanhotos, quilópodes, cupins e sínfilos (Fig. 24). Os itens mais constantemente predados foram besouros (encontrados em 37,1% dos estômagos não-vazios), formigas (36,1%), isópodes (29,9%), ácaros (28,9%) e colêmbolas (23,7%) (Fig. 25). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (37,6% do volume total de itens) e ortópteros (35,8%) (Fig. 26).

5.6.2 DIETA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* NA PRESENÇA DE *BRACHYCEPHALUS* SP.

Dentre os 132 estômagos analisados, 91 (68,9 %) continham itens alimentares inteiros ou restos destes. Foi encontrado um total de 182 itens, sendo 77 inteiros e 105 fragmentados. Nos estômagos que continham itens alimentares, o número destes variou de 1 a 12.

Os itens numericamente mais importantes foram besouros (34,1% dos itens encontrados), ácaros (18,1%) e formigas (17,6%), sendo os 30,2 % restantes compostos por isópodes, colêmbolas, baratas, aranhas, pseudo-escorpiões, outros himenópteros, larvas de besouros, dípteros, cigarrinhas, traças, grilos e gafanhotos, cupins, opiliões e zorápteros (Fig. 24). Os itens mais constantemente predados foram besouros (encontrados em 58,2% dos estômagos não-vazios), formigas (26,4%) e ácaros (24,2%) (Fig. 25). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (50,1% do volume total de itens) e besouros (28,4%) (Fig. 26).

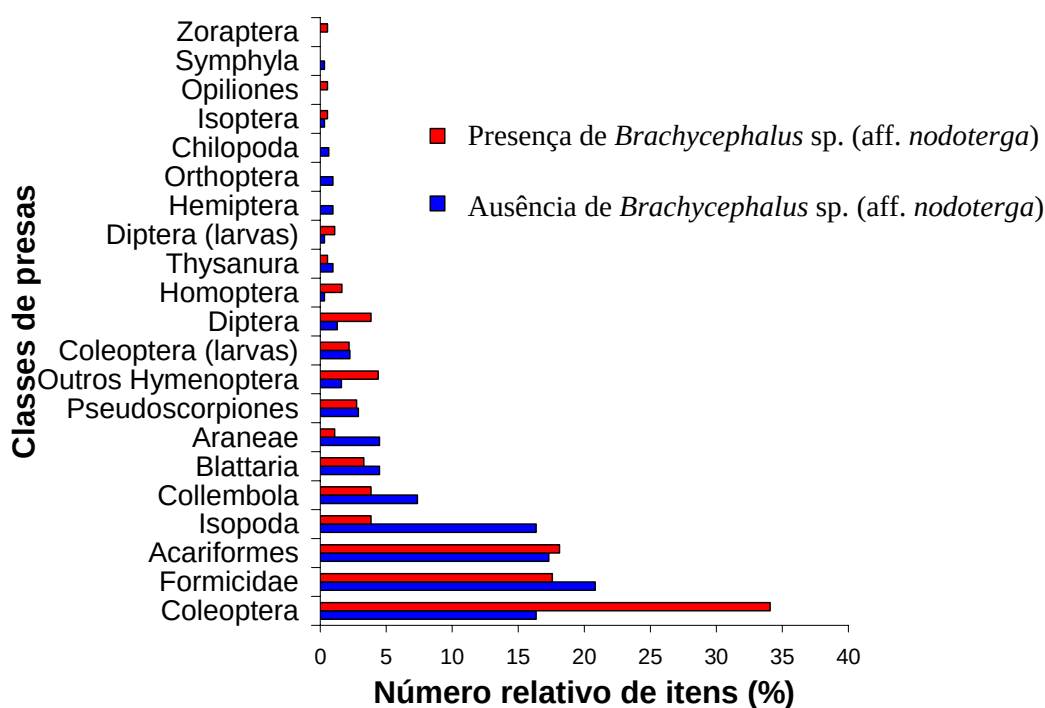


Figura 24 – Abundância relativa de itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (97 indivíduos com 312 itens alimentares) e na presença (91 indivíduos com 132 itens) de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*).

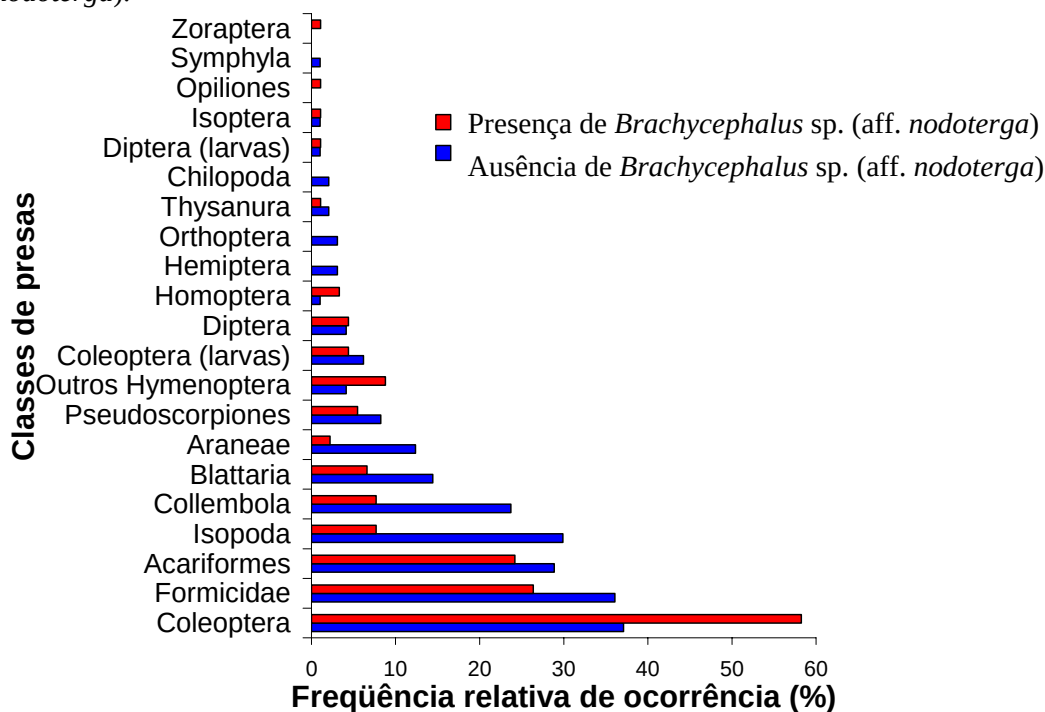


Figura 25 – Frequência relativa de ocorrência de itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (97 indivíduos com 312 itens alimentares) e na presença (91 indivíduos com 132 itens) de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*).

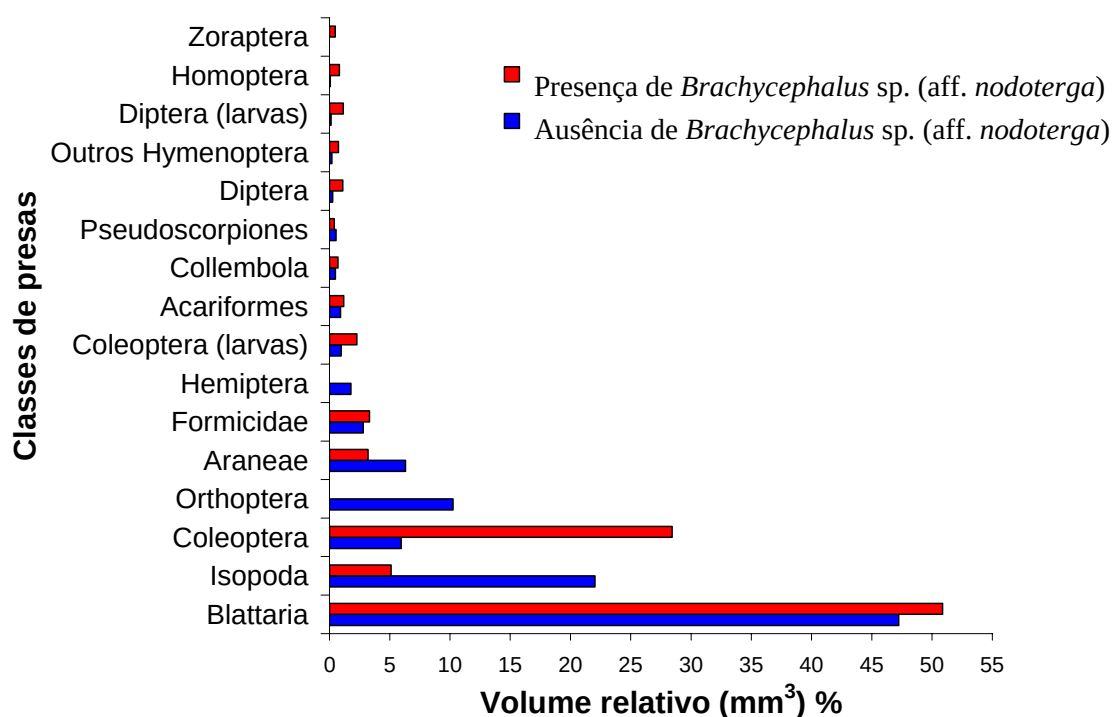


Figura 26 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (97 indivíduos com 312 itens alimentares) e na presença (91 indivíduos com 132 itens) de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*).

5.6.3 VARIAÇÃO NA DIETA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* NA PRESENÇA E AUSÊNCIA DE *BRACHYCEPHALUS* SP. (AFF. *NODOTERGA*)

Assim como fizemos anteriormente, consideraremos aqui como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas. Consideraremos também como importantes as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25%.

Deste modo, as principais diferenças observadas entre as dietas de *E. parvus* foram: os maiores número e volume relativos e a ingestão relativamente mais freqüente de besouros na presença de *Brachycephalus* sp.; e o maior volume relativo e a ingestão relativamente mais freqüente de isópodes e a importante taxa de freqüência de ingestão de colêmbolas na ausência de *Brachycephalus* sp. Além disso, na ausência de *Brachycephalus* sp., *E. parvus* ingere um número 60,8% maior e um volume relativo quase 345 % maior de presas.

As diferenças entre as frequências numéricas de cada tipo de presa foram significativas ($d_{\max} = 0,18$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,15$, $p < 0,01$), assim como as diferenças entre frequências de ocorrência ($d_{\max} = 0,20$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,17$, $p < 0,01$) e entre frequências volumétricas ($d_{\max} = 0,133$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,128$, $p < 0,05$).

5.6.4 MORFOMETRIA COMPARATIVA ENTRE OS PREDADORES

Há diferença significativa entre a largura relativa das bocas de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) e *Eleutherodactylus parvus* ($H_{1,328} = 180,90$; $p < 0,01$), sendo que esta última espécie possui largura da boca relativamente maior. As diferenças entre os CRCs ($H_{1,328} = 1,71$; $p = 0,19$) e massas relativas ($H_{1,303} = 1,60$; $p = 0,21$) de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) e *E. parvus* não foram significativas.

5.6.5 DIFERENÇAS ENTRE AS DIETAS DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* E *BRACHYCEPHALUS* SP. (AFF. *NODOTERGA*)

Novamente consideraremos como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas. Consideraremos também como importantes as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25%.

Assim sendo, as principais diferenças observadas entre as dietas das duas espécies foram o maior número relativo de ácaros e o menor de besouros predados (Fig. 27) e o maior volume relativo de ortópteros e o menor de besouros por *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) (Fig. 29). Além disso, *E. parvus* alimentou-se com maior frequência (81,3% dos estômagos com itens alimentares), porém ingeriu um menor número relativo de presas (2,0 itens / indivíduo alimentado) do que *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) (55,3% dos estômagos com itens e 3,8 itens / indivíduo alimentado).

As diferenças entre as frequências numéricas ($d_{\max} = 0,30$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,17$, $p < 0,01$) e volumétricas ($d_{\max} = 0,39$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,21$, $p < 0,01$) de cada categoria de item alimentar foram significativas, porém não as diferenças entre frequências de ocorrência ($d_{\max} = 0,12$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,21$, $p > 0,05$).

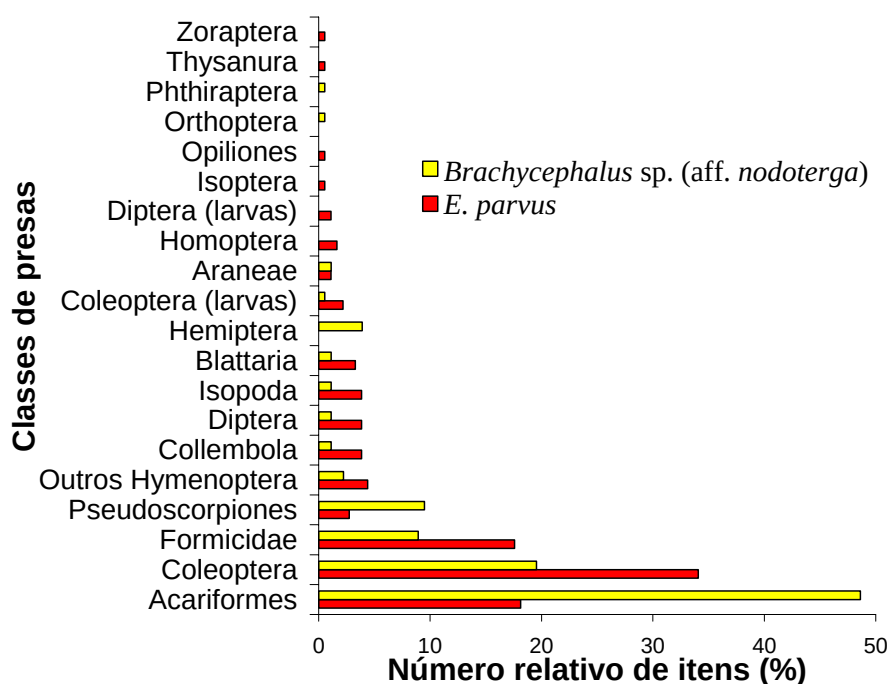


Figura 27 – Abundâncias relativas de itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) (47 indivíduos com 179 itens alimentares) e de *Eleutherodactylus parvus* (91 indivíduos com 132 itens) da Ilha de São Sebastião.

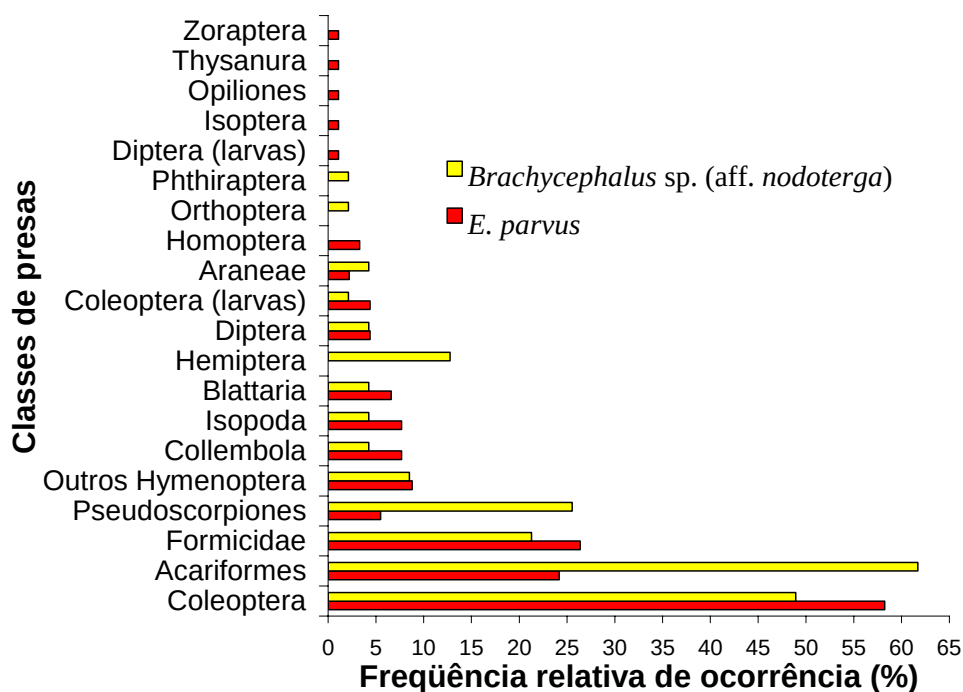


Figura 28 – Frequência relativa de ocorrência de itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Brachycephalus* sp. (47 indivíduos com 179 itens alimentares) e de *Eleutherodactylus parvus* (91 indivíduos com 132 itens) da Ilha de São Sebastião.

