

temática e
Evolução

unesp

CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos bentônicos e nectônicos

Yasmim Caroline Mossioli de Souza

MESTRADO



PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

Biologia
Estrutural

São José do Rio Preto
2020



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de São José do Rio Preto

Yasmim Caroline Mossioli de Souza

**Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos
bentônicos e nectônicos**

São José do Rio Preto
2020

Yasmim Caroline Mossioli de Souza

Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos bentônicos e nectônicos

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadores: CAPES – 88882.330432/2019-01 e CNPq – 302328/2017-3.

Orientadora: Prof^a Dr^a Denise de Cerqueira Rossa-Feres

Coorientador: Prof. Dr. Tiago da Silveira Vasconcelos

S729i Souza, Yasmim Caroline Mossioli de
Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos bentônicos e nectônicos / Yasmim Caroline Mossioli de Souza. -- São José do Rio Preto, 2020
63 f. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto
Orientadora: Denise de Cerqueira Rossa-Feres
Coorientador: Tiago da Silveira Vasconcelos

1. Ecologia animal. 2. Animais Comportamento. 3. Anuro. 4. Predação (Biologia). I. Título.

Yasmim Caroline Mossioli de Souza

Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos bentônicos e nectônicos

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadores: CAPES – 88882.330432/2019-01 e CNPq – 302328/2017-3.

Comissão Examinadora

Profª Drª Denise de Cerqueira Rossa-Feres
UNESP - São José do Rio Preto, SP
Orientadora

Prof. Dr. Fausto Nomura
UFG - Goiânia, GO

Profª Drª Paula Cabral Eterovick
PUC - Belo Horizonte, MG

Prof. Dr. Mirco Solé Kienle
UESC - Ilhéus, BA

Profª Drª Flora Acuna Juncá
UEFS - Feira de Santana, BA

São José do Rio Preto
30 de abril de 2020

Para quem me fez: Gleicy Mossioli e Adalberto Souza. Eu existo por causa de vocês, espero que olhem para nós e sintam que valeu a pena. Para minhas irmãs: Angélica Mossioli e Isabela Souza estamos juntas, sempre.

AGRADECIMENTOS

Ouvi durante toda a minha graduação que a pesquisa acadêmica é feita por inúmeras pessoas e que não acontece do dia para a noite, mas, de fato, só entendi isso durante essa bela jornada denominada mestrado. Eu, certamente, só tenho a agradecer a todas as pessoas que contribuíram com o meu crescimento pessoal e profissional durante esses últimos dois anos. Finalizo uma linda etapa da minha vida e realizo um sonho, mas consciente de que a jornada não termina por aqui.

ORIENTADORES

Vocês me ensinaram que ciência se faz com perseverança, curiosidade, seriedade, entusiasmo e, o mais importante, amor. Espero levar para a vida toda o muito que vocês me ensinaram nesses anos. Muito obrigada por tanto, por tudo!

Prof^a Dr^a Denise,

Muito obrigada por me receber tão bem no seu Laboratório de Ecologia Teórica (LET). Eu já lhe admirava e queria ser sua aluna desde o segundo ano da graduação, mas eu não imaginava que iria aprender tanto, não só sobre ciência, ecologia, girinos, mas sobre a vida. Obrigada por ser a peça fundamental do meu crescimento profissional e pessoal. Eu não poderia ter escolhido pessoa melhor para me orientar nessa empreitada que é o mestrado. A senhora e cada pessoa que já passou pelo laboratório (muitas gerações de herpetólogas e herpetólogos) me acolheram e fizeram-me sentir em casa, em família, nessa grande família que é o LET. Eu só tenho a agradecer pela oportunidade e o privilégio de ser sua aluna. Agradeço também pela paciência em sanar as minhas dúvidas, não foi fácil migrar de área, mas foi apaixonante e gratificante. Obrigada por ir pessoalmente ao campo me ensinar a coletar girinos e náíades de Odonata, pela preocupação todas as vezes que fiquei até tarde no laboratório, por me acalmar todas as vezes (e foram muitas) que pensei que não daria certo/tempo de finalizar o trabalho e por acreditar em mim, especialmente naqueles momentos que nem eu acreditei. O seu amor e dedicação pela ciência, especialmente pela ecologia, é contagiante e nos inspira a fazer o nosso melhor. O meu muito obrigada pela sua coragem, determinação e rigor científico que inspiram jovens pesquisadoras como eu.