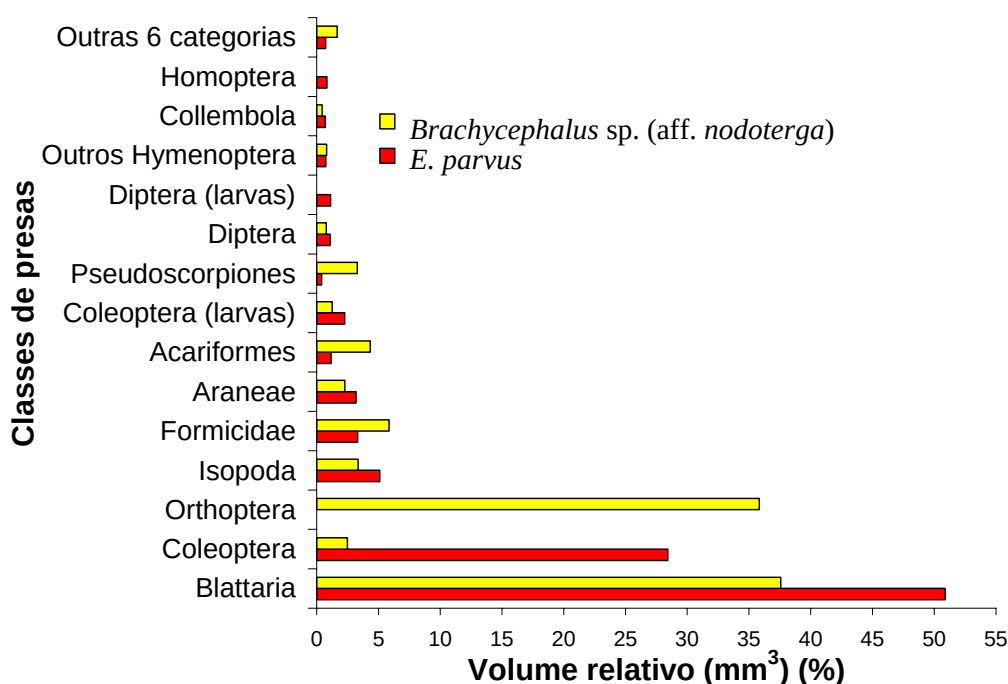


Figura 29 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) (47 indivíduos com 179 itens alimentares) e de *Eleutherodactylus parvus* (91 indivíduos com 132 itens) da Ilha de São Sebastião.

5.6.6. ANÁLISES DE NICHOS ALIMENTAR E SOBREPOSIÇÃO DE TAMANHOS

A amplitude de nicho alimentar dos *Eleutherodactylus parvus* que ocorrem na ausência de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) é ligeiramente maior ($B_A = 0,35$) do que a dos que co-ocorrem com *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) ($B_A = 0,27$). A diversidade padronizada do volume é semelhante em ambas as condições (ausência de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*): $DPV = 0,14$; presença de *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*): $DPV = 0,12$).

A amplitude de nicho alimentar de ambas as espécies é baixa ($B_A = 0,27$ para *E. parvus* e $B_A = 0,18$ para *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*)), porém seus nichos acham-se apenas razoavelmente sobrepostos ($O_{jk} = 0,66$). Suas DPVs também atingem valores modestos (0,12 para *E. parvus* e 0,20 para *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*)).

A variância das diferenças entre os CRCs dos *E. parvus* que ocorrem com *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) e dos que não co-ocorrem ($Var_{obs.} = 0,00313$) não foi significativamente diferente ($p > 0,32$) da esperada ao acaso ($Var_{esp.} = 0,00341$). O

mesmo foi observado entre as massas ($\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,01418$; $\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,01544$; $p > 0,32$) e entre as larguras das bocas ($\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,00273$; $\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,00298$; $p > 0,32$).

A variância das diferenças entre os CRCs dos *E. parvus* e dos *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) que co-ocorrem no habitat ($\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,00086$) não foi significativamente diferente ($p > 0,32$) da esperada ao acaso ($\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,00094$). O mesmo foi observado entre as massas ($\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,00028$; $\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,00030$; $p > 0,32$) e entre as larguras das bocas ($\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,00363$; $\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,00396$; $p > 0,32$).

5.7. ECOLOGIA ALIMENTAR COMPARATIVA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*, *E. BINOTATUS* E *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS*

Devido ao baixo número ($N = 1$) de *E. binotatus* com conteúdo estomacal em locais nos quais esta espécie co-ocorre somente com *E. parvus*, não analisaremos esta situação. Devido ao fato de não obtermos nenhum *E. parvus* com conteúdo estomacal ao nível do mar na transeção 1, onde esta espécie co-ocorre apenas com *Leptodactylus* cf. *marmoratus*, também não temos como analisar esta situação. Assim sendo, compararemos nesta seção as dietas dos indivíduos de cada espécie que co-ocorre com indivíduos das outras duas espécies. Como *E. binotatus* possui maior porte em relação às duas outras espécies e apresenta mudança ontogenética no tamanho de presa que ingere, compararemos apenas a dieta dos indivíduos jovens desta espécie com a dieta das outras duas espécies. Antes, porém, compararemos a dieta dos *Leptodactylus* cf. *marmoratus* que viviam ao nível do mar na transeção 1, co-ocorrendo apenas com *E. parvus*, com a dos que viviam aos 100 e 200 m de altitude, ocorrendo também com *E. binotatus*. Em seguida, compararemos a dieta dos *E. parvus* que ocorrem em altas densidades compartilhando o hábitat com *E. binotatus* e *Leptodactylus* cf. *marmoratus* com a dos que ocorrem em altas densidades compartilhando o hábitat somente com *E. binotatus*.

5.7.1. DIETA DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS* NA AUSÊNCIA DE *ELEUTHERODACTYLUS BINOTATUS*

Foram analisados 10 estômagos de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* que habitavam ao nível do mar na transeção 1. Cada estômago continha de 1 a 9 itens em seu interior, totalizando 33 itens alimentares, sendo 27 inteiros e 6 fragmentados.

Os itens numericamente mais importantes foram formigas (33,3% dos itens encontrados), isópodes (24,2%) e ácaros (12,1%), sendo os demais 30,3% compostos por aranhas, besouros, baratas, colêmbolas, percevejos e piolhos (Fig. 30). Volumetricamente, os itens mais importantes foram isópodes (46,6% do volume total de itens), baratas (35,5%) e aranhas (14,6%) (Fig. 31).

5.7.2. DIETA DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS* NA PRESENÇA DE *ELEUTHERODACTYLUS BINOTATUS*

Foram analisados 9 estômagos de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* que habitavam nas faixas altitudinais de 100 e 200 m na transeção 1. Cada estômago continha de 1 a 14 itens em seu interior, totalizando 50 itens alimentares, sendo 25 inteiros e 25 fragmentados.

Os itens numericamente mais importantes foram formigas (64,0% dos itens encontrados), aranhas (10,0%) e besouros (8,0%), sendo os demais 18,0% compostos por ácaros, baratas, colêmbolas, larvas de besouros, diplópodes, dípteros, microcorrífios e plecópteros (Fig. 30). Volumetricamente, os itens mais importantes foram aranhas (59,1% do volume total de itens) e baratas (19,2%) (Fig. 31).

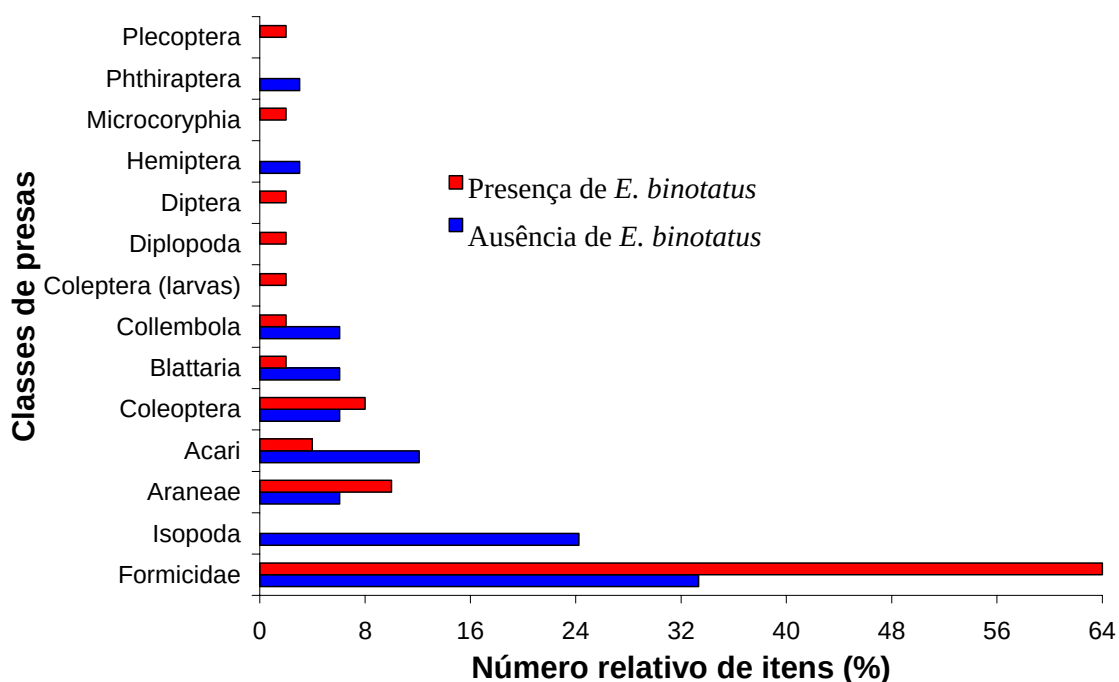


Figura 30 – Abundância relativa de itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (10 indivíduos com 33 itens alimentares) e na presença (9 indivíduos com 50 itens) de *Eleutherodactylus binotatus*.

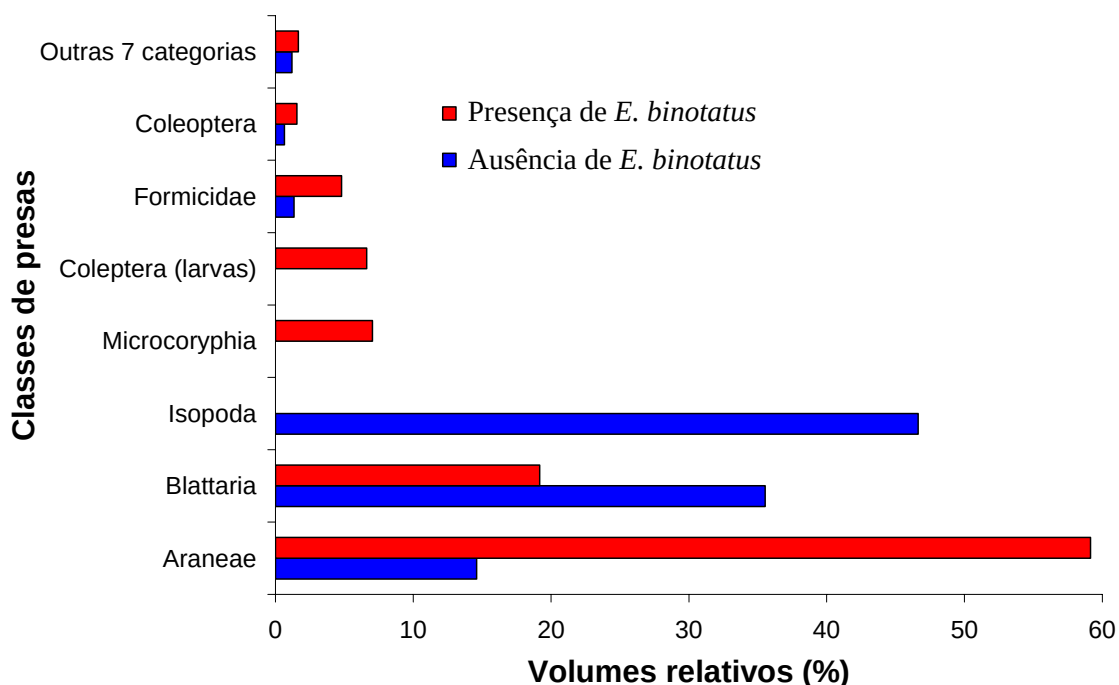


Figura 31 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (10 indivíduos com 33 itens alimentares) e na presença (9 indivíduos com 50 itens) de *Eleutherodactylus binotatus*.

5.7.3 VARIAÇÃO NA DIETA DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS* NA PRESENÇA E AUSÊNCIA DE *ELEUTHERODACTYLUS BINOTATUS*

Novamente consideraremos como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas. Consideraremos também como importantes as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25%.

Em relação às frequências numéricas relativas de cada categoria de presa, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,31$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas entre as dietas dos *Leptodactylus* cf. *marmoratus* que co-ocorriam em altas densidades com *E. binotatus* e dos que não co-ocorriam com estes, mas também ocorriam em altas densidades no hábitat, foram: **1)** *L. cf. marmoratus* ingeriu maior número de formigas nos locais onde co-ocorria com *E. binotatus* do que nos locais onde *E. binotatus* não estava presente; e **2)** isópodes constituíram fração relevante do número total de presas capturadas por *L. cf. marmoratus* na ausência de *E. binotatus*, porém não foram consumidos nos locais onde *E. binotatus* estava presente (Fig. 30). Além disso, a taxa numérica média de captura de presas de *L. cf. marmoratus* foi maior na presença (5,6 itens alimentares / predador) do que na ausência de *E. binotatus* (3,3 itens / predador). Em relação aos volumes relativos, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,45$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas foram: **1)** *L. cf. marmoratus* ingeriu maior volume de aranhas nos locais onde co-ocorria com *E. binotatus* do que nos locais onde *E. binotatus* não estava presente; e **2)** isópodes constituíram pouco menos da metade do volume total ingerido por *L. cf. marmoratus* nas localidades onde *E. binotatus* não se encontrava presente, sendo a principal categoria alimentar nesse quesito, porém não foram consumidos nos locais onde *E. binotatus* habitava. Além disso, a taxa volumétrica média de captura de presas de *L. cf. marmoratus* foi maior na ausência ($74,76 \text{ mm}^3$ de alimento/ g do predador) do que na presença de *E. binotatus* ($39,42 \text{ mm}^3$ / g).

5.7.4. DIETA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* NA AUSÊNCIA DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS*

Foram analisados 132 estômagos de *E. parvus* que habitavam em altas densidades populacionais em ambientes livres de *L. cf. marmoratus*. Destes, 91 (68,9%) continham de 1 a 12 itens em seu interior, em um total de 182 itens alimentares, sendo 77 inteiros e 105 fragmentados.

Os itens numericamente mais importantes foram besouros (34,1% dos itens encontrados), ácaros (18,1%) e formigas (17,6%), sendo os demais 30,2% compostos por isópodes, colêmbolas, aranhas, baratas, larvas de besouros, himenópteros não-formicídeos, dípteros, pseudo-escorpiões, traças, larvas de dípteros, cigarrinhas, cupins, opiliões e zorápteros (Fig. 32). Os itens mais freqüentemente consumidos foram besouros (presentes em 58,2% dos estômagos não-vazios), formigas (26,4%) e ácaros (24,2%) (Figura 33). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (72,6%) e besouros (12,1%) (Fig. 34).

5.7.5. DIETA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* NA PRESENÇA DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS*

Foram analisados 47 estômagos de *E. parvus* que co-ocorriam em altas densidades populacionais com *L. cf. marmoratus*. Destes, 41 (87,2%) continham de 1 a 18 itens em seu interior, em um total de 164 itens alimentares, sendo 99 inteiros e 65 fragmentados.

Os itens numericamente mais importantes foram isópodes (26,8% dos itens encontrados), formigas (18,3%), ácaros (17,1%) e besouros (10,4%), sendo os demais 27,4% compostos por colêmbolas, aranhas, baratas, larvas de besouros, himenópteros não-formicídeos, dípteros, pseudo-escorpiões, traças, larvas de dípteros, cupins, percevejos e grilos e gafanhotos (Fig. 32). Os itens mais freqüentemente consumidos foram isópodes (presentes em 53,6% dos estômagos não-vazios), ácaros e formigas (34,1%), besouros (29,3%) e colêmbolas (24,4%) (Figura 33). Volumetricamente, os itens mais importantes foram baratas (53,5%) e isópodes (24,1%) (Fig. 34).

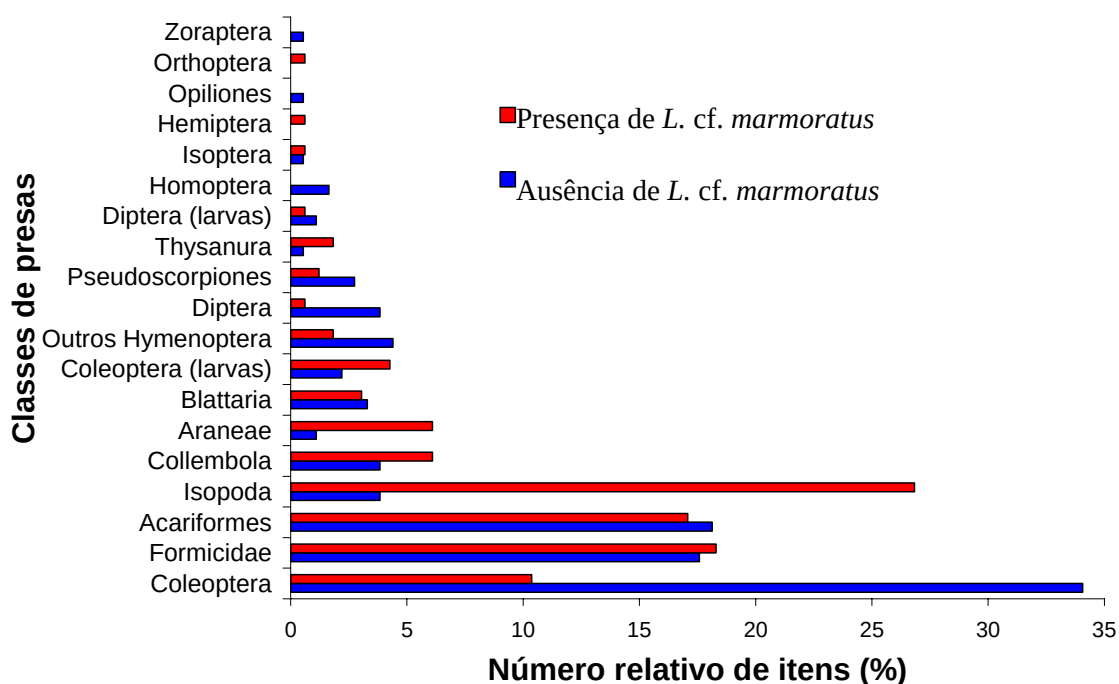


Figura 32 – Abundâncias relativas de itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (91 indivíduos com 182 itens alimentares) e na presença (41 indivíduos com 164 itens) de *Leptodactylus cf. marmoratus*.

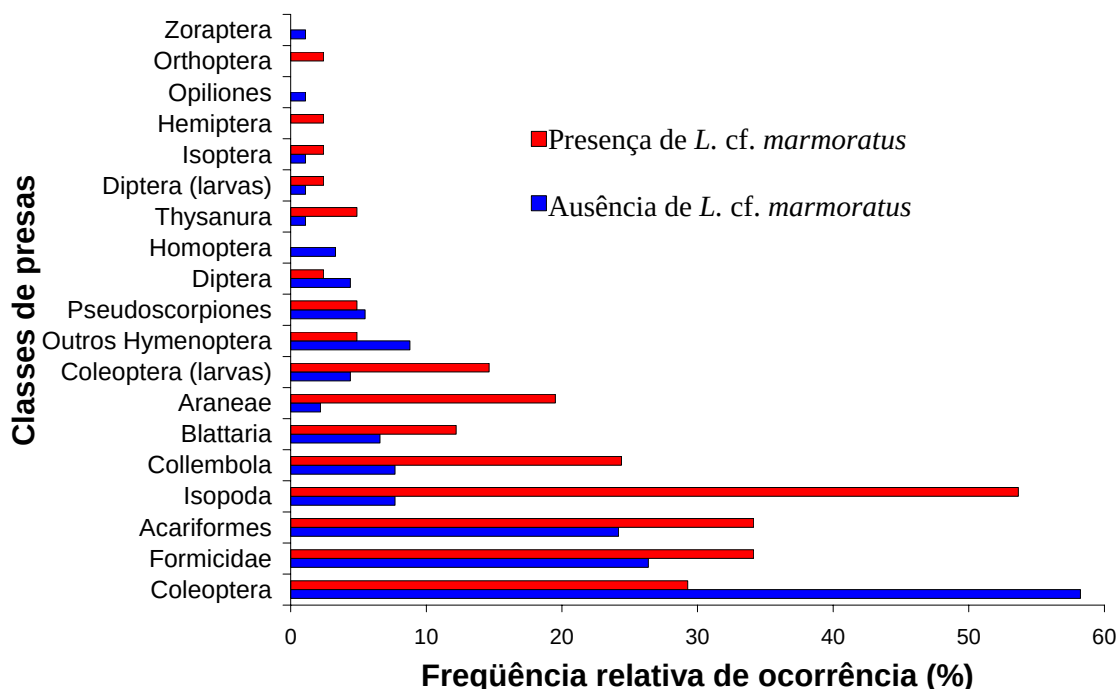


Figura 33 – Freqüência relativa de ocorrência de itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (91 indivíduos com 182 itens alimentares) e na presença (41 indivíduos com 164 itens) de *Leptodactylus cf. marmoratus*.

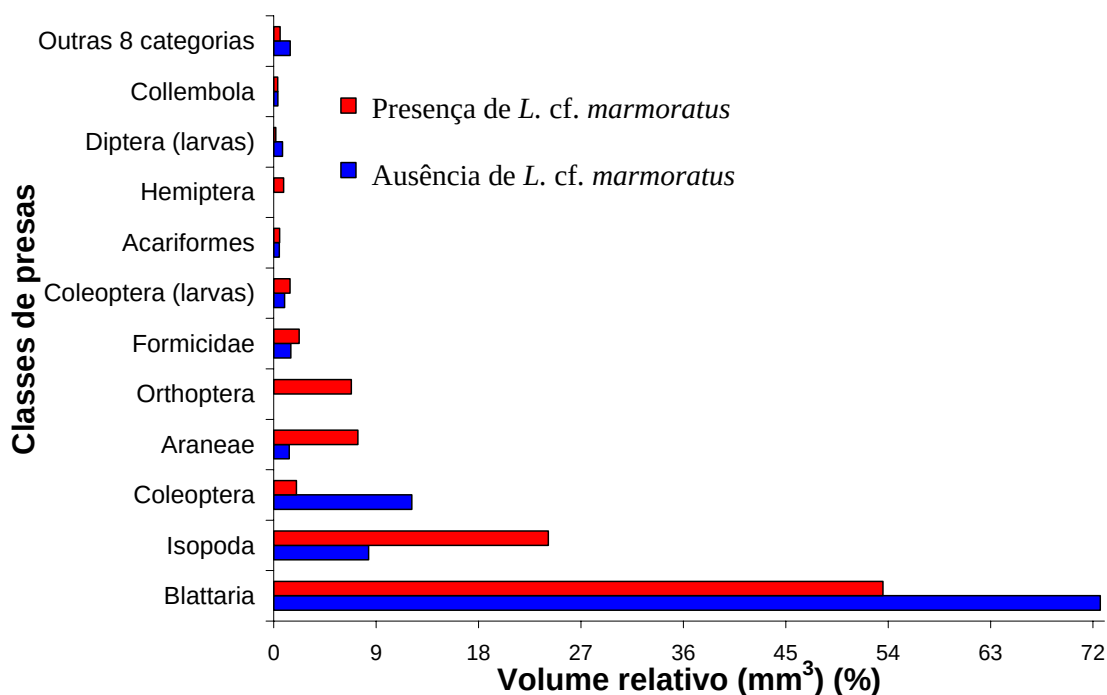


Figura 34 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* da Ilha de São Sebastião, na ausência (91 indivíduos com 182 itens alimentares) e na presença (41 indivíduos com 164 itens) de *Leptodactylus cf. marmoratus*.

5.7.6 VARIAÇÃO NA DIETA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* NA PRESENÇA E AUSÊNCIA DE *LEPTODACTYLUS CF. MARMORATUS*

Como anteriormente, consideraremos como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas. Consideraremos também como importantes as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25%.

Em relação às frequências numéricas relativas de cada categoria de presa, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,24$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas entre as dietas dos *E. parvus* que viviam em altas densidades no mesmo ambiente que *L. cf. marmoratus* e dos que viviam em altas densidades sem compartilhar o hábitat com *L. cf. marmoratus* foram: **1)** *E. parvus* ingeriu mais besouros na ausência de *L. cf. marmoratus* do que em sua presença; e **2)** *E. parvus* ingeriu mais isópodes na presença de *L. cf. marmoratus* do que em sua ausência. Além disso, observamos que a taxa numérica média de captura de presas de *E. parvus* é maior nos ambientes onde *L. cf. marmoratus* está presente (4,0 itens alimentares / predador) do que naqueles onde esta

espécie está ausente (2,0 itens / predador). Em relação às frequências relativas de ocorrência de cada categoria de item alimentar, as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,27$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,16$, $p < 0,01$) encontradas foram: **1)** *E. parvus* ingeriu mais freqüentemente besouros na ausência de *L. cf. marmoratus* do que em sua presença; **2)** *E. parvus* ingeriu mais freqüentemente isópodes na presença de *L. cf. marmoratus* do que em sua ausência; e **3)** colêmbolas foram ingeridos por *E. parvus* com taxa de frequência relevante nos locais onde *L. cf. marmoratus* estava presente, porém foram ingeridos apenas ocasionalmente nos locais onde *L. cf. marmoratus* estava ausente. As diferenças entre os volumes relativos de cada categoria de presa ingerida por *E. parvus* na presença e na ausência de *L. cf. marmoratus* não foram significativas ($d_{\max} = 0,191$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,192$, $p > 0,05$). Observamos também que a taxa volumétrica média de captura de presas de *E. parvus* é maior nos ambientes onde *L. cf. marmoratus* está presente (45,80 mm³ de alimento / g do predador) do que naqueles onde esta espécie está ausente (23,54 mm³ / g).

5.7.7. DIETAS DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*, DE JUVENIS DE *E. BINOTATUS* E DE *LEPTODACTYLUS CF. MARMORATUS*

Foram analisados 76 estômagos de *Leptodactylus cf. marmoratus*, 93 estômagos de *E. parvus* e 44 de indivíduos jovens de *E. binotatus*. Para *L. cf. marmoratus*, foram encontrados 67 estômagos (88,2%) com 410 itens alimentares, sendo 252 inteiros e 158 fragmentados. O número de itens por estômago não-vazio variou de 1 a 23. Para *E. parvus*, foram encontrados 84 estômagos (90,3%) com 291 itens alimentares, sendo 164 inteiros e 127 fragmentados. O número de itens por estômago não-vazio variou de 1 a 18. Para indivíduos jovens de *E. binotatus*, foram encontrados 35 estômagos (79,5%) com 58 itens alimentares, sendo 38 itens inteiros e 20 fragmentados. O número de itens por estômago não-vazio variou de 1 a 3.

Os itens alimentares encontrados foram separados em 27 diferentes categorias (pela ordem de abundância: formigas, ácaros, besouros, isópodes, aranhas, colêmbolas, baratas, pseudo-escorpiões, himenópteros não-formicídeos, larvas de besouros, grilos e gafanhotos, caramujos, dípteros, percevejos, quilópodes, cigarrinhas, cupins, diplópodes, traças, larvas de lepidópteros, opiliões, larvas de dípteros, microcorrífios,

plecópteros, psocópteros, sínfilos e zorápteros; Fig. 35). Para *L. cf. marmoratus*, os itens numericamente mais importantes foram formigas (53,7% dos itens encontrados) e ácaros (12,7%). Para *E. parvus*, foram formigas (21,3%), isópodes (17,2%), ácaros (16,5%) e besouros (16,5%). Para indivíduos jovens de *E. binotatus*, foram isópodes (22,4%), baratas (20,7%) e aranhas (19,0%).

Os itens mais constantemente predados por *L. cf. marmoratus* foram formigas (encontradas em 70,1% dos estômagos não-vazios), ácaros (35,8%) e besouros (34,3%); por *E. parvus* foram besouros (39,3%), formigas (38,1%), isópodes (33,3%) e ácaros (29,8%); e por indivíduos jovens de *E. binotatus* foram baratas (34,3%), isópodes (34,3%), e aranhas (25,7%) (Fig. 36).

Volumetricamente, os itens mais importantes para *L. cf. marmoratus* foram baratas (47,1% do volume total de itens), aranhas (18,0%) e isópodes (11,1%); para *E. parvus* foram baratas (68,3%) e isópodes (16,7%); e para indivíduos jovens de *E. binotatus* foram isópodes (28,4%), baratas (24,5%), aranhas (20,2%) e grilos e gafanhotos (15,1%) (Fig. 37).

5.7.8 MORFOMETRIA COMPARATIVA ENTRE OS PREDADORES

Há diferenças significativas entre os CRCs ($H_{1,120} = 33,10$; $p < 0,01$), as massas relativas ($H_{1,120} = 42,99$; $p < 0,01$) e as larguras relativas das bocas ($H_{1,120} = 38,67$; $p < 0,01$) de *L. cf. marmoratus* e de jovens de *E. binotatus*, sendo que estes possuem maior tamanho, porém menor massa relativa e boca menos larga.

Há diferenças significativas entre os CRCs ($H_{1,137} = 54,74$; $p < 0,01$), as massas relativas ($H_{1,137} = 76,63$; $p < 0,01$) e as larguras relativas das bocas ($H_{1,137} = 51,78$; $p < 0,01$) de *E. parvus* e jovens de *E. binotatus*, sendo que estes possuem maior tamanho, porém menor massa relativa e boca menos larga.

Não foram encontradas diferenças significativas entre os CRCs ($H_{1,169} = 3,20$; $p = 0,07$) de *L. cf. marmoratus* e *E. parvus*. Há, no entanto, diferenças significativas entre as massas relativas ($H_{1,169} = 37,10$; $p < 0,01$) e as larguras relativas das bocas ($H_{1,169} = 9,89$; $p = 0,002$), sendo *E. parvus* relativamente mais pesado, além de possuir boca relativamente mais larga do que a de *L. cf. marmoratus*.

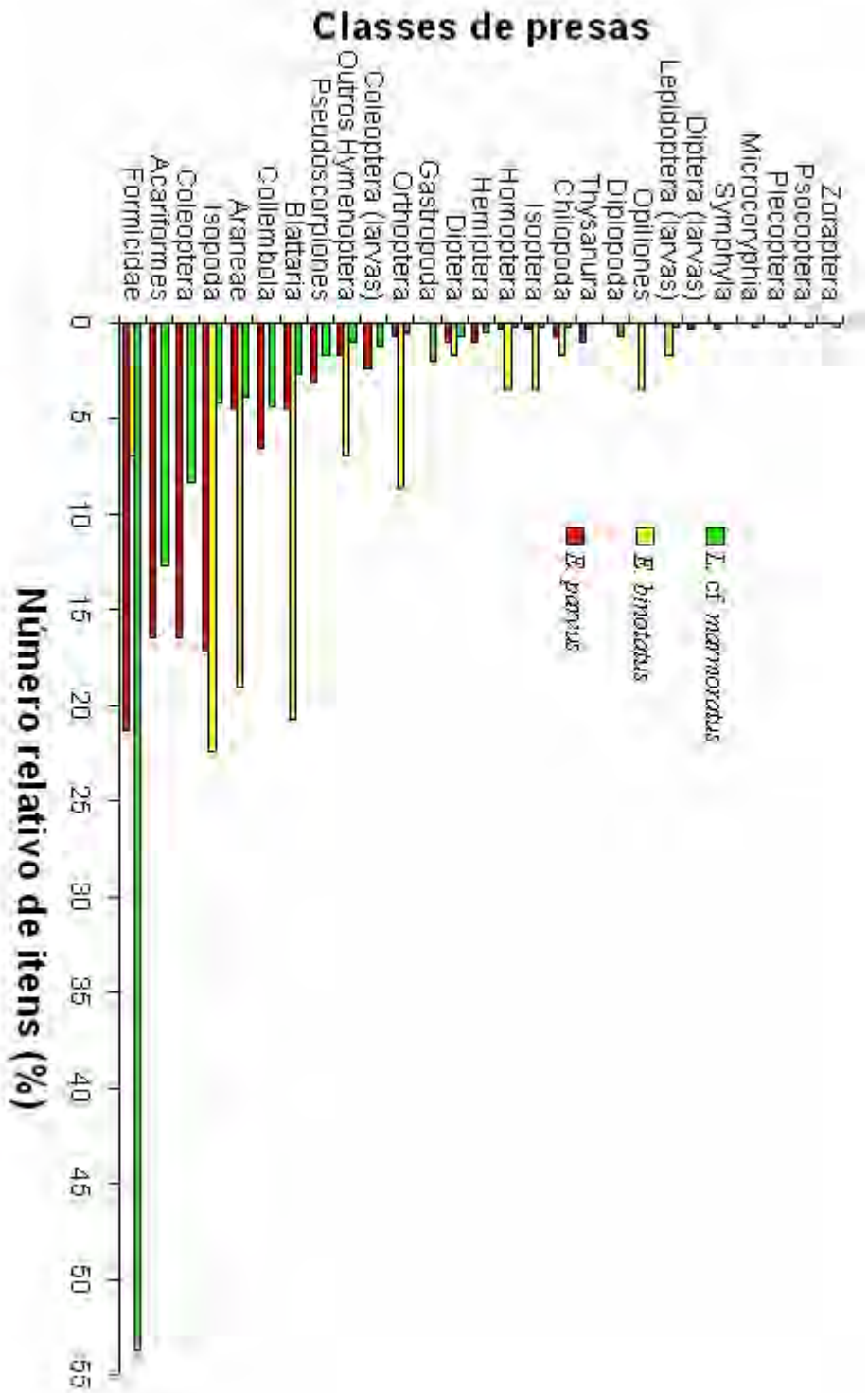


Figura 35 – Abundâncias relativas de itens alimentares (porcentagem do número total de itens representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Fleuryhodactylus parvus* (84 indivíduos com 291 itens alimentares), jovens de *Fleuryhodactylus bimaculatus* (35 indivíduos com 58 itens) e *Leptodactylus cf. marmoratus* (67 indivíduos com 410 itens) da Ilha de São Sebastião.