Prof. Dr. Tiago,

Agradeço a você por tudo que me ensinou desde 2014 (o tempo voa, não é?!). Mais de 5 anos se passaram desde quando comecei a fazer parte do seu laboratório na UNESP (Bauru). É difícil expressar toda a gratidão por todos esses anos de aprendizado e amizade. Você não só me viu “crescer” como foi também peça fundamental desse crescimento. Olhando para trás vejo como cheguei no seu laboratório, uma caloura cheia de sonhos e curiosidades, que devorava todos os artigos que você recomendava. Hoje estou concluindo o mestrado, em parte graças a você, afinal foi quem me apresentou o mundo acadêmico, me ensinou, por exemplo, a interpretar artigos, realizar revisão bibliográfica, abordagens metodológicas, analisar dados e interpretar resultados. Além disso, foi você que me colocou em contato com a professora Denise e, mais uma vez, contribuiu com a continuação da minha formação acadêmica. E, claro, me coorientou nesse turbilhão que é o mestrado. Muito obrigada por cada sugestão, conselho e, principalmente, por responder todos os meus e-mails (que foram muitos, como sempre). Eu tenho muita sorte (e digo isso para todo mundo) por ter sido orientada na IC por um pesquisador e professor competente, paciente, excelente e amigo. Agradeço por você nunca me julgar como incapaz de exercer determinada tarefa por ser mulher. Muito obrigada por sempre acreditar em mim, nos meus sonhos e por contribuir na realização deles (por exemplo, artigo publicado).

COLABORADORAS

Profª Drª Luisa,

Muito obrigada por aceitar colaborar com a minha dissertação apesar de não ser sua área de pesquisa. Além disso, agradeço por me receber tão bem em seu laboratório, por me mostrar um pouquinho da UFG e de Goiânia (a comida dessa cidade é maravilhosa). Obrigada por cada minuto de aprendizado, pela paciência e disponibilidade em me auxiliar com as análises pessoalmente e virtualmente (não foi fácil, mas conseguimos). Você é uma pesquisadora brilhante e me sinto privilegiada de trabalhar com você. Espero que essa parceria se perpetue também no futuro.

Drª Fabiane,

Agradeço por tudo que você fez por mim durante essa jornada maluca que é o mestrado. Obrigada pela ajuda em campo, foram momentos de muitas risadas porque você e o Carlos são uma dupla dinâmica que fazem todos ao redor morrerem de rir com suas peripécias. Agradeço também pela ajuda com os experimentos (montagem, execução e discussões sobre os métodos),

pela disponibilidade e paciência em sanar as minhas dúvidas (e foram muitas) ao longo dessa jornada. Você é uma pessoa incrível (alegre, amiga e confiável), uma pesquisadora excelente (competente, determinada e criativa) e uma professora maravilhosa, apesar de não ser licenciada, você me ensinou muito, não só sobre assuntos acadêmicos, mas sobre a vida. Muito obrigada por ser esse anjo ruivo na minha vida, sou grata e feliz por nossos caminhos terem se cruzado.

AOS MEMBROS DA BANCA DE QUALIFICAÇÃO

Muito obrigada Dr. Eduardo Santos e Dr^a Lilian Casatti, por contribuírem com a melhoria desta dissertação, por meio de correções e sugestões. O trabalho ficou ainda melhor com a contribuição de vocês.

AOS MEMBROS DA BANCA DE DEFESA

Agradeço por aceitarem contribuir com a melhoria desta dissertação. Vocês, Dr. Fausto Nomura e Dr^a Paula Eterovick são grandes inspirações. Estou muito feliz e honrada em poder contar com uma banca avaliadora de destaque na ciência. As considerações de vocês farão com que a qualidade final do trabalho aqui apresentado seja muito superior do que a presente versão.

FAMÍLIA

Muito obrigada mãe e pai por todo o suporte durante a minha vida inteira. Pelo privilégio de estudar sem precisar me preocupar com a questão financeira. Por apoiarem minhas escolhas, mesmo sem entende-las muito bem. Afinal, quem em sã consciência estuda os filhotes dos sapos, não é mãe!/? Agradeço por tudo que vocês fizeram e fazem por mim, vocês são incríveis! E mais do que isso, agradeço por me criarem para ser uma mulher forte, determinada, trabalhadora, honesta e sonhadora.

Agradeço as minhas irmãs pelo companheirismo de sempre. Nada nesse mundo separa esse trio! Agradeço, principalmente, a minha irmã caçula por ser essa pessoa incrível. Isa, muito obrigada por ser o meu porto seguro, por me acompanhar nessa jornada louca que é a vida, por ser essa pessoa sensata e equilibrada que vive me dando conselhos e broncas. Eu nem precisei pedir para os nossos pais uma irmãzinha, afinal só temos um ano e sete meses de diferença, mas com toda certeza você é o melhor presente que eles poderiam me dar: uma irmã e amiga, sabemos o quão raro isso é e, por isso, somos tão gratas. Você é a minha pessoa preferida no mundo e quando você precisar de mim, lembra que estou bem aqui, independente da minha

localização geográfica, eu sempre estarei presente (pessoal ou virtualmente) quando você precisar.

Muito obrigada Fefs por estar ao meu lado em todos os bons e maus momentos. Por todas as vezes que você leu esta dissertação para me ajudar a encontrar possíveis erros (digitação ou gramática). E, claro, por ser essa pessoa que faz rir, mas que chora tão facilmente todas as vezes que vai embora. Eu sei que a distância é uma droga, eu em Rio Preto e você em Bauru, mas o amor é liberdade, é permitir que o outro seja quem quiser em qualquer lugar do mundo.

AMIGOS E COLEGAS

LET

Agradeço as integrantes do Laboratório de Ecologia Teórica: Danusy, Paula e Ynaiá que me ajudaram indo para campo e com os experimentos, assistiram minhas apresentações e sempre me deram força. Girl power!

Muito obrigada aos agregados do Laboratório de Ecologia Teórica: Denise, Katiuce e Vitor que são pessoas incríveis que sempre me ajudaram de alguma forma. A Denise prontificou-se para ir nas coletas e me acompanhar nos experimentos noturnos. A Katiuce, apesar de muito atarefada, produziu as belíssimas fotos das náíades de Odonata e disponibilizou as fotos dos girinos. O Vitor compartilhou artigos, sanou algumas dúvidas, ajudou nas coletas e experimentos.

Agradeço aos técnicos do Laboratório de Ecologia Teórica: Carlos e Cristiano que sempre estiveram disponíveis para ajudar. O Cristiano, apesar de ser da área da saúde, foi para o campo ajudar a coletar girinos e náíades. O Carlos é uma das melhores pessoas do mundo. Ele resolve os problemas com a maior facilidade. Não tem água para fazer os experimentos? Ele resolve. Não tem náíades de Odonata nas poças? Ele resolve. Não tem dinheiro para comprar tripé para todas as câmeras que serão utilizadas no experimento? Ele resolve. A única indagação que eu levo desse período do mestrado é: “O que o Carlos não resolve?”. Brincadeiras à parte, sem a ajuda do Carlos eu não conseguiria coletar os girinos e as náíades e nem fazer os experimentos porque ele foi peça fundamental nessas tarefas. Eu não tinha prática nenhuma em coletar esses animais, ficar de baixo do sol por horas, confeccionar caixas de tela, tripé com canos de pvc, sistemas de iluminação, etc. Deixo aqui o meu MUITO OBRIGADA por tudo isso. Além disso, agradeço por todo o aprendizado, não só acadêmico, mas sobre como lidar com a vida e as pessoas.

Muito obrigada Prof. Dr. Florindo (laboratório de fisiologia) por emprestar a balança para eu pesar a ração dos girinos. Além disso, agradeço pelos momentos de descontração na hora do café da tarde, quantas histórias e risadas.

Agradeço a Rosângela, funcionária responsável pela limpeza do Laboratório de Ecologia Teórica, por entender que em dia de coleta tudo fica sujo de terra e que a gente dá um jeitinho de limpar tudo sem atrapalhar o seu serviço.

AMIGOS DE LONGA DATA

Ao meu amigo Nicholas por todos esses anos (são muitos) de amizade. Não importa o tempo ou a distância a nossa sintonia é sempre incrível. Por isso, parafraseando Carl Sagan, diante da vastidão do tempo e da imensidão do universo eu sou muito grata por dividir um planeta e uma mesma época com você. São tantos momentos, sonhos e decisões compartilhadas. Eu me encho de orgulho ao acompanhar a sua trajetória, vibro com cada conquista sua e sei, com toda a certeza, que você merece só o melhor desse mundo.

À minha amiga Natalia, quem diria que o técnico em meio ambiente da ETESP resultaria nessa belíssima amizade?! E lá se foram 7 anos de companheirismo, risadas, conversas, conselhos e claro, incentivando uma à outra para sermos a nossa melhor versão. É raro que as amigas durem tanto, a vida muda, os cenários são alterados, mas a nossa permanece intacta e por isso, sou extremamente grata.

À minha amiga Brenda, que independente da distância, se mantém presente em todos os momentos importantes. O seu incentivo e sua alegria com as minhas pequenas vitórias me fazem sentir orgulho e me dão força para ir além. Você é um presente que eu ganhei do técnico jurídico na ETEC MAS. Sou e sempre serei grata a esse encontro, a essa amizade, a você.

AGÊNCIAS DE FOMENTO

Quero destacar a importância das agências de fomento na construção de uma ciência de qualidade no país. A formação de bons cientistas precisa de investimento. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, Processo - 88882.330432/2019-01 e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) - 302328/2017-3.

Muito obrigada a todos vocês, que de uma forma ou de outra, contribuíram para que esta dissertação acontecesse.