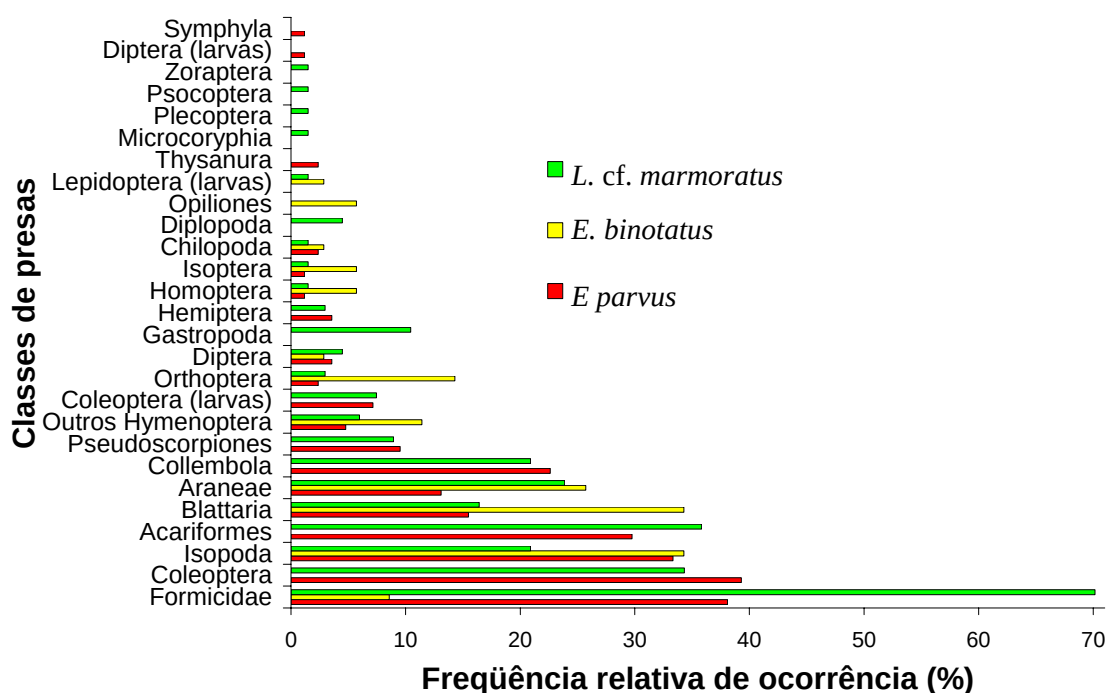


Figura 36 – Frequências relativas de ocorrência de itens alimentares (porcentagem de estômagos não-vazios em que cada categoria de item alimentar ocorre) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* (84 indivíduos com 291 itens alimentares), jovens de *Eleutherodactylus binotatus* (35 indivíduos com 58 itens) e *Leptodactylus cf. marmoratus* (67 indivíduos com 410 itens) da Ilha de São Sebastião.

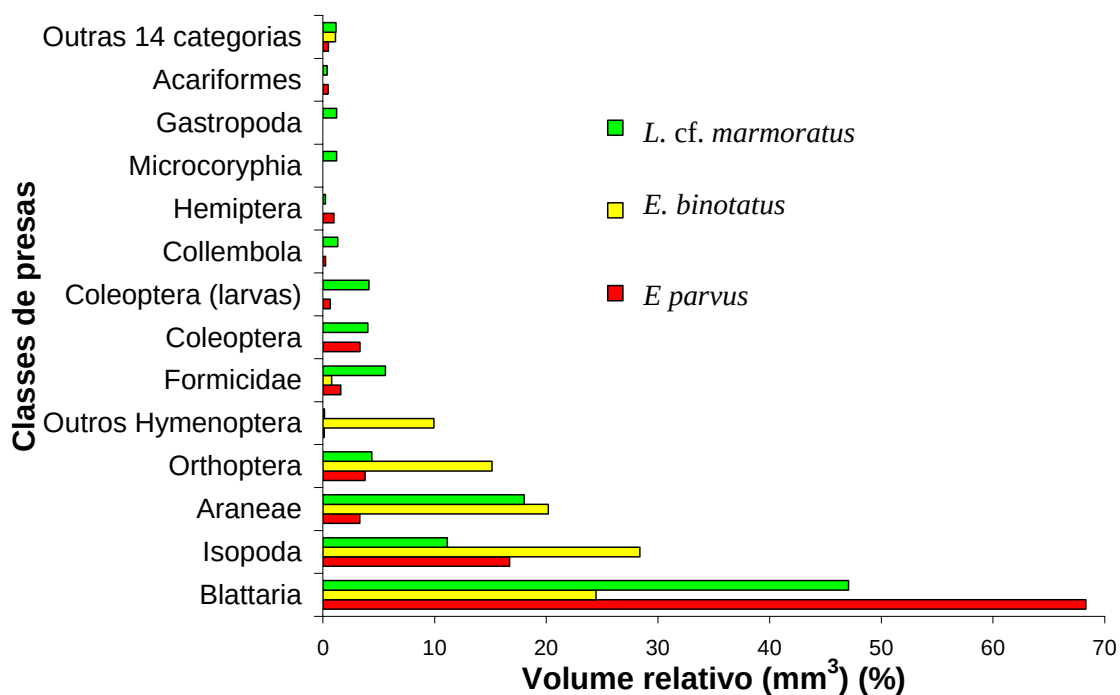


Figura 37 – Volumes relativos (porcentagem do volume total representada por cada categoria de item alimentar) encontrados nos estômagos de *Eleutherodactylus parvus* (84 indivíduos com 164 itens alimentares inteiros), jovens de *Eleutherodactylus binotatus* (35 indivíduos com 38 itens) e *Leptodactylus cf. marmoratus* (67 indivíduos com 252 itens) da Ilha de São Sebastião.

5.7.9. DIFERENÇAS ENTRE AS DIETAS DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*, DE JUVENIS DE *E. BINOTATUS* E DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS*

Mais uma vez consideraremos como relevantes as diferenças de proporção iguais a ou maiores que 20% entre as categorias de presas. Consideraremos também como importantes as diferenças entre taxas de ingestão que forem superiores a 25%.

Entre as dietas de *E. parvus* e de jovens de *E. binotatus* as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,47$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas entre as frequências numéricas relativas das diferentes classes de presas foram: **1)** jovens de *E. binotatus* ingeriram maior número relativo de baratas; e **2)** formigas constituíram fração relevante da dieta de *E. parvus*, mas não da de jovens de *E. binotatus* (Fig. 35). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,33$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,17$, $p < 0,01$) encontradas entre as frequências relativas de ocorrência das diferentes classes de presas foram: **1)** *E. parvus* ingeriu formigas, besouros, ácaros e colêmbolas com taxas de frequência importantes, ao passo que, dentre estas categorias de itens alimentares, somente a primeira foi ingerida por jovens de *E. binotatus*, porém com taxa de frequência baixa; e **2)** baratas e aranhas foram ingeridas com taxas de frequência importantes por jovens de *E. binotatus*, mas com frequências menos significantes por *E. parvus* (Fig. 36). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,44$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas entre os volumes relativos das diferentes classes de presas foram: **1)** pouco mais de $\frac{2}{3}$ do volume de presas ingerido por *E. parvus* era composto por baratas, contra pouco de $\frac{1}{4}$ do volume ingerido por jovens de *E. binotatus*; e **2)** jovens de *E. binotatus* ingeriram volumes relevantes de isópodes e aranhas, porém o mesmo não foi observado no caso de *E. parvus* (Fig. 37). Constatamos também que *E. parvus* possui taxas numérica (3,5 itens alimentares / predador) e volumétrica (53,53 mm³ de alimento / g do predador) médias de captura de presas maiores que as de jovens de *E. binotatus* (1,7 item / predador e 33,50 mm³ / g).

Entre as dietas de *L. cf. marmoratus* e de jovens de *E. binotatus* as principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,68$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontradas entre as frequências numéricas relativas das diferentes classes de presas foram: **1)** jovens de *E. binotatus* ingeriram maior número relativo de baratas e de isópodes; e **2)** *L. cf.*

marmoratus ingeriu maior número relativo de formigas, sendo que estas constituíram mais da metade do número total de itens ingeridos por esta espécie (Fig. 35). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,31$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,16$, $p < 0,01$) encontradas entre as frequências relativas de ocorrência das diferentes classes de presas foram: **1)** besouros, ácaros e colêmbolas foram ingeridos por *L. cf. marmoratus* com taxas de frequência superiores a 20%, mas não foram ingeridos por jovens de *E. binotatus*; **2)** cerca de 70% dos *L. cf. marmoratus* analisados ingeriram formigas, contra menos de 10% dos jovens de *E. binotatus* que fizeram o mesmo; e **3)** pouco mais de $\frac{1}{3}$ dos jovens de *E. binotatus* analisados ingeriram baratas, contra cerca de $\frac{1}{6}$ dos *L. cf. marmoratus* que fizeram o mesmo (Fig. 36). As principais diferenças significativas ($d_{\max} = 0,23$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,19$, $p < 0,05$) encontradas entre os volumes relativos das diferentes classes de presas foram: **1)** *L. cf. marmoratus* ingeriu maior volume relativo de baratas do que os jovens de *E. binotatus*; e **2)** jovens de *E. binotatus* ingeriram um volume relevante de isópodes, porém o mesmo não foi observado para *L. cf. marmoratus* (Fig. 37). Constatamos também que *L. cf. marmoratus* possui taxas numérica (6,1 itens alimentares / predador) e volumétrica ($45,66 \text{ mm}^3 / \text{g}$) médias de captura de presas maiores que as de jovens de *E. binotatus* (1,7 item / predador e $33,50 \text{ mm}^3 / \text{g}$).

Entre as dietas de *E. parvus* e de *L. cf. marmoratus* a principal diferença significativa ($d_{\max} = 0,32$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontrada entre as frequências numéricas relativas das diferentes classes de presas foi o maior número relativo de formigas na dieta desta última espécie, constituindo mais da metade do número total de presas ingeridas (Fig. 35). Apesar de *L. cf. marmoratus* ingerir formigas mais frequentemente que *E. parvus*, as diferenças entre as frequências de ocorrência das diferentes categorias de itens alimentares revelaram-se não-significativas ($d_{\max} = 0,08$, $(d_{\max})_{0,05} = 0,12$, $p > 0,05$) (Fig. 36). A principal diferença significativa ($d_{\max} = 0,27$, $(d_{\max})_{0,01} = 0,23$, $p < 0,01$) encontrada entre os volumes relativos das diferentes classes de presas foi o maior volume relativo de baratas ingerido por *E. parvus* em relação a *L. cf. marmoratus* (Fig. 37). Constatamos também que *L. cf. marmoratus* possui taxa numérica média de captura de presas maior (6,1 itens / predador) que a de *E. parvus* (3,5 itens / predador).

5.7.10. ANÁLISES DE NICO ALIMENTAR E SOBREPOSIÇÃO DE TAMANHOS

Quando em co-ocorrência com as outras duas espécies na Ilha de Sebastião, *Lepodactylus* cf. *marmoratus* apresenta, na estação chuvosa, amplitude de nicho inferior ($B_A = 0,10$) à de *Eleutherodactylus parvus* ($B_A = 0,34$) que, por sua vez, é inferior à dos jovens de *Eleutherodactylus binotatus* ($B_A = 0,51$). Constatamos também que a diversidade padronizada do volume (DPV) dos jovens de *E. binotatus* é maior (0,33) que a das outras duas espécies, que apresentam ambas, valores baixos (*L. cf. marmoratus* = 0,12; *E. parvus* = 0,06). O nicho alimentar de *E. parvus* é mais sobreposto com o de *L. cf. marmoratus* ($O_{jk} = 0,95$) do que com o dos jovens de *E. binotatus* ($O_{jk} = 0,70$). O nicho de *L. cf. marmoratus* também se sobrepõe menos com o dos jovens de *E. binotatus* ($O_{jk} = 0,78$) do que com o de *E. parvus* ($O_{jk} = 0,95$).

Os *L. cf. marmoratus* que foram capturados ao nível do mar na transeção 1, onde não existiam *E. binotatus* possuíam nicho mais amplo ($B_A = 0,50$) do que aqueles que foram capturados aos 100 e 200 m de altitude na transeção 1 ($B_A = 0,13$), onde *E. binotatus* estava presente. No entanto, as diferenças entre as DPV não foram de grande magnitude (ao nível do mar = 0,22; aos 100 e 200 m de altitude = 0,15).

Os *E. parvus* que viviam em altas densidades populacionais e compartilhavam o hábitat com *L. cf. marmoratus* possuíam nicho ligeiramente mais amplo ($B_A = 0,36$), apesar de baixo, do que aqueles que viviam em altas densidades populacionais em locais onde não existiam *L. cf. marmoratus* ($B_A = 0,27$). O mesmo é observado, com menor magnitude, no caso das DPVs (presença de *L. cf. marmoratus* = 0,12; ausência de *L. cf. marmoratus* = 0,05).

Nos locais onde *E. parvus* estava presente em altas densidades populacionais, a variância das diferenças entre os CRCs das três espécies ($Var_{obs.} = 0,02772$) não foi significativamente diferente ($p > 0,23$) da esperada ao acaso ($Var_{esp.} = 0,02821$). O mesmo foi observado para a massa ($Var_{esp.} = 0,15916$; $Var_{obs.} = 0,15639$; $p > 0,20$) e a largura ($Var_{esp.} = 0,02416$; $Var_{obs.} = 0,02374$; $p > 0,18$).

Nos locais onde *E. binotatus* estava presente em altas densidades populacionais, a variância das diferenças entre os CRCs das três espécies ($Var_{obs.} = 0,02324$) não foi significativamente diferente ($p > 0,63$) da esperada ao acaso ($Var_{esp.} = 0,02365$). O

mesmo foi observado para a massa ($\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,11786$; $\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,11580$; $p > 0,61$) e a largura ($\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,01685$; $\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,01656$; $p > 0,90$).

Nos locais onde as três espécies estavam presentes em baixas densidades populacionais, a variância das diferenças entre seus CRCs ($\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,01740$) não foi significativamente diferente ($p > 0,20$) da esperada ao acaso ($\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,01771$). O mesmo foi observado para a massa ($\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,11221$; $\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,11026$; $p > 0,16$) e a largura ($\text{Var}_{\text{esp.}} = 0,01228$; $\text{Var}_{\text{obs.}} = 0,01206$; $p > 0,15$).

6. DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

6.1 DISCUSSÃO DOS MÉTODOS

Mesmo quando os estudos sobre sobreposição de dietas de vertebrados utilizam as mesmas variáveis (no caso da maioria deles, os volumes das presas), para que sejam comparáveis entre si, faz-se necessário que as diferentes técnicas de obtenção das medidas não interfiram nos resultados a ponto alterar as conclusões dos pesquisadores. A este respeito, MAGNUSSON et al. (2003) afirmam que as fórmulas utilizadas para tal fim (aí incluída a fórmula do elipsóide, utilizada no presente estudo) “não correspondem a qualquer quantidade física” e que as diferenças nos erros para diferentes grupos taxonômicos de artrópodes pode levar o pesquisador a uma conclusão equivocada. Além disso, essa diferença nos erros das estimativas dos diferentes grupos taxonômicos torna difícil a comparação detalhada entre estudos diferentes, mesmo quando a mesma fórmula é utilizada em ambos. Os autores concluem que o ideal seria a utilização de medidas (massa ou volume) tomadas diretamente e não estimadas a partir de modelos geométricos.

O estudo de MAGNUSSON et al. (2003), no entanto, faz-se merecedor de uma série de críticas, tanto metodológicas como a respeito de sua abrangência. MAGNUSSON et al. (2003) utilizam a fórmula clássica do elipsóide, $V = 4/3 \times \pi \times c/2 \times (l/2)^2$ (que, em uma passagem do artigo é citada erroneamente como $V = 4/3 \times \pi \times c/2 \times 2(l/2)^2$), ao invés da fórmula biologicamente mais consistente, $V = 4/3 \pi \times (c/2) \times (l/2) \times (h/2)$. Uma vez que raramente a altura e a máxima largura de

um invertebrado são idênticas, esta última fórmula seria mais apropriada do que a fórmula clássica do elipsóide.