*“me levanto
sobre o sacrifício
de um milhão de mulheres que vieram antes
e penso
o que é que eu faço
para tornar essa montanha mais alta
para que as mulheres que vierem depois de mim
possam ver além”
Rupi Kaur (2018, p. 213)*

RESUMO

As interações entre espécies influenciam a estrutura de comunidades, a dinâmica das populações, a morfologia, a fisiologia e o comportamento das espécies. A mortalidade é um efeito direto promovido pelo predador, mas também há outros efeitos indiretos decorrentes da presença do predador, como alterações no comportamento da presa. Nos ambientes aquáticos a presa pode detectar o risco de predação por meio de sinais visuais, mecânicos e químicos. Ao detectar o predador, a presa pode usar estratégias, como formação de cardume, mudança no padrão de uso de habitat e diminuição da atividade natatória para reduzir a predação. Apesar de diminuir a taxa de predação, as estratégias antipredatórias tem custos para as presas e configuram um *trade-off*. Os comportamentos que aumentam a chance de escapar do predador prejudicam a atividade e o forrageamento dos girinos, diminuindo seu crescimento e suas chances de sobrevivência. Os aspectos morfológicos e fisiológicos são importantes na ocupação da coluna d'água por girinos, mas, será que a predação também é uma pressão que determina o modo como os girinos ocupam a coluna d'água? Entender como a predação influencia o comportamento dos girinos pode elucidar aspectos da dinâmica populacional e estruturação de comunidades, bem como dos mecanismos que regulam o padrão evolutivo dos anuros. Nesse contexto, esta dissertação, apresentada na forma de manuscrito, apresenta um estudo no qual foi testado experimentalmente como um predador aquático (náide de Odonata; *Micrathyrta* sp.) influencia o uso do espaço, a atividade e o comportamento de forrageamento de girinos bentônicos (*Physalaemus nattereri*) e nectônicos (*Scinax fuscovarius*).

Palavras-chave: Interação predador-presa; *Micrathyrta* sp.; *Physalaemus nattereri*; *Scinax fuscovarius*.

ABSTRACT

Interactions between species influence community structure, population dynamics, morphology, physiology and species' behavior. Mortality is a direct effect caused by the interaction with a predator, but even the simple presence of predators can lead to other indirect effects such as alterations on prey's behavior. In aquatic environments, prey may detect predation risk by visual, mechanical, and chemical cues. When detecting a predator, the prey can use strategies to escape predation such as shoal formation, changes on habitat use pattern, and reduction on swimming activity. Despite decreasing predation rates, the antipredatory strategies have costs for the prey and set up a trade-off. For example, the same behavior that raises the prey's chance to escape from a predator, decreases its foraging activity, leading thus to a reduction in the prey's growth and survivorship. Among tadpoles, morphological and physiological aspects are important to determine water column occupation. But could predation also be an important pressure that determines the way tadpoles occupy the water column? Understanding how predation influences tadpoles' behavior may elucidate populational dynamics and community structuring aspects, as well as the mechanisms that regulate anuran evolutionary patterns. In this sense, this dissertation presents a study, in a manuscript form, that tested experimentally the influence of an aquatic predator (Odonata water nymph; *Micrathyrta* sp.) on the use of space, activity and foraging behavior of benthic (*Physalaemus nattereri*) and nektonic (*Scinax fuscovarius*) tadpoles.

Keywords: Predator-prey interaction; *Micrathyrta* sp.; *Physalaemus nattereri*; *Scinax fuscovarius*.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO GERAL	14
2. REFERÊNCIAS	16
3. CAPÍTULO 1. Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos bentônicos e nectônicos.....	18
4. RESUMO	19
5. ABSTRACT	21
6. INTRODUÇÃO	23
7. MATERIAL E MÉTODOS	25
7.1 Espécies e aclimação	25
7.2 Delineamento experimental.....	27
7.3 Obtenção de dados	29
7.4 Análises estatísticas.....	29
8. RESULTADOS	31
8.1 Uso do espaço e atividade de girinos bentônicos e nectônicos	31
8.1.1 Girinos bentônicos	31
8.1.2 Girinos nectônicos	32
8.2 Profundidade de forrageamento em girinos bentônicos e nectônicos.....	32
8.2.1 Girinos bentônicos	32
8.2.2 Girinos nectônicos	32
9. DISCUSSÃO	33
9.1 Uso do espaço e atividade de girinos bentônicos e nectônicos	34
9.1.1 Girinos bentônicos	34
9.1.2 Girinos nectônicos	35
9.2 Profundidade de forrageamento em girinos bentônicos e nectônicos.....	36
10. CONSIDERAÇÕES FINAIS	38
11. AGRADECIMENTOS	38
12. FINANCIAMENTO	38

REFERÊNCIAS	39
FIGURAS	45
TABELAS	54
APÊNDICE A - Girinos nectônicos de <i>S. fuscovarius</i> utilizando a gaiola como apoio, independente da presença do predador	63

1. INTRODUÇÃO GERAL

As interações entre espécies influenciam a dinâmica das populações, a estrutura de comunidades, a morfologia, a fisiologia e o comportamento das espécies (Lima & Dill, 1990; Lima, 1998; Van Buskirk & Schmidt, 2000; Breviglieri et al., 2017). A influência das interações na dinâmica populacional e, conseqüentemente na estrutura de comunidades, pode ser mensurada a partir do desenvolvimento de equações logísticas que possibilitam quantificar o efeito da competição e da predação na dinâmica das populações. Nesse sentido, os modelos de competição e predação propostos de forma independente por Lotka (1925) e Volterra (1926) foram fundamentais para nos ajudar a entender e prever os resultados das interações de competição e predação entre espécies.

O modelo de competição (Modelo Lotka-Volterra) define que a competição ocorre quando um organismo exerce um efeito negativo sobre outro, consumindo ou controlando o acesso a um recurso cuja disponibilidade é limitada. O modelo predador-presa (Modelo Lotka-Volterra) descreve a interação entre duas espécies, sendo que a presa dispõe de recursos em abundância, mas é regulada pelo predador, que utiliza a presa como fonte de alimento (Begon et al., 2007).

Os predadores podem promover tanto um efeito letal nas presas, no caso a mortalidade, como também outros inúmeros efeitos não letais resultantes da percepção da presença do predador no ambiente (e.g., Barnett & Richardson, 2002; Vonesh & Warkentin, 2006). Um efeito não letal é a alteração no padrão de uso de habitat. Por exemplo, pequenos lagostins alteram sua distribuição para águas rasas devido à presença de peixes predadores (*Lepomis cyanellus* e *Semotilus atromaculatus*) em áreas profundas (Englund & Krupa, 2000). Os predadores também podem promover modificações no uso de recursos. Um exemplo é a mudança na profundidade de forrageamento de golfinhos (*Tursiops aduncus*) de águas rasas para águas mais profundas, ainda que com menor disponibilidade de alimento, quando tubarões-tigre (*Galeocerdo cuvier*) são abundantes (Heithaus & Dill, 2006).

Nos ambientes aquáticos a presa pode detectar o risco de predação por meio de sinais visuais (Chivers et al., 2001), mecânicos (Stauffer & Semlitsch, 1993) e químicos (Ferrari et al., 2010). A detecção de sinais mecânicos do predador, oriundos de seu deslocamento ou movimentação, pelos girinos ocorre pela linha lateral (Duellman & Trueb, 1994). Já a percepção de sinais químicos pelas presas pode ocorrer: (i) pelo odor característico do predador, denominado kairomone, (ii) por substâncias químicas liberadas por presas assustadas (e.g., amônia urinária), conhecido como sinal de perturbação e (iii) por compostos químicos liberados

devido ao dano tecidual da presa durante o ataque do predador, designado sinal de alarme (Ferrari et al., 2010).

Ao detectar o predador, a presa pode usar estratégias antipredatórias, como a formação ou intensificação de cardumes (e.g., girinos de *Bufo bufo* na presença do peixe predador *Gasterosteus aculeatus*; Watt et al., 1997) e a mudança no padrão de uso de habitat (e.g., peixes *Ancistrus spinosus* na presença de diversas espécies de aves e mamíferos; Power, 1984). Ou ainda, as presas podem simplesmente reduzir suas atividades, se deslocando e forrageando menos quando detectam o predador (e.g., Stauffer & Semlitsch, 1993; Hettyey et al., 2012).

No entanto, apesar de diminuir a taxa de predação, as estratégias antipredatórias tem custos para as presas e configuram um *trade-off* (Eklöv & Halvarsson, 2000). Por exemplo, girinos de *Anaxyrus americanus* reduzem a atividade natatória e conseqüentemente o forrageamento evitando a predação por náides de Odonata (*Anax junius*). Porém, essa resposta resulta em um menor crescimento do corpo e dos membros, o que pode prejudicar a sobrevivência dos girinos (Skelly & Werner, 1990).

Compreender como a predação influencia o comportamento dos girinos pode elucidar aspectos da dinâmica populacional e estruturação de comunidades, bem como dos mecanismos que regulam o padrão evolutivo dos anuros. Por exemplo, Relyea (2001) observou que diferentes predadores (*Umbra limi*, *Anax* spp., *Notophthalmus viridescens*, *Dytiscus* sp., *Ambystoma tigrinum* e *Belostoma* sp.) induzem alterações morfológicas em girinos de diversas espécies (*Lithobates sylvaticus*, *L. pipiens*, *L. catesbeianus*, *L. clamitans*, *Anaxyrus americanus* e *Dryophytes versicolor*), a magnitude dessa indução depende da combinação predador-presa, o que pode influenciar na evolução dessas espécies de presas.

Sabemos que os aspectos morfológicos e fisiológicos são importantes na ocupação da coluna d'água por girinos (Alexander, 1966; Altig & Johnston, 1989; Hoff et al., 1999; McDiarmid & Altig, 1999), mas será que a predação também é uma pressão que determina o modo como os girinos ocupam a coluna d'água?