MAGNUSSON et al. relatam que a fórmula $V = 4/3 \times \pi \times c/2 \times (l/2)^2$ superestima o volume das formigas, em média, em 50%. Devido ao tamanho muito reduzido dos itens alimentares ingeridos pelas espécies aqui estudadas, torna-se inviável a medição direta dos volumes das presas, mesmo quando agrupadas por categorias. Por exemplo, juntando as 31 formigas encontradas inteiras no estômago de *E. parvus* encontramos um volume de cerca de 0,01 ml. Se considerarmos que o erro médio é o mesmo do estudo de MAGNUSSON et al. (2003), ou seja, de 50% de superestimação para a fórmula $V = 4/3 \times \pi \times c/2 \times (l/2)^2$, teríamos um volume real de formigas de 13,25 mm³ contra um volume estimado de 19,88 mm³ com a utilização dessa fórmula. Ao utilizarmos a fórmula $V = 4/3 \pi \times (c/2) \times (l/2) \times (h/2)$, o valor estimado passa a ser de 15,99 mm³, ou seja, o erro passa a ser, em média, de 20,65%. Assim sendo, a simples substituição feita por MAGNUSSON et al. (2003) na fórmula, de “(l/2)X(h/2)” por “(l/2)²”, é responsável por um erro de 29,35% no caso da estimativa do volume de formigas.

Além disso, MAGNUSSON et al. (2003) não dizem com que acurácia eles mediram o comprimento e a largura dos insetos. Esse fator provavelmente explica um dos erros mais graves do trabalho: os autores dizem que a fórmula do elipsóide, em média, subestima o volume de baratas em 50% (um dos indivíduos medidos chega a ser subestimado em 100%), o que é matematicamente impossível. Baratas são insetos achatados dorso-ventralmente, tendo uma proporção de máxima largura / máxima altura nunca menor que 1,3 (obs. pess, dados não publicados). Como o volume de um cilindro é 50% maior que o volume de um elipsóide de mesmas dimensões lineares, um cilindro que tivesse por raio da base a metade da largura de uma barata teria que obrigatoriamente superestimar seu volume. No entanto, nos gráficos do artigo de MAGNUSSON et al. (2003), há um ponto correspondente a uma barata que é subestimada em 100% pela fórmula do volume do cilindro. Tal fato só seria possível caso a barata em questão possuísse o corpo lateralmente achatado, o que sabemos ser biologicamente falso.

Projetamos também, sobre os itens encontrados na dieta de *Eleutherodactylus parvus*, os erros das demais categorias de artrópodes que MAGNUSSON et al. (2003) mediram em seu artigo. Ao levarmos em conta as proporções corporais relativas das

diferentes classes de artrópodes, constatamos que os demais erros encontrados pelos autores também são afetados pelo mesmo problema observado no caso das baratas. Por exemplo, se o erro médio que os autores relatam para formigas (super-estimativa ao redor de 50%) for real, conclui-se que, guardadas as proporções corporais, a fórmula do paralelepípedo ($V = c \times h \times l$) subestimaria em cerca de 12% o volume de quilópodes, fato novamente matematicamente impossível de acontecer.

MAGNUSSON et al. (2003) também mediram apenas um indivíduo por espécie, o que pode gerar um grande erro ao desconsiderar a variabilidade morfológica intraespecífica. Por exemplo, para uma determinada espécie de formiga, a maior largura de uma operária pode corresponder ao ponto mais largo do abdômen, enquanto que para um soldado, tal valor deve ser determinado medindo-se a cabeça do mesmo (obs. pess.). MAGNUSSON et al. (2003) consideraram em seu estudo apenas os artrópodes com tamanho “suficiente” (> 1 cm), o que também pode dificultar a generalização de seus resultados para artrópodes de tamanho reduzido.

Assim sendo, apesar de as críticas de MAGNUSSON et al. (2003) a respeito da utilização da fórmula do elipsóide serem pertinentes, devido à impossibilidade de utilizar o trabalho deles como base para uma reformulação metodológica, achamos por bem ignorarmos, por hora, a limitação que representa o fato de utilizarmos a fórmula do elipsóide para todas as classes de presas. Estamos coletando dados de modo a não só demonstrar que a fórmula do elipsóide gera erros distintos para diferentes grupos taxonômicos, mas também para determinar qual fórmula (elipsóide, paralelepípedo ou cilindro de base elíptica) é mais conveniente para cada classe de artrópode, com o respectivo fator de correção para otimizar a exatidão da estimativa.

6.2 ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*

Eleutherodactylus parvus apresentou uma predominância de besouros, formigas e ácaros em sua dieta. Constatamos também que os machos desta espécie alimentaram-se principalmente de besouros que, juntamente com isópodes e baratas, constituem a base de sua dieta. Ainda seguindo a mesma linha, as fêmeas baseiam sua dieta em besouros, ácaros, formigas, isópodes e baratas; jovens, em besouros, formigas, ácaros e isópodes; e adultos em besouros, ácaros, formigas, isópodes e baratas. Também fica evidente a

grande importância energética do consumo de baratas, especialmente pelos adultos de ambos os sexos, e de isópodes e besouros pelos jovens. Esses resultados diferem do que era conhecido para a maioria das espécies de *Eleutherodactylus*. Normalmente as espécies deste gênero são especialistas, possuindo nichos alimentares pouco amplos, e alimentando-se principalmente de grilos, baratas e besouros, presas comuns em florestas tropicais (TOFT, 1980a, 1981; VITT AND CALDWELL, 1994; HOWARD et al., 1997). Nossos resultados diferem também do que foi observado para outra população desta espécie (MARRA et al., 2004), cujos resultados indicaram aparente especialização em formigas (49,7% da frequência numérica e $B_A = 0,17$). No entanto, MARRA et al. (2004) realizaram a captura de *E. parvus* durante a estação seca.

Apesar dos gráficos de regressão linear da figura 8 indicarem que predadores maiores alimentaram-se de presas relativamente maiores, eles não indicam mudança ontogenética da dieta quanto ao tamanho relativo das presas (i. e., os predadores maiores continuam se alimentando também de itens alimentares relativamente menores), já que as inclinações das retas de regressão não são significativamente diferentes de 1. Este resultado difere do que já havia sido constatado para outros anfíbios anuros (e. g. GIARETTA et al., 1998; LIMA AND MOREIRA, 1993), incluindo espécies do gênero *Eleutherodactylus* (e. g. WOOLBRIGHT AND STEWART, 1987), e mesmo outra população desta mesma espécie (MARRA et al., 2004).

Os nichos alimentares de machos e de fêmeas se sobrepõem quase completamente, inclusive em situações de baixas densidades populacionais. Isso se deve ao fato de a dieta de ambos os sexos ser composta predominantemente, em volume, por baratas, independentemente da densidade populacional a que estejam submetidos. Como os jovens não baseiam sua dieta em baratas, havendo até mesmo três outras categorias diferentes que são mais predadas por eles, a sobreposição de seu nicho com o dos adultos é baixa, inclusive em situações de altas densidades populacionais. Em baixas densidades populacionais, com a maior importância das baratas para a dieta dos jovens, a sobreposição de nicho destes com o dos adultos também é maior sem, contudo, chegar a níveis elevados, devido ao fato dos jovens se alimentarem também de volumes consideráveis de outras categorias de presas.

Os valores da diversidade padronizada do volume (DPV) não foram elevados, tanto em baixas densidades quanto em altas densidades, tanto para machos quanto para fêmeas, demonstrando a importância energética do consumo de categorias de presas de maior tamanho e pouco quitinizadas, no caso, de baratas. No caso dos jovens, porém, observam-se valores de DPV maiores, que chegam a uma ordem de grandeza razoável em situações de baixas densidades populacionais. Uma hipótese para explicar o motivo dos adultos, tanto machos quanto fêmeas, possuírem valores baixos de DPV enquanto os jovens apresentam valores mais elevados é a incapacidade dos jovens consumirem baratas adultas. O tamanho médio de cada barata ingerida pelos adultos supera 75% do tamanho do maior jovem disponível, ou seja, baratas adultas são excessivamente grandes para serem ingeridas pelos jovens. Assim, os jovens ficariam restritos a consumirem ninfas recém-eclodidas. Observamos, de fato, que adultos que se alimentaram de baratas possuem normalmente apenas uma barata em seus estômagos, o que basta para preenchê-los completamente. Já os jovens que se alimentaram de baratas normalmente possuem mais itens em seus estômagos, já que estes não ficam repletos apenas com ninfas de baratas.

Não existem, até o momento, estudos abordando padrões de atividade de forrageio para esta espécie. No único estudo extensivamente dedicado à sua história natural (MARRA, 2003), o autor dedica-se apenas a analisar os padrões da atividade reprodutiva da espécie. Contudo, não foram coletados dados sobre territorialidade nesta espécie, fato, aliás, pouco pesquisado para o gênero *Eleutherodactylus* (cf. SCHIESARI, 1996), especialmente no Brasil. Para as espécies de pequeno porte do gênero *Eleutherodactylus* esse tipo de informação acha-se indisponível. Algumas inferências podem ser feitas baseadas no padrão dietético distinto entre os sexos e as classes ontogenéticas, necessitando, contudo, de confirmações por meio de estudos posteriores.

TOFT (1980a) propõe a existência de dois padrões dietéticos para os anuros tropicais especialistas: os “ant specialists” e os “non-ant specialists”. “Ant specialists” seriam as espécies que se alimentam predominantemente de artrópodes bastante quitinosos, de pequeno porte e baixa mobilidade, tais como ácaros e formigas, ingerindo grande número de presas por dia. Os “non-ant specialists”, por sua vez, se alimentariam de artrópodes de maior porte, menos quitinosos e mais móveis, como ortópteros e

baratas, ingerindo poucas presas por dia. Para melhor adequação do conceito, substituiremos “bastante quitinosos” por “gregários”, de modo a incluir no rol de presas pequenas e consumidas em grande número, não apenas ácaros e formigas, mas também cupins e colêmbolas. Predadores “ant-specialists” são forrageadores que efetuam procura ativa por suas presas, ao passo que os “non-ant specialists” adotam a estratégia de espreita como tática de forrageio. Já os predadores generalistas se alimentam tanto de artrópodes pequenos e gregários, quanto de artrópodes de maior porte e pouco quitinosos, adotando uma tática mista de forrageio (TOFT, 1980a). Observando os padrões dietéticos das fêmeas e dos machos de *E. parvus*, notamos que estes predam um número significativo de besouros e isópodes, além de ingerirem formigas e ácaros em baixo número e com baixa frequência, e presas de maior porte, pouco quitinosas e mais móveis (no caso, principalmente baratas) em maior número e com maior frequência, além de em grande volume. Além disso, os machos ingerem menor número de presas em relação às fêmeas. Desse modo, eles parecem se encaixar melhor em um perfil “non-ant specialist”. Já as fêmeas, que ingerem grande número de formigas e ácaros, mas também de besouros e de outros artrópodes maiores e de corpo pouco quitinizado, parecem se encaixar melhor em um perfil generalista. A diferença do perfil generalista da espécie como um todo em relação ao aparente perfil “non-ant specialist” dos machos talvez se deva a um possível comportamento territorial dos machos durante a estação reprodutiva, o que restringiria sua mobilidade e os forçaria a adotar a estratégia de espreita para o forrageio. As fêmeas, deslocando-se pela serapilheira até os sítios de vocalização dos machos, não alterariam seu padrão misto de forrageio, e continuariam com uma dieta de perfil generalista. Os indivíduos jovens, que ingerem grande número de ácaros, formigas e besouros, aparentemente encaixam-se também no perfil generalista.

As diferenças entre as frequências das classes de itens alimentares nas dietas dos jovens e dos adultos explicam-se pela diferença de tamanho entre as diferentes categorias de presas. Ao contrário dos indivíduos adultos, os jovens não têm sua dieta constituída, em volume, predominantemente por baratas. Como discutido acima, isso talvez se deva simplesmente ao fato de que baratas normalmente são presas muito grandes para serem ingeridas por indivíduos jovens. Por esse motivo, os jovens acabam por ingerir maiores volumes relativos de isópodes, coleópteros e aranhas, que são

classes de presas cujos portes parecem mais adequados a suprirem suas necessidades energéticas. Ao contrário do que ocorre para os adultos, que como foi dito acima, costumam não ingerir mais nenhum item alimentar quando ingerem uma barata, no caso dos jovens, a ingestão de um isópode, um besouro ou uma aranha não os impede de ingerir vários outros itens. Além disso, os jovens não têm sua atividade de forrageamento limitada pela atividade reprodutiva, como ocorre com os machos adultos.

Em diversos estudos abordando a fauna de invertebrados de serapilheira, foi constatado que há mudanças em sua composição ao longo de um gradiente altitudinal (e.g. SFENTHOURAKIS, 1992; SÁNCHEZ RAMOS et al., 1993, OLSON, 1994). OLSON (1994), estudando a distribuição altitudinal dos invertebrados de serapilheira em uma floresta tropical no Panamá, observou que besouros, isópodes e formigas apresentam picos de densidade entre 800 e 1.050 metros de altitude. No entanto, a densidade da fauna de invertebrados é mais determinada por fatores ambientais, tais como vegetação e umidade, do que propriamente pela altitude (SFENTHOURAKIS, 1992). Deste modo, levando em conta as formações florestais (Floresta Submontana, Floresta Montana e Vegetação Secundária, sensu IBGE, 1983) ao longo do gradiente altitudinal como critério para extrapolar os resultados obtidos por OLSON (1994) para a Ilha de São Sebastião, esperamos que isópodes estejam disponíveis em altas quantidades apenas em altitudes moderadas. De um modo geral, a densidade da maioria das classes de invertebrados diminui na transição da Floresta de Baixada para a Floresta de Neblina (OLSON, 1994). Assim sendo, esperaríamos uma menor disponibilidade de isópodes em altitudes elevadas, o que explicaria a menor participação volumétrica relativa deste tipo de item na dieta dos jovens submetidos a altas densidades populacionais.

Outra hipótese para explicar tal diferença entre as dietas dos jovens nas diferentes situações de densidade populacional é a competição intra-específica. Competição intra-específica é um fator que rege o tamanho populacional, porém evidenciar e quantificar tal fator não é tarefa simples (BEGON et al., 1996). De acordo com a teoria convencional de competição, espera-se que potenciais competidores que co-ocorram em uma área exibam diferenças de nicho, que podem freqüentemente se manifestar como diferenças morfológicas (BEGON et al., 1996). No caso de *E. parvus*, contudo, não foram observadas quaisquer diferenças morfológicas significativas entre jovens e

adultos. Os valores de sobreposição de nicho alimentar, no entanto, são baixos, e em altas densidades populacionais apresentam valores menores do que em baixas densidades. Isto contribui para diminuir o efeito da competição intra-específica entre as classes ontogenéticas. Restaria, então, a competição entre os jovens por alimento, porém este fator, apesar de provavelmente ser mais importante do que a competição entre jovens e adultos, é ainda mais difícil de ser quantificado. Como não possuímos dados a respeito da abundância da fauna de invertebrados de serapilheira, não podemos descartar definitivamente a hipótese de competição entre os jovens. No entanto, a amostragem dos anuros foi realizada durante a estação chuvosa, que é normalmente o período de maior disponibilidade de artrópodes na serapilheira (cf. TOFT, 1980a), o que minoraria o efeito da competição.

Como relatado acima, machos e fêmeas possuem nichos alimentares quase totalmente sobrepostos, mesmo em baixas densidades populacionais. A única diferença morfológica significativa entre eles é o maior tamanho das fêmeas em relação aos machos. No entanto, diferenças de tamanho entre machos e fêmeas, no caso dos anfíbios, são normalmente relacionadas ao aspecto reprodutivo (HALLIDAY AND TEJEDO, 1995). Os tamanhos relativos de suas bocas, que é uma característica morfológica mais diretamente relacionada ao padrão dietético, não apresentam diferenças significativas entre machos e fêmeas. Além disso, as dietas dos adultos não se modificam nas diferentes situações de densidade populacional. Este conjunto de observações nos leva a inferir que a competição intra-específica é menos significativa entre os sexos do que entre as classes ontogenéticas e do que entre os jovens.

6.3 ECOLOGIA ALIMENTAR DE *BRACHYCEPHALUS* SP.

Brachycephalus sp. apresentou predominância de ácaros em sua dieta, sendo que esta categoria somou quase metade do número total de itens encontrados. Este resultado difere substancialmente do que já havia sido observado para o gênero. POMBAL Jr. (1992) observou que *Brachycephalus ephippium* rejeita significativamente ácaros, preferindo colêmbolas e os ingerindo em maior quantidade (54% do total de itens). O fato dos animais aqui estudados terem sido fixados tardiamente deve ser diretamente relacionado a essa diferença, porém não a explica totalmente, já que o número absoluto

de ácaros encontrados no trato digestório ($N = 64$) é muito alto para que este tipo de presa seja rejeitado por esta espécie. No caso dos adultos, contudo, grilos e gafanhotos passam a representar um papel importante para suprir a demanda energética. Este fato confirma a importância energética desta classe de item alimentar para a dieta do gênero *Brachycephalus* (cf. POMBAL Jr., 1992). Apesar da amplitude de nicho apresentar valores baixos, a diversidade padronizada do volume apresentou valores maiores, indicando que esta espécie não é tão dependente do consumo de ácaros para suprir sua demanda energética.