Nesse contexto, testamos experimentalmente como um predador aquático (náide de Odonata) comumente encontrado nas poças temporárias e permanentes do noroeste do Estado de São Paulo (e.g., Sousa et al., 2011; Nomura et al., 2013) altera o comportamento, especificamente o uso da coluna d'água, de girinos bentônicos e nectônicos. Adicionalmente, testamos a influência da presença do predador na eficiência de forrageamento e na atividade dos girinos.

2. REFERÊNCIAS

- ALEXANDER, R.McN. 1966. Physical aspects of swimbladder function. *Biological Reviews*, 41: 141-176.
- ALTIG, R. & JOHNSTON, G.F. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, 3: 81-109.
- BARNETT, H.K. & RICHARDSON, J.S. 2002. Predation risk and competition effects on the life-history characteristics of larval Oregon spotted frog and larval red-legged frog. *Oecologia*, 132: 436-444.
- BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. 2007. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre, Editora Artmed, 752p.
- BREVIGLIERI, C.P.B.; OLIVEIRA, P.S. & ROMERO, G.Q. 2017. Fear mediates trophic cascades: nonconsumptive effects of predators drive aquatic ecosystem function. *The American Naturalist*, 189: 000-000.
- CHIVERS, D.P.; MIRZA, R.S.; BRYER, P.J. & KIESECKER, J.M. 2001. Threat-sensitive predator avoidance by slimy sculpins: understanding the importance of visual versus chemical information. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 867-873.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, 670p.
- EKLÖV, P. & HALVARSSON, C. 2000. The trade-off between foraging activity and predation risk for *Rana temporaria* in different food environments. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 734-739.
- ENGLUND, G. & KRUPA, J.J. 2000. Habitat use by crayfish in stream pools: influence of predators, depth and body size. *Freshwater Biology*, 43: 75-83.
- FERRARI, M.C.O.; WISENDEN, B.D. & CHIVERS, D.P. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 88: 698-724.
- HEITHAUS, M.R. & DILL, L.M. 2006. Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? *Oikos*, 114: 257-264.
- HETTYEY, A.; RÖLLI, F.; THÜRLIMANN, N.; ZÜRCHER, A.C. & VAN BUSKIRK, J. 2012. Visual cues contribute to predator detection in anuran larvae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106: 820-827.

- HOFF, K.vS.; BLAUSTEIN, A.R.; MCDIARMID, R.W. & Altig, R. 1999. Behavior: interactions and their consequences. *In: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (Eds). Tadpoles: the biology of anuran larvae. Chicago, The University of Chicago Press, 215-239p.*
- LIMA, S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience*, 48: 25-34.
- LIMA, S.L. & DILL, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- LOTKA, A.J. 1925. *Elements of physical biology. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 495p.*
- MCDIARMID, R.W. & ALTIG, R. 1999. Research: materials and techniques. *In: McDiarmid, R.W. & Altig, R (Eds). Tadpoles: the biology of anuran larvae. Chicago, The University of Chicago Press, 7-23p.*
- NOMURA, F.; DE MARCO, P.; CARVALHO, A.F.A. & ROSSA-FERES, D.C. 2013. Does background colouration affect the behaviour of tadpoles? An experimental approach with an odonate predator. *Ethology Ecology & Evolution*, 25: 185-198.
- POWER, M.E. 1984. Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance? *Ecology*, 65: 523-528.
- RELYEA, R.A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology*, 82: 523-540.
- SKELLY, D.K. & WERNER, E.E. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval american toads to an Odonate predator. *Ecology*, 71: 2313-2322.
- SOUSA, V.T.T.; TERESA, F.B. & ROSSA-FERES, D.C. 2011. Predation risk and jumping behavior in *Pseudopaludicola* aff. *falciipes* tadpoles. *Behavioral Ecology*, 22: 940-946.
- STAUFFER, H.P. & SEMLITSCH, R.D. 1993. Effects of visual, chemical and tactile cues of fish on the behavioural responses of tadpoles. *Animal Behaviour*, 46: 355-364.
- VAN BUSKIRK, J. & SCHMIDT, B.R. 2000. Predator-induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology*, 81: 3009-3028.
- VOLTERRA, V. 1926. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118: 558-560.
- VONESH, J.R. & WARKENTIN, K.M. 2006. Opposite shifts in size at metamorphosis in response to larval and metamorph predators. *Ecology*, 87: 556-562.
- WATT, P.J.; NOTTINGHAM, S.F. & YOUNG, S. 1997. Toad tadpole aggregation behaviour: evidence for a predator avoidance function. *Animal Behaviour*, 54: 865-872.