No estudo com *Brachycephalus ephippium*, POMBAL Jr. (1992) constatou que a espécie apresentava preferência por ortópteros (inclusive baratas). Se tal fato for verdadeiro também para *Brachycephalus* sp., podemos inferir que a disponibilidade de ortópteros é relativamente baixa nos pontos em que esta espécie foi coletada, já que não a encontramos abundantemente nos estômagos desta espécie. Como são presas de tamanho relativamente grande em relação ao predador, como o prova o fato de se constituírem no tipo de item volumetricamente mais importante para os adultos, esperava-se encontrar, ao menos, grande quantidade de fragmentos destas nos estômagos. Todas as diferenças encontradas entre as dietas de jovens e de adultos provêm exatamente do fato adultos terem se alimentado de ortópteros e baratas em quantidades muito maiores do que os jovens.

O fato de formigas constituírem uma menor fração do volume de presas ingeridas aos 900 metros de altitude é em parte explicável pelo fato, já exposto anteriormente, desse tipo de presa ter sua abundância reduzida na serapilheira com o aumento da altitude (OLSON, 1994). Considerando as extrapolações para os resultados obtidos por OLSON (1994) no estudo sobre distribuição altitudinal da fauna de invertebrados de serapilheira, comentadas na seção 4.2 ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTYHERODACTYLUS PARVUS*, esperamos que baratas e aranhas estejam disponíveis em menores quantidades aos 900 metros de altitude do que às altitudes inferiores. Isso explicaria a menor ingestão de baratas pelos jovens que habitam essas localidades. Contudo, aranhas, apesar de teoricamente estarem menos disponíveis no ambiente do que baratas, continuam a constituir fração significativa do volume ingerido pelos jovens. Diversas hipóteses podem ser levantadas para explicar tal fato, porém todas necessitariam de uma confirmação baseada em mais estudos. Dentre estas, podemos levantar uma suposta

preferência por aranhas, uma maior facilidade para capturar aranhas do que para capturar baratas, devido ao porte destas últimas ser menos adequado, e uma alteração dos hábitos alimentares devido à competição intraespecífica.

As diferenças entre as dietas de jovens e de adultos são explicáveis pelos hábitos distintos das espécies que constituem as diferentes classes de presas. Grilos e gafanhotos devem ser de captura mais difícil para os jovens do que para os adultos de *Brachycephalus*. Como são de porte maior que as demais classes de presas, mesmo um pequeno número desses insetos acaba por representar uma fração significativa do volume total da dieta, além de inviabilizar o consumo de outras presas, já que normalmente apenas um desses insetos é suficiente para preencher totalmente o estômago do predador. Por isso, são energeticamente importantes na dieta dos adultos, que conseguem capturá-los. Os jovens podem até não ser capazes de capturá-los, devido ao seu tamanho proporcionalmente grande. Assim, as classes de menor porte, porém que são capturadas em maior número, como ácaros, e as de porte mais adequado, como aranhas, possuem maior importância energética para eles. Isso tudo se reflete na baixa sobreposição de nicho alimentar entre os jovens e os adultos, além de explicar o motivo dos jovens apresentarem valores de DPV maiores que os adultos. Com a soma dos padrões dietéticos das classes ontogenéticas, o efeito da importância dos grilos e gafanhotos para a dieta dos adultos é diluído pelo fato dos jovens não ingerirem esse tipo de presa e possuírem uma dieta mais balanceada. Com isso, a DPV da espécie tende ao padrão encontrado para os jovens. Como os jovens alimentam-se de um maior número de presas, a amplitude de nicho da espécie se assemelha mais à amplitude deles do que à dos adultos.

Brachycephalus sp. parece se encaixar melhor em um perfil “ant-specialist” (cf. TOFT 1981a), pois consome um grande número de presas pequenas e gregárias (ácaros e formigas). Os jovens de *Brachycephalus* sp., em especial, apresentam um perfil “ant-specialist” mais característico, ingerindo maior proporção de artrópodes altamente gregários (63,1% do total da dieta) e maior número relativo de itens (4,5 itens / estômago não-vazio) do que machos (53,6% e 2,8 itens) e fêmeas (44,8% e 2,9 itens). Além disso, anuros de atividade diurna que possuem defesas químicas, como é supostamente o caso desta espécie, costumam apresentar comportamento “ant-

specialist” (TOFT, 1980a). Assim, infere-se que *Brachycephalus* sp. adote a estratégia de procura ativa por presas.

Não houve relação significativa entre as variáveis biométricas dos anuros e de seus itens alimentares, ou seja, no presente caso, o porte e a morfologia dos predadores não se relacionam aos de suas presas. Tal resultado não condiz com o esperado para um predador que não mastiga suas presas e que, por isso, seria mais limitado em sua escolha de presas pelo tamanho de sua boca. Provavelmente este resultado se explica pelo fato de *Brachycephalus* sp. se alimentar principalmente de presas muito pequenas, mesmo tendo capacidade para capturar itens maiores. Uma possível explicação é que *Brachycephalus* sp., apesar de ser “ant-specialist”, deve rejeitar formigas (vide a seção 6.6 – ECOLOGIA ALIMENTAR COMPARATIVA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* E *BRACHYCEPHALUS* SP.), alimentando-se preferencialmente de ácaros, que normalmente têm tamanho diminuto. *Brachycephalus ephippium*, como predador “non-ant specialist”, também rejeita formigas (POMBAL Jr., 1992).

As análises de sobreposição de tamanhos indicaram que, caso ocorra, a competição intraespecífica não é intensa o suficiente para produzir uma divergência significativa entre as variáveis morfométricas de machos e de fêmeas, nem entre as de jovens e de adultos desta espécie.

6.4 ECOLOGIA ALIMENTAR DE *LEPTODACTYLUS* CF. *MARMORATUS*

Leptodactylus cf. *marmoratus* apresentou dieta composta predominantemente por formigas, que corresponderam a mais da metade do número total de presas ingeridas. Nota-se também a importância energética do consumo de baratas e isópodes por jovens, de baratas e aranhas por fêmeas e de consumo de baratas, aranhas e isópodes pelos machos. *Leptodactylus* cf. *marmoratus* até recentemente era classificado no gênero *Adenomera* (FROST et al., 2006), que inclui somente espécies de pequeno porte, ao contrário do subgênero *Leptodactylus*, que é composto por espécies de porte médio a grande, e do antigo gênero *Lithodytes* (agora subgênero, ao qual o gênero *Adenomera* foi incorporado), cuja única espécie possui porte médio. Assim sendo, para termos de comparação, seguem os estudos realizados com as espécies antigamente denominadas como *Adenomera*. *Leptodactylus andreae* se alimenta, no norte da Amazônia brasileira,

de grande número de colêmbolas e formigas, ingerindo também grande volume de formigas e larvas (CALDWELL AND VITT, 1999). Na Amazônia peruana, *Leptodactylus andreae*, apresenta uma dieta “non-ant specialist”, uma vez que rejeita formigas e ingere pequeno número de itens alimentares (TOFT, 1980a). Ambos os resultados mostram diferenças com os aqui obtidos. *Leptodactylus andreae* se comporta como “non-ant specialist” no Peru (TOFT, 1980a), porém parece possuir um comportamento mais semelhante ao de um “ant-specialist” em Roraima (CALDWELL AND VITT, 1999), ingerindo grande número de formigas e colêmbolas. Já a população de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* presentemente estudada parece se encaixar melhor em um perfil “ant-specialist”, já que sua dieta é composta de quase 70% de presas gregárias e de porte reduzido (formigas, ácaros e colêmbolas), além de ingerir grande número de itens.

As variações intrapopulacionais encontradas no presente estudo na dieta de *L.* cf. *marmoratus* provavelmente devem-se à disponibilidade diferencial de classes de presas distintas ao longo do gradiente altitudinal, uma vez que as densidades populacionais são sempre relativamente baixas. Duas das principais diferenças significativas observadas entre as dietas de machos e de fêmeas referem-se à importante frequência de consumo de colêmbolas e ácaros pelos machos. Essas diferenças podem ser devidas a possível rejeição de ácaros pelas fêmeas e possível preferência de colêmbolas pelos machos; no entanto, para a confirmação ou rejeição de tais hipóteses, são necessários novos estudos. O fato de machos ingerirem mais presas pequenas e gregárias – ácaros, formigas e colêmbolas – (76,9% do total de itens) do que as fêmeas (55,4%) é diretamente relacionado ao fato deles possuírem, em média, maior número de itens por estômago. A maior taxa volumétrica média de captura de presas dos machos deve-se ao seu menor peso, já que as fêmeas ingerem maior volume médio de presas, por capturarem mais baratas que os machos. Elas provavelmente capturam mais baratas simplesmente pelo fato de serem significativamente maiores que os machos, apesar de possuírem bocas relativamente menos largas.

No estudo com *Leptodactylus andreae*, CALDWELL AND VITT (1999) realizaram a amostragem de anuros por meio de procura visual. Procura visual por anuros pode introduzir um viés na amostragem, superestimando o número de machos, uma vez que estes são mais facilmente localizáveis devido ao fato de vocalizarem. Caso

os machos de *L. andreae* apresentem o mesmo padrão dietético dos de *L. marmoratus*, a presença de grande número de colêmbolas na dieta de *L. marmoratus* seria esperada. Como isto não foi observado, se a premissa anterior for verdadeira, a serapilheira da Ilha de São Sebastião provavelmente é relativamente pobre em colêmbolas.

As diferenças entre as dietas de *Leptodactylus (L.) andreae* no norte da Amazônia brasileira (CALDWELL AND VITT, 1999) e na Amazônia peruana (TOFT, 1980a) podem se dever às diferentes épocas de amostragem, uma vez que o estudo mais antigo foi realizado na estação chuvosa e o mais recente foi realizado na estação seca. Se o mesmo padrão for observado para *Leptodactylus (L.) cf. marmoratus* da Ilha de São Sebastião, sua dieta na estação seca deve ser distinta da apresentada no presente estudo.

Enquanto 75% dos jovens de *Leptodactylus cf. marmoratus* consumiram formigas, pouco mais da metade dos adultos fizeram o mesmo. Apesar disso, adultos consumiram formigas em maior proporção do que jovens. Isso nos leva a concluir que jovens e adultos adotam táticas de forrageio diferente que refletem na composição de seus nichos alimentares. Enquanto a maioria dos jovens consumiu formigas em baixo número, entre os adultos encontramos dois comportamentos distintos de forrageio: aproximadamente metade dos indivíduos adultos consumiu um grande número de formigas, enquanto que a outra metade não as consumiu. Desse modo, para metade dos indivíduos adultos, formigas foram ainda mais importantes do que para os jovens, enquanto a outra metade sequer consumiu formigas.

Jovens e adultos de *Leptodactylus cf. marmoratus*, como predadores “ant-specialists”, ingeriram números parecidos de presas pequenas e gregárias (formigas, ácaros e colêmbolas), porém formigas foram mais importantes para adultos do que para jovens. Tal padrão foi especialmente perceptível entre 300 e 500 m de altitude, talvez pela maior disponibilidade de formigas nestas altitudes. Isso explica o motivo dos jovens ingerirem ácaros e colêmbolas mais freqüentemente do que os adultos e o motivo dos jovens ingerirem maior número relativo de itens do que os adultos. Do fato dos adultos reduzirem o consumo de ácaros provêm as mudanças ontogenéticas observadas nas relações de tamanho presa-predador para esta espécie.

Assim como deve ter acontecido com os jovens de *E. parvus* (vide seção 6.2. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*), os jovens de *L. marmoratus* devem ter dificuldade para encontrar baratas de tamanho apropriado para seu consumo,

difficuldade esta não significativa para os indivíduos adultos. Essa hipótese explica o motivo de baratas serem consumidas por uma fração significativa dos adultos, mas por apenas poucos jovens. O volume que seria ocupado pelas baratas, os jovens preencheriam com presas de porte mais adequado ao seu tamanho, no caso, besouros e isópodes, o que explica o maior número desses tipos de presas na dieta dos jovens em relação à dos adultos.

Considerando as extrapolações para os resultados obtidos por OLSON (1994), no estudo sobre distribuição altitudinal da fauna de invertebrados de serapilheira, esperaríamos que baratas fossem mais abundantes na serapilheira em altitudes mais elevadas. Com a menor disponibilidade de baratas na serapilheira, outras categorias de presas passariam a ser predadas pelos adultos para suprir a falta destas. Isso explicaria a maior frequência de ingestão de aranhas, uma das possíveis presas que poderiam ser utilizadas na falta de baratas pelos adultos – especialmente pelas fêmeas – que habitavam as faixas de 0 e 200 m de altitude. Jovens, por não se alimentarem normalmente de baratas, não teriam motivo para incrementar seu consumo de aranhas, o que explicaria a menor frequência de ocorrência e o menor volume relativo de aranhas em seus estômagos, em relação aos dos adultos. Entre 300 e 500 m de altitude, com o provável aumento na disponibilidade de baratas, aranhas passariam a ser menos importantes para os adultos e essa diferença, entre sua dieta e a dos jovens, desaparece. Como aranhas estariam muito mais disponíveis entre 300 e 500 m de altitude, isso explicaria a maior frequência de consumo destas pelos jovens nessas faixas altitudinais. A maior disponibilidade de baratas entre 300 e 500 m também explica porque nessas altitudes as fêmeas as ingerem em maiores quantidades (tanto numérica quanto volumétrica) do que entre 0 e 200 m de altitude.

Outra diferença entre as dietas de machos e de fêmeas é a maior frequência de captura de baratas pelas fêmeas. Isso talvez se deva ao fato de baratas serem normalmente presas de grande porte. Como fêmeas são significativamente maiores que os machos, elas teriam maior facilidade para consumir esse tipo de item. Para os machos restariam presas de porte mais adequado ao seu tamanho, como isópodes e aranhas. Talvez seja por isso que entre 300 e 500 m os machos ingerem maior volume de aranhas do que as fêmeas. Isso também explica porque os machos incrementam o consumo de isópodes, já que, ainda extrapolando o estudo de OLSON (1994), esperaríamos que

isópodes estivessem disponíveis em quantidades muito maiores entre 300 e 500 m do que entre 0 e 200 m de altitude. Tal fenômeno também explicaria a maior frequência de consumo destes pelos jovens e pela espécie como um todo nas altitudes mais elevadas. Isso também explica porque, quando baratas estão teoricamente mais disponíveis no meio, as fêmeas as ingerem em maiores quantidades (tanto numérica quanto volumétrica).

As demais diferenças observadas entre as dietas de machos e de fêmeas, aliás, devem-se principalmente ao fato das fêmeas terem se alimentado menos entre 300 e 500 m de altitude. Enquanto os machos passaram a ingerir maior número de presas (inclusive de formigas), as fêmeas passaram a ingerir um menor número de presas (especialmente de formigas). No entanto, as fêmeas apresentaram maior taxa volumétrica de captura de presas nas altitudes mais elevadas, principalmente devido ao aumento na ingestão de baratas. Isso talvez se deva a uma mudança no perfil dietético das fêmeas, de “ant-specialist” entre 0 e 200 m de altitude, para “non-ant specialist” entre 300 e 500 m de altitude, com dieta semelhante à encontrada para *Leptodactylus andreae* por TOFT (1980a). Já os machos continuam a se alimentar de modo semelhante nas diferentes faixas altitudinais. Isso se reflete na sobreposição dos nichos de machos e das fêmeas, que é bem menor nas altitudes mais elevadas, e no aumento da amplitude de nicho das fêmeas, já que “non-ant specialists”, em geral, possuem maior repertório de categorias de presas. Já entre jovens e adultos, a sobreposição é maior nessas altitudes devido principalmente ao consumo de maior volume de baratas pelas fêmeas, com a conseqüente diminuição da participação de aranhas.

6.5. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTHERODACTYLUS BINOTATUS*

Eleutherodactylus binotatus apresentou, independentemente de sua densidade populacional, dieta composta principalmente por artrópodes pouco quitinosos, de porte médio a grande e que foram consumidos em baixos números. Formigas compuseram fração marginal de sua dieta (cerca de 6% do número total de itens). Desse modo, esta espécie parece se encaixar no perfil “non-ant specialist”, o que está de acordo com o que já era conhecido para a maioria das espécies de *Eleutherodactylus* (e.g., TOFT, 1980a, 1981; VITT AND CALDWELL, 1994; HOWARD et al., 1997).

As diferenças observadas entre as dietas de machos e de fêmeas de *Eleutherodactylus binotatus* podem ser um viés introduzido pela amostragem, uma vez que 55,6% das fêmeas que continham alimento em seus estômagos se alimentaram entre 0 e 300 m de altitude, enquanto apenas 28,6% dos machos que se alimentaram provieram das mesmas faixas altitudinais. Dessa forma, é provável que essas diferenças reflitam apenas a disponibilidade distinta de presas nas diferentes faixas altitudinais, não indicando necessariamente uma distinção entre as dietas como resultado de competição intraespecífica. Nesse caso, as diferenças entre as dietas desta espécie em diferentes densidades populacionais seriam também explicáveis pela disponibilidade distinta dos diferentes grupos de invertebrados de serapilheira, em diferentes faixas altitudinais.

Extrapolando os resultados obtidos por OLSON (1994) no estudo sobre distribuição altitudinal da fauna de invertebrados de serapilheira para a Ilha de São Sebastião, esperaríamos que isópodes apresentassem pico de abundância no ponto onde *Eleutherodactylus binotatus* ocorre em altas densidades populacionais. Se tal fenômeno for verdadeiro, estaria explicado o maior consumo destes pelos jovens que habitam este local. Nesse caso, os adultos, que não consomem isópodes em grande quantidade, os estariam rejeitando e consumindo aranhas e grilos e gafanhotos. Assim sendo, estariam explicadas as diferenças entre as dietas de jovens e adultos aos 300 m de altitude da transeção 1, onde esta espécie ocorre em alta densidade populacional. Mesmo em locais onde a espécie ocorre em baixas densidades, jovens consumiram maior número de isópodes do que de grilos e gafanhotos e adultos consumiram maior número de grilos e gafanhotos do que de isópodes. Esta é uma evidência de que uma eventual competição intra-específica não é forte o suficiente para que tanto jovens como adultos alterem seus hábitos alimentares. Além disso, as análises de sobreposição de tamanhos revelaram que a competição intra-específica não é forte o suficiente para levar à seleção de diferenças morfológicas suficientemente ressaltadas de modo a minorar a competição intra-específica.

6.6. ECOLOGIA ALIMENTAR COMPARATIVA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* E *BRACHYCEPHALUS* SP.

A maior ingestão de isópodes pelos *E. parvus* coletados em ambientes onde co-ocorriam com *Brachycephalus* sp. pode ser explicada por sua provável maior disponibilidade na serapilheira em altitudes inferiores, padrão este já observado por OLSON (1994). Assim sendo, em altitudes mais elevadas, com a provável menor disponibilidade de isópodes, *E. parvus* aumenta sua taxa de ingestão de besouros que, conforme os resultados obtidos por OLSON (1994), apesar de ter sua disponibilidade reduzida com o aumento da altitude, esta decai menos do que a de isópodes.

Os indivíduos de *E. parvus* amostrados nos mesmos locais que os de *Brachycephalus* sp. sofreram, assim como estes, atraso na fixação devido a problemas operacionais no campo. Isso acabou se refletindo no menor número relativo de itens obtido em seus estômagos. Tal atraso na fixação dos indivíduos também deve ser, em parte, responsável pelas diferenças entre as dietas destes indivíduos e daqueles que foram coletados em altitudes inferiores.

Apesar de *Brachycephalus* sp. ser um predador “ant-specialist” (vide seção 6.3. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *BRACHYCEPHALUS* SP.) e *E. parvus* ser um predador generalista (vide seção 6.2. ECOLOGIA ALIMENTAR DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS*), não encontramos diferenças significativas entre suas taxas de ingestão de formigas, o que nos leva a inferir que *Brachycephalus* sp. rejeite formigas, consumindo preferencialmente ácaros. Assim, *Brachycephalus* sp. consumiu significativamente mais ácaros que *E. parvus* e, por ser “ant-specialist”, menores número e volume de besouros. Além disso, *Brachycephalus* sp. consumiu maior volume relativo de grilos e gafanhotos, porém estes não foram consumidos em grande número. Assim sendo, grilos e gafanhotos são apenas eventualmente consumidos, porém, devido a seu grande porte em relação aos demais itens ingeridos por esta espécie, acabaram por se constituírem em um item de grande importância volumétrica.

Como as espécies apresentam padrão dietético distinto – uma é “ant-specialist” e outra é generalista –, seus nichos acham-se pouco sobrepostos e não há pressão seletiva para que apresentem grandes diferenças morfológicas. Também não há diferenças significativas entre as variáveis morfológicas analisadas para os *E. parvus* que co-

ocorrem com *Brachycephalus* sp. e para os que não co-ocorrem com esta espécie. Concluímos daí que provavelmente a competição intra-específica, devido à alta densidade populacional, deve exercer maior influência na dinâmica destas populações destas espécies do que a competição interespecífica, que seria minorada pelos padrões distintos de dieta.

6.7. ECOLOGIA ALIMENTAR COMPARATIVA DE *ELEUTHERODACTYLUS PARVUS* E *LEPTODACTYLUS (LITHODYTES) CF. MARMORATUS*

Entre 100 e 200 m de altitude da transeção 1, onde *L. cf. marmoratus* co-ocorre com *E. binotatus*, a primeira espécie não consumiu isópodes. Porém, ao nível do mar nesta mesma transeção, isópodes foram itens numérica e volumetricamente importantes na dieta de *L. cf. marmoratus*. O fato de isópodes não serem consumidos por *L. cf. marmoratus* nos locais em que esta espécie co-ocorre com *E. binotatus* poderia se dever à baixa disponibilidade deste tipo de presa na serapilheira nesses locais ou à competição interespecífica. Como não dispomos de dados a respeito da disponibilidade de isópodes na serapilheira, não é possível distinguir, a princípio, qual seja a mais provável entre as duas hipóteses.

No entanto, vale a pena salientar que ambas as espécies ocorrem em baixas densidades populacionais nesses ambientes, o que minoraria o efeito da competição interespecífica. Contudo, quando comparamos o consumo de isópodes por *L. cf. marmoratus* aos 300 m de altitude na transeção 2, onde *E. binotatus* ocorre em alta densidade populacional, com o consumo de isópodes aos 300 m de altitude na transeção 3, onde *E. binotatus* ocorre em baixa densidade populacional, constatamos a existência de fenômeno parecido: isópodes constituem apenas 8% do número de presas ingeridas por *L. cf. marmoratus* na transeção 2, mas constituem 47% do número de presas ingeridas por *L. cf. marmoratus* na transeção 3. Tal fato é uma evidência de que a presença de *E. binotatus* no meio ambiente interfere no consumo de isópodes por *L. cf. marmoratus*. *Leptodactylus cf. marmoratus* possui, de modo geral, um perfil dietético “ant-specialist”, porém demonstrou-se capaz de grande – e inesperada – plasticidade em seu perfil dietético (vide seção 6.4 ECOLOGIA ALIMENTAR DE *LEPTODACTYLUS CF. MARMORATUS*). É exatamente esse o fenômeno observado ao comparamos as

dietas de *L. cf. marmoratus* aos 300 m de altitude nas duas transeções: a mudança de um perfil “ant-specialist” na presença de *E. binotatus* em alta densidade populacional para um “non-ant specialist” na presença deste em baixa densidade populacional. O mesmo padrão se observa ao compararmos a dieta de *L. cf. marmoratus* na presença e na ausência de *E. binotatus*.

Assim, o maior consumo de formigas por *L. cf. marmoratus* nos locais em que esta espécie co-ocorre com *E. binotatus* pode se dever à maior disponibilidade deste tipo de presa nesses locais, mas também se explica pela diferença do perfil dietético. Essa diferença no perfil dietético também explicaria o maior número relativo de itens capturados por *L. cf. marmoratus* na presença de *E. binotatus*.

O perfil “ant-specialist” de *L. cf. marmoratus* se sobressai sobre o “non-ant specialist” na medida em que, na maioria dos locais estudados, esta espécie co-ocorre com *E. binotatus*, que é um típico predador “non-ant specialist”. Essa diferença de perfis dietéticos entre essas espécies se reflete nas diferenças observadas entre suas dietas nas localidades em que elas co-ocorrem. Com isso, seus nichos alimentares têm sobreposição menor do que a encontrada entre *L. cf. marmoratus* e *E. parvus*, que possui dieta generalista.

As diferenças encontradas entre as dietas dos *E. parvus* que viviam em altas densidades, compartilhando o hábitat com *Brachycephalus* sp. e com *E. binotatus*, e dos que viviam em altas densidades, compartilhando o hábitat com *E. binotatus* e *L. cf. marmoratus* em parte devem-se provavelmente a diferenças na composição da fauna de invertebrados de serapilheira. De acordo com os resultados obtidos por OLSON (1994), espera-se que haja maior disponibilidade de formigas e isópodes em altitudes intermediárias do gradiente altitudinal. Tal fato explicaria o maior consumo de isópodes e o maior número de itens predados pelos *E. parvus* nos locais onde *L. cf. marmoratus* estava ausente, e a maior taxa volumétrica nos ambientes habitados por *L. cf. marmoratus*. Outro fator que contribuiu para a observação das diferenças entre as dietas foi a demora na fixação, devido a problemas operacionais no campo, dos *E. parvus* que viviam em ambientes livres de *L. cf. marmoratus*. As diferenças entre as dietas de *E. parvus* e *L. cf. marmoratus* são condizentes com os padrões dietéticos das espécies: *E. parvus*, como predador generalista, consome maior volume de baratas e possui maior

amplitude de nicho alimentar e *L. cf. marmoratus*, como predador “ant-specialist”, consome maior número de formigas e captura maior número de presas.

Também as diferenças entre as dietas de *E. parvus* e *E. binotatus* refletem os diferentes padrões dietéticos das espécies: *E. parvus*, como predador generalista, consome mais formigas, ácaros e colêmbolas e *E. binotatus*, como predador “non-ant-specialist” consome mais baratas, isópodes e aranhas. Baratas, por serem presas muito grandes para *E. parvus*, apesar de serem consumidas em menor número, representaram maior fração volumétrica da dieta destes. Como predador generalista, *E. parvus* também consome maior número de itens. A maior taxa volumétrica é devida ao fato de *E. parvus* se alimentar de presas relativamente maiores que as consumidas por *E. binotatus*, provavelmente devido ao maior tamanho relativo de sua boca. A amplitude de nicho de *E. binotatus* é maior porque esta espécie, como “non-ant specialist”, rejeita formigas e ácaros, categorias que, por serem normalmente consumidas em grandes números, causam estreitamento do nicho ecológico. Devido ao porte semelhante das espécies, que faz com que itens de tamanho maior, como baratas e grilos, ao serem consumidos representem a maior parte do volume total ingerido, *E. parvus* e *L. cf. marmoratus* têm nichos alimentares mais sobrepostos entre si do que com *E. binotatus*.

Mesmo as três espécies apresentando padrões distintos de dieta – *E. parvus* sendo generalista, *E. binotatus* sendo “non-ant specialist” e *L. (L.) cf. marmoratus* sendo “ant-specialist” na presença de *L. (L.) cf. marmoratus* e “non-ant specialist” em sua ausência – não confirmamos a teoria da similaridade limitante (HUTCHINSON, 1959). Ou seja, *E. parvus* e *L. (L.) cf. marmoratus* apresentam certa separação de nicho alimentar em relação a *E. binotatus*, mesmo não possuindo variáveis morfométricas significativamente distintas das desta última espécie. Além disso, *L. (L.) cf. marmoratus* consegue mudar seu padrão dietético de “non-ant specialist” para “ant-specialist” sem apresentar mudanças significativas em suas variáveis morfométricas.

6.8. CONCLUSÕES

As quatro espécies de anuros estudadas no presente trabalho possuem padrões de dieta distintos entre si. Mesmo a variação intrapopulacional da dieta de *Leptodactylus* cf. *marmoratus* se revelou consideravelmente grande. Esta espécie se revelou capaz de apresentar padrões distintos de forrageio quando na presença ou na ausência de potenciais competidores.

Diferenças significativas de dieta entre machos e fêmeas de anfíbios anuros não são inéditas, porém jamais haviam sido documentadas para uma espécie cujos indivíduos de ambos os sexos compartilham o mesmo hábitat, sem sequer possuir dimorfismo sexual acentuado. Tal padrão, no entanto foi constatado no presente estudo para *Eleutherodactylus parvus*, que é uma espécie cujo único dimorfismo entre os sexos é o tamanho, algo comum para grande parte das espécies de anuros.

Anuros, por não mastigarem suas presas, sempre apresentam correlação significativa entre suas variáveis morfológicas e as de suas presas. Tal fato foi constatado para três das espécies analisadas no presente estudo. Contudo, como uma espécie especializada no consumo de ácaros, que são invertebrados de tamanho muito diminuto, *Brachycephalus* sp. (aff. *nodoterga*) não se enquadrou nesse padrão. Esta é a primeira espécie de anuro que se constata ser especializada no consumo de ácaros, rejeitando formigas, e é, conseqüentemente, a primeira espécie de anuro a não apresentar correlação de tamanho com suas presas.

Essas informações inéditas para os anfíbios vêm dar uma pequena contribuição para o melhor entendimento da ecologia básica de taxocenoses que incluem anfíbios neotrópicos.

7. LITERATURA CITADA

- AB'SABER, A. N. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**, São Paulo, n. 52, p. 1-21, 1977.
- ANDREONE, F; LUISELLI, L. Are there shared general patterns of specific diversity, abundance, and guild structure in snake communities of tropical forests of Madagascar and continental Africa? **Revue d'Ecologie – La Terre et La Vie**, Paris, v. 55, n. 3, p. 215-239, jul.-sep. 2000.
- AYRES, M. et al. **BioEstat 2.0**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, 2000. 1CD, 272 p.
- BARDSLEY, L.; BEEBEE, T. C. J. Strength and mechanisms of competition between common and endangered anurans. **Ecological Applications**, Washington DC., v. 11, n. 2, p. 453-463, apr. 2001.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology**: Individuals, populations and communities. 2nd ed. Boston: Blackwell Science, 1996. 1068 p.
- BELLOCO, M. I.; KLOOSTERMAN, K.; SMITH, S. M. The diet of coexisting species of amphibians in Canadian jack pine forests. **Herpetological Journal**, London, v. 10, n. 2, p. 63-68, apr. 2000.
- BERGALLO, H. G.; ROCHA, C. F. D. Spatial and trophic niche differentiation in 2 sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics. **Australian Journal of Ecology**, Melbourne, v. 19, n. 1, p. 72-75, mar. 1994.
- BOMBI, P.; BOLOGNA, M. A. Use of faecal and stomach contents in assessing food niche relationships: A case study of two sympatric species of *Podarcis* lizards (Sauria: Lacertidae). **Revue d'Ecologie – La Terre et La Vie**, Paris, v. 57, n. 2, p. 113-122, apr.-jun. 2002.

- BORROR, J. D.; TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. **An Introduction to the Study of Insects**. 6th ed. Orlando, FL: Harcourt Brace College Publishers, 1989. 875 p.
- BROWN, P. G.; SHINE, R.; MADSEN, T. Responses of three sympatric snake species to tropical seasonality in northern Australia. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 18, n. 4, p. 549-568, jul. 2002.
- BULMER, M. G. Density-dependent selection and character displacement. **American Naturalist**, Chicago, v. 108, n. 959, p. 45-58, jan.-feb. 1974.
- CALDWELL, J. P.; VITT, L. J. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional northern Amazonian rain forest. **Oikos**, Copenhagen, v. 84, n. 3, p. 383-397, mar. 1999.
- CAPIZZI, D.; LUISELLI, L. Feeding relationships and competitive interactions between phylogenetically unrelated predators (owls and snakes). **Acta Oecologica – International Journal of Ecology**, Rome, v. 17, n. 4, p. 265-284, 1996.
- CAPIZZI, D.; L. et al. Feeding habits of a Mediterranean community of snakes in relation to prey availability. **Revue d'Ecologie – La Terre et La Vie**, Paris, v. 50, n. 4, p. 353-363, oct.-dec. 1995.
- CAPULA, M.; LUISELLI, L. Resource partitioning in a Mediterranean lizard community. **Bollettino di Zoologia**, Camerino, v. 61, n. 2, p. 173-177, 1994.
- CAPULA, M.; LUISELLI, L.; RUGGIERO, L. Comparative ecology in sympatric *Podarcis muralis* and *P. sicula* (Reptilia, Lacertidae) from the historical center of Rome – What about competition and niche segregation in an urban habitat. **Bollettino di Zoologia**, Camerino, v. 60, n. 3, p. 287-291, 1993.
- CHIN, K. et al. A kingsized theropod coprolite. **Nature**, London, v. 393, n. 6686, p. 680-682, jun. 1998.