Influência do predador sobre o uso do espaço e a atividade por girinos bentônicos e nectônicos

Yasmim Caroline Mossioli De Souza^{1*}, Fabiane Santana Annibale^{1,2}, Luisa Gigante Carvalheiro², Tiago Silveira Vasconcelos³ & Denise de Cerqueira Rossa-Feres¹

1. Departamento de Zoologia e Botânica, Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, SP, 15054-000, Brasil.
2. Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, 74690-900, Brasil.
3. Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Bauru, SP, 17033-360, Brasil.

*Autora correspondente: yasmimmossioli@gmail.com

RESUMO

Conhecer como a predação regula a forma como girinos utilizam o espaço pode nos ajudar a entender melhor os mecanismos que regulam o uso de habitat e a diferenciação de nicho ecológico entre as espécies. A presença de predadores no ambiente influencia a história de vida, a morfologia, a fisiologia, o comportamento e a taxa de sobrevivência dos girinos. No entanto, ainda não sabemos se a presença de predadores influencia o uso da coluna d'água por girinos. Testamos experimentalmente se a presença e a localização de náíades de Odonata (*Micrathyrina* sp.) alteram o uso do espaço e a atividade de girinos bentônicos (*Physalaemus nattereri*) e nectônicos (*Scinax fuscovarius*) na presença e ausência de alimento. Os tratamentos incluíram náíades em gaiolas de tela de arame galvanizado, possibilitando comunicação química e visual, mas sem risco de predação para os girinos, e os controles continham gaiolas sem predador. Nós avaliamos o uso do espaço quantificando (i) a profundidade ocupada pelos girinos, (ii) a distância entre os girinos e o predador, e a (iii) profundidade e (iv) posição (perto ou longe da gaiola) dos substratos onde os girinos consumiram maior quantidade de alimento. Além disso, avaliamos a atividade dos girinos quantificando seu (v) deslocamento na presença e ausência do predador. A profundidade ocupada pelos girinos bentônicos e nectônicos não foi influenciada pela presença do predador, no entanto, a disponibilidade de alimento influenciou como os girinos nectônicos ocuparam a coluna d'água. Na presença de alimento os girinos nectônicos ocuparam o fundo do ambiente e na ausência de alimento ocuparam o meio da coluna d'água. Os girinos bentônicos permaneceram mais próximos dos predadores quando a gaiola foi colocada sobre o fundo do ambiente. É possível que esses girinos só tenham detectado os sinais químicos ou visuais do predador enjaulado quando já estivessem próximos da gaiola. Como em girinos bentônicos a imobilidade é um importante comportamento de defesa contra predadores do tipo “senta e espera”, como as náíades de Odonata, no momento da detecção dos predadores, esses girinos podem ter cessado imediatamente o deslocamento, permanecendo imóveis e próximos ao predador. A distância mantida pelos girinos nectônicos até a gaiola não foi influenciada por nenhuma das variáveis testadas. Girinos bentônicos e nectônicos consumiram mais alimento junto ao fundo; os primeiros provavelmente pela influência da morfologia restritiva ao uso da coluna d'água e os girinos nectônicos, possivelmente por economia de energia, necessária para permanecer à meia-água. Adicionalmente, os girinos nectônicos consumiram mais alimento distante do predador. A atividade dos girinos bentônicos não foi influenciada por nenhuma das variáveis testadas, enquanto os girinos nectônicos foram mais ativos na ausência de alimento, provavelmente pelo deslocamento à procura de alguma

fonte de alimento. Concluimos que o uso do espaço e a atividade dos girinos não depende apenas da presença do predador, mas de uma rede complexa de fatores, que incluem a morfologia e o comportamento antipredatório da própria espécie, e a disponibilidade e localização de alimento no ambiente. Além disso, apenas a presença de predadores, parece não ser uma pressão tão forte quanto a morfologia e a fisiologia das espécies na determinação da profundidade ocupada pelos girinos.

Palavras-chave: Região neotropical; Interação predador-presa; Preferência de forrageamento; *Physalaemus nattereri*; *Scinax fuscovarius*.