- COGALNICEANU, D.; PALMER, M. W.; CIUBUC, C. Feeding in anuran communities on islands in the Danube floodplain. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, v. 22, n. 1, p. 1-19, 2001.
- DRAKE, J. A. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? **Trends in Ecology and Evolution**, Kidlington, v. 5, n. 5, p. 159-164, may 1990.
- DUELLMAN, W. E. Courtship isolating mechanism in Costa Rica hylid frog. **Herpetologica**, Emporia, KS, v. 23, n. 2, p. 169-183, jun. 1967.
- DUELLMAN, W. E. Taxonomic characters and criteria in hylid frogs. In: _____. (Ed.), **The Hylid Frogs of Middle America**. Lawrence, KS: University of Kansas, 1970. Vol. 1, p 21-68.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. New York: McGraw-Hill, 1986. 670 p.
- DUNHAM, A. E. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. In: HUEY, R. B.; PIANKA, E. R.; SCHOENER, T. W. (Eds.). **Lizard Ecology: studies of a model organism**. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1983. Cap. 12, p. 261-280.
- DURTSCHKE, R. D. Foraging ecology of fringe toed lizard, *Uma inornata*, during periods of high and low food abundance. **Copeia**, Charleston, SC, n. 4, p. 915-926, dec. 1995.
- FORD, J. K. B. et al. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, Canadá, v. 76, n. 8, p. 1456-1471, aug. 1998.
- FORSTNER, J. M.; FORSTNER, M. R. J.; DIXON, J. R. Ontogenetic effects on prey selection and food habits of two sympatric east Texas ranids: the southern leopard frog, *Rana sphenocephala*, and the bronze frog, *Rana clamitans clamitans*. **Herpetological Review**, Clovis, CA, v. 29, n. 4, p. 208-211, dec. 1998.

- FRANÇA, A. **A Ilha de São Sebastião: Estudo de geografia humana**. São Paulo: FFCL – USP, 1951. 103 p.
- FROST, D. R. et al. The amphibian tree of life. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 297, p.1-370, 2006.
- GIARETTA, A. A. **Diversidade e densidade de anuros de serapilheira num gradiente altitudinal na Mata Atlântica costeira**. 1999. 140 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1999.
- GIARETTA, A. A. et al. Food habits and ontogenetic diet shifts of the litter dwelling frog *Proceratophrys boiei* (Wied) **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 15, n. 2, p. 385-388, 1998.
- GLASSER, J. W. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. **American Naturalist**, Chicago, v. 113, n. 5, p. 631- 641, may 1979.
- GOTELLI, N. J.; ENTSMINGER, G. L. **EcoSim**: Null models software for ecology. Version 7.58. Jericho: Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, 2003. Disponível em <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>
- GREENE, H. W. Natural history and evolutionary biology. In: FEDER, M. E.; LAUDER G. V. (Eds.). **Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates**. Chicago: University of Chicago Press, 1986. p. 99-108.
- GREENE, H. W. Ecological, evolutionary and conservation implications of feeding biology of Old World cat snakes, genus *Boiga* (Colubridae). **Proceedings of California Academy of Sciences**, San Francisco, CA, v. 46, n. 8, p.193-207, 1989.

- HAEFNER, J. W. Niche shifts in greater Antillean *Anolis* communities: effects of niche metric and biological resolution on null model tests. **Oecologia**, Berlin, v. 77, n. 1, p. 107-117, 1988.
- HALLIDAY, T.; TEJEDO, M. Intrasexual selection and alternative mating behaviour. In: HEATWOLE, H.; SULLIVAN, B. K. (Eds.). **Amphibian Biology: Social Behavior**. Sydney, Austrália: Surrey Beatty & Sons, 1995. Vol. 2, p. 419-468.
- HOWARD, A. K. et al. Diets of two syntopic frogs: *Eleutherodactylus abbotti* and *E. armstrongi* (Leptodactylidae) from the Sierra de Baoruco, Hispaniola. **Herpetological Natural History**, Victorville, v. 5, n. 1, p. 77-82, 1997.
- HURLBERT, S. H. The measurement of niche overlap and some relatives. **Ecology**, Washington DC., v. 59, n. 1, p. 67-77, 1978.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, Chicago, v. 93, n. 870, p. 145-159, may-jun. 1959.
- IBGE. **Rio de Janeiro/Vitória: geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra**. Rio de Janeiro: [n.d.], 1983. 780 p. e 6 mapas. (Projeto RADAMBRASIL. Folhas SF.23/24).
- INGER, R. F.; COLWELL, R. K. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. **Ecological Monographs**, Washington DC., v. 47, n. 3, p. 229-253, 1977.
- ISACCH, J. P.; BARG, M. Are bufonid toads specialized ant-feeders? A case test from the Argentinean flooding pampa. **Journal of Natural History**, Abingdon, England, v. 36, n. 16, p. 2005-2012, 2002.
- JAEGER, R. G.; INGER, R. F. Standard techniques for inventory and monitoring: Quadrat sampling. In: HEYER, W. R. et al. (Eds.). **Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians**. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1994. Chap. 6, p. 97-102.

- JONES, K. L. Prey pattern and trophic niche overlap in four species of Caribbean frogs.
In: SCOTT, N. J. Jr. (ED.). **Herpetological communities**. Washington DC:
United States Fish and Wildlife Research Report, 1982. Vol. 13, p. 49-55.
- KREBS, C. J. **Ecological methodology**. 2nd ed. Menlo Park, CA :Addison-Wesley,
1999. 620 p.
- KRUPA, J. J. Temporal shift in diet in a population of American bullfrog (*Rana
catesbeiana*) in Carlsbad Cavern National Park. **Southwestern Naturalist**, San
Marcos, TX, v. 47, n. 3, p. 461-467, sep. 2002.
- LAWLOR, L. R. Structure and stability in natural and randomly constructed
competitive communities. **American Naturalist**, Chicago, v. 116, n. 3, p. 394-
408, sep. 1980.
- LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E. Partitioning seasonal time: interactions among
size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. **Oecologia**, Berlin, v. 116, n. 1-
2, p. 259-266, 1998.
- LIMA, A. P.; MAGNUSSON, W. E. Does foraging activity change with ontogeny? - an
assessment for six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central
Amazonia. **Journal of Herpetology**, St. Louis, MO, v. 34, n. 2, p. 192-200, jun.
2000.
- LIMA, A. P.; MOREIRA, G. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenic
change in feeding niche of *Colosthetus stepheni* (Anura, Dendrobatidae).
Oecologia, Berlin, v. 95, n. 1, p. 93-102, 1993.
- LOBOS, G.; MEASEY, G. J. Invasive populations of *Xenopus laevis* (Daudin) in Chile.
Herpetological Journal, London, v. 12, n. 4, p. 163-168, oct. 2002.
- LORENZ-ELWOOD, J. R.; CUNDALL, D. Morphology and behavior of the feeding
apparatus in *Cryptobranchus alleganiensis*. **Journal of Morphology**, New York,
v. 220, n. 1, p. 47-70, apr. 1994.

- LOSOS, J. B.; GREENE, H. W. Ecological and evolutionary implications of diet in monitor lizards. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 35, n. 4, p. 379-407, dec. 1988.
- LUISELLI, L.; AKANI, G. C.; CAPIZZI, D. Additions to the knowledge of the natural history of *Bothrophthalmus lineatus* (Colubridae) from the Port Harcourt region of Nigeria. **Amphibia-Reptilia**, Leiden, v. 20, n. 3, p. 318-326, aug. 1999.
- MacARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, Chicago, v. 101, n. 921, p. 377-385, sep.-oct. 1967.
- MADSEN, T.; SHINE, R. Seasonal migration of predators and prey – a study of pythons and rats in tropical Australia. **Ecology**, Washington DC., v. 77, n. 1, p. 149-156, jan. 1996.
- MAGNUSSON, W. E. et al. Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. **Copeia**, Charleston, SC, n. 1, p. 13-19, feb. 2003.
- MARRA, R. V. **Dieta, Densidade, Reprodução e Atividade de *Eleutherodactylus parvus* (Girard, 1853) (Anura, Leptodactylidae) em uma área de Mata Atlântica da Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ.** 2003. Dissertação (Mestrado em Biologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2003.
- MARRA, R. V.; VAN-SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D. Food habits of *Eleutherodactylus parvus* (Anura: Leptodactylidae) at an Atlantic Rainforest Area, Southeastern Brazil. **Herpetological Review**, Clovis, CA, v. 35, n. 2, p. 135-137, jun. 2004.
- MARTI, C. D. et al. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. **Oikos**, Copenhagen, v. 67, n. 1, p. 6-18, may 1993.

- MIRANDA, J. P.; ANDRADE, G. V. Seasonality in diet, perch use and reproduction of the gecko *Gonatodes humeralis* from Eastern Brazilian Amazon. **Journal of Herpetology**, St. Louis, MO, v. 37, n. 2, p. 433-438, jun. 2003.
- NOBLE, G. K. **The biology of the amphibia**. New York: Dover. 577 p.
- OLSON, D. M. The distribution of leaf-litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 10, p. 129-150, may 1994.
- ORTEGARUBIO, A. Trophic partitioning and community organization in a guild of lizards in La Sierra de Guadarrama, Spain. **Ekologia (CSFR)**, Bratislava, v. 10, n. 1, p. 19-29, 1991.
- ORTEGARUBIO, A.; GONZALEZ ROMERO A.; BARBAULT, R. Food analysis and resource partitioning in a lizard guild of the Sonoran Desert, Mexico. **Journal of Arid Environments**, London, v. 29, n. 3, p. 367-382, mar. 1995.
- PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 4, p.53-74, nov. 1973.
- POMBAL-JR., J. P. **História Natural de *Brachycephalus ephippium* (Anura, Brachycephalidae), na região de Campinas, Estado de São Paulo**. 1992. 88 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1992.
- POINAR, H. N. et al. Molecular coproscopy: dung and diet of the extinct ground sloth *Nothrotheriops shastensis*. **Science**, Washington DC, v. 281, n. 5375, p. 402-406, jul. 1998.
- POLLO, C. J.; PÉREZ MELLADO, V. An analysis of a Mediterranean assemblage of three small lacertid lizards in Central Spain. **Acta Oecologica – International Journal of Ecology**, Rome, v. 12, n. 5, p. 655-671, 1991.

- RODRÍGUES ROBLES, J. A.; De JESÚS ESCOBAR, J. M. Molecular systematics of New World gopher, bull, and pinesnakes (*Pituophis*: Colubridae), a transcontinental species complex. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, San Diego, CA, v. 14, n. 1, p. 35-50, jan. 2000.
- SALE, P. F. Overlap in resource use, and interspecific competition. **Oecologia**, Berlin, v. 17, n. 3, p. 245-256, 1974
- SÁNCHEZ RAMOS, G. et al. Distribución altitudinal y estacional de la entomofauna necrófila en la Reserva El Cielo, Tamaulipas, México. **Biotam**, Tamaulipas, v. 5, n. 1, p. 13-24, abr.-jul. 1993.
- SAWAYA, R. J. **Diversidade, densidade e distribuição altitudinal da anurofauna de serapilheira da Ilha de São Sebastião, SP**. 1999. 65 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.
- SCHIESARI, L. C. **Atividade reprodutiva e territorialidade em *Eleutherodactylus fenestratus* (Steindachner) (Amphibia: Anura: Leptodactylidae)**. 1996. 89 f. Dissertação (mestrado em Biologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1996.
- SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, Washington DC, v. 185, n. 4145, p. 27-39, jul. 1974.
- SCHWENK, K. Feeding in the lepidosaurs. In: _____. (ed.). **Feeding: form, function, and evolution in tetrapod vertebrates**. San Diego, CA: Academic Press, 2000. p. 175-291.
- SIH, A. et al. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 16, p. 269-311, nov. 1985.
- SIMBERLOFF, D.; BOECKLEN, W. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. **Evolution**, Lawrence, KS, v. 35, n. 6, p. 1206-1228, 1981.

- SFENTHOURAKIS, S. Altitudinal effect on species richness of Oniscidea (Crustacea, Isopoda) on three mountains in Greece. **Global Ecology and Biogeography Letters**, Oxford, v. 2, n. 5, p. 157-164, sep. 1992.
- SOGAYAR, P. **A prática biológica**: Coletânea de gravuras destinada aos vestibulares de medicina, veterinária, odontologia e filosofia. São Paulo: [s. n.], 1966. Vol. 5: Dissecção do sapo, 70 p.
- TOFT, C. A. Feeding and ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. **Oecologia**, Berlin, v. 45, n. 1, p. 131-141, 1980a.
- TOFT, C. A. Seasonal variations in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. **Oecologia**, Berlin, v. 47, n. 1, p. 34-38, 1980a.
- TOFT, C. A. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. **Journal of Herpetology**, St. Louis, MO, v. 15, n. 2, p. 139-144, 1981.
- TOFT, C. A.; DUELLMAN, W. E. Anurans of the lower rio Llullapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. **Herpetologica**, Emporia, KS, v. 35, n. 1, p. 71-77, 1979.
- VAN-SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D.; SOUZA, M. B. Diet, reproduction, and density of the leptodactylid litter frog *Zachaenus parvulus* in an Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, St. Louis, MO, v. 35, n. 2, p. 322-325, jun. 2001.
- VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon Forest leaf-litter. **Journal of Zoology**, London, v. 234, p. 463-476, nov. 1994.
- VITT, L. J.; de CARVALHO, C. M. Life in the trees – The ecology and life-history of *Kentropyx striatus* (Teiidae) in the Lavrado area of Roraima, Brasil, with

- comments on the life histories of tropical teiid lizards. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, Canadá, v. 70, n. 10, p. 1995-2006, oct. 1992.
- VITT, L. J.; de CARVALHO, C. M. Niche partitioning in a tropical wet season: Lizards in the Lavrado area of Northern Brazil. **Copeia**, Charleston, SC, n. 2, p. 305-329, may 1995.
- VITT, L. J.; ZANI, P. A. Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest of the northern Amazon of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 14, p. 63-86, jan. 1998a.
- VITT, L. J.; ZANI, P. A. Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 14, p. 537-559, jul. 1998b.
- VITT, L. J.; ZANI, P. A.; LIMA, A. C. M. Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Una of Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 13, p. 199-220, mar. 1997.
- VITT, L. J.; ZANI, P. A.; ESPOSITO, M. C. Historical ecology of Amazonian lizards: implications for community ecology. **Oikos**, Copenhagen, v. 87, n. 2, p. 286-294, nov. 1999.
- VITT, L. J. et al. Niche segregation among sympatric Amazonian teiid lizards. **Oecologia**, Berlin, v. 122, n. 3, p. 410-420, feb. 2000.
- VITT, L. J. et al. Life in the shade: The ecology of *Anolis trachyderma* (Squamata: Polychrotidae) in Amazonian Ecuador and Brazil, with comparisons to ecologically similar anoles. **Copeia**, Charleston, SC, n. 2, p. 275-286, may 2002.
- VITT, L. J. et al. Life above ground: ecology of *Anolis fuscoauratus* in the Amazon rain forest, and comparisons with its nearest relatives. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, Canadá, v. 81, n. 1, p. 142-156, jan. 2003a.

- VITT, L. J. et al. History and the global ecology of squamate reptiles. **American Naturalist**, Chicago, v. 62, n. 1, p. 44-60, jul. 2003b.
- VRČIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D. Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in Southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, St. Louis, MO, v. 30, n. 1, p. 60-67, mar. 1996.
- WIENS, J. A. On size ratios and sequences in ecological communities: Are there no rules? **Annales Zoologici Fennici**, Helsinki, v. 19, n. 4, p. 297-308, 1982.
- WIENS, J. A. **The ecology of bird communities: Foundations and patterns**. Cambridge, MA: Cambridge University Press, 1989. v. 1, 560 p. (Cambridge Studies in Ecology).
- WINEMILLER, K. O.; PIANKA, E. R. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. **Ecological Monographs**, Washington DC, v. 60, n. 1, p. 27-55, mar. 1990.
- WOOLBRIGHT, L. L.; STEWART, M. M. Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*. **Copeia**, Charleston, SC, n. 1, p. 69-75, feb. 1987.
- ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. 4th ed. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, 1999. 929 p.

APÊNDICE

APÊNDICE A — Animais analisados no presente estudo e tombados nas coleções do Museu de História Natural da Unicamp (ZUEC) e do Departamento de Zoologia da Unesp de Rio Claro (CFBH)

Brachycephalus sp.: ZUECs 12743 a 12827.

Eleutherodactylus parvus: ZUECs 12499 a 12742.

Eleutherodactylus binotatus: CFBHs 11694, 11695, 11698 a 11706, 11708 a 11713, 11715 a 11718, 11721 a 11723, 11725 a 11730, 11762 a 11764, 11767 a 11771, 11773 a 11776, 11781, 11782, 11784, 11785, 11787, 11788, 11798 a 11802, 11804 a 11817, 11820 a 11825, 11828 a 11830, 11833 a 11842, 11844 a 11846, 11849, 11850, 11852, 11855, 11856, 11858 e 11859.

Leptodactylus (Lithodytes) cf. *marmoratus*: CFBHs 8837 a 8910 e 11675 a 11686.