ABSTRACT

Knowing how predation regulates the use of space by tadpoles may help us to better understand the mechanisms that regulate habitat use and ecological niche differentiation among species. The presence of predators in the environment influences life history, physiology, morphology, behavior, and surviving rates of tadpoles. However, we still do not know if predator's presence influences the use of water column by tadpoles. We experimentally tested if the presence and location of Odonata water nymphs (*Micrathyrta* sp.) change the spatial use and the activity of benthic (*Physalaemus nattereri*) and nektonic (*Scinax fuscovarius*) tadpoles on the presence and absence of food resources. Treatments consisted of water nymphs in steel net cages, which allowed the exchange of chemical and visual signals through the water but excluded predation risk. The control treatments contained cages without predator. We evaluated use of space by tadpoles by quantifying (i) the depth occupied by tadpoles, (ii) the distance between tadpoles and predators, and the location of the substrates where tadpoles consumed more food, with location divided in (iii) depth and (iv) position (near or far from the net cage). We also evaluated tadpoles' activity quantifying their (v) displacement on predator's presence and absence. The depths occupied by benthic and nektonic tadpoles were not influenced by predator's presence, but food availability influenced how nektonic tadpoles occupied the water column. When food resources were present, nektonic tadpoles used more the environment's bottom; when absent, these tadpoles occupied the midwater. Benthic tadpoles stayed closer to the predator when the cage was placed on the environment's bottom. It is possible that these tadpoles perceived the predator only when they got close to the net cage. Because immobility is an important defense behavior for benthic tadpoles against "sit and wait" predators, such as Odonata water nymphs, when tadpoles detected the predator in the environment they may have ceased displacement and stayed still. The distance kept by nektonic tadpoles from the cage was not influenced by any of the tested variables. Benthic and nektonic tadpoles consumed more food near the bottom; the first probably due to their restrictive morphology respective to the water column use and the nektonic tadpoles, possibly for saving energy, which may be necessary to remain at midwater. Nektonic tadpoles consumed more food far from the predator. Benthic tadpoles' activity was not influenced by any of the tested variables, whereas nektonic tadpoles were more active when food resources were absent, probably due to displacement to look for food sources. We concluded that tadpoles' space use and activity do not just depend on predator's presence, but on a complex net of factors, that include morphology and antipredatorial behavior of species itself, as well as food resources availability and location. Furthermore, just the predators'

presence seems to not be as strong pressure as species' morphology and physiology on the depth occupied by the tadpoles.

Keywords: Neotropical region; Predator-prey interaction; Foraging preference; *Physalaemus nattereri*; *Scinax fuscovarius*.

INTRODUÇÃO

Um dos principais processos que regulam a composição das comunidades e os padrões de evolução é a predação (Sih et al., 1998). Além de efeitos diretos, como a mortalidade, os predadores podem alterar as pressões seletivas afetando a morfologia (Eklöv & Svanbäck, 2006), a história de vida (Sih & Moore, 1993) e a fisiologia (Chabot et al., 1996) das presas. Além disso, podem modificar o comportamento, alterar a seleção de habitat (Creel et al., 2005), promover a redução em atividades como o tempo de forrageamento (Abramsky et al., 2002) e de deslocamento (Macchiusi & Baker, 1992), além de aumentar o tempo de vigilância (Abramsky et al., 2002) e de permanência em refúgios (Wahle, 1992). Por exemplo, grandes herbívoros africanos respondem ao risco de predação utilizando habitats com vegetação aberta quando leões estão em áreas próximas, o que facilita a vigilância (Valeix et al., 2009).

A capacidade de reconhecer antecipadamente um predador é crucial para a sobrevivência da presa (Lima & Dill, 1990). Nos sistemas aquáticos as presas avaliam o risco de predação através de sinais mecânicos, visuais e químicos emitidos pelo predador (Jara & Perotti, 2010; Hettyey et al., 2011; Sousa et al., 2011). Esses sinais podem produzir diversos tipos de resposta das presas. Por exemplo, girinos de *Pseudopaludicola aff. falcipes* saltam para fora das pequenas poças onde se desenvolvem e se deslocam no solo úmido em resposta à movimentação ou deslocamento de náíades de Odonata (Sousa et al., 2011). A presença de predadores enjaulados (*Anax longipes*, Odonata) induz mudanças na morfologia dos girinos de *Rana sylvatica*, os quais desenvolvem corpos pequenos e caudas espessas (Relyea, 2002) em resposta aos sinais químicos do predador. Os predadores também podem promover alterações fisiológicas, como no caso dos girinos de *Pelobates cultripes*, que reduzem os níveis de corticosterona na presença do coleóptero predador *Dytiscus circumflexus* (Burraco et al., 2013).

A presença de predadores também influencia o uso do habitat em larvas de anuros. Girinos de *Dendropsophus minutus* e de *Scinax curicica* utilizam mais a vegetação aquática do que áreas abertas na presença de baratas d'água (*Belostoma oxyurum*), reduzindo a taxa de predação (Kopp et al., 2006). Em laboratório, girinos de *Pelophylax lessonae* e *Rana temporaria* passam mais tempo entre a vegetação, utilizada como refúgio, na presença do peixe predador *Cyprinus carpio* (Semlitsch & Reyer, 1992). Uma maior complexidade do habitat fornece refúgio às presas e reduz a capacidade de detecção visual dos predadores, aumentando assim a taxa de sobrevivência dos girinos (e.g., Babbitt & Jordan, 1996; Babbitt & Tanner, 1998). Além disso, girinos tendem a alterar sua distribuição espacial se deslocando para áreas mais distantes do predador (e.g., Skelly & Werner, 1990). Contudo, tanto a imobilidade como

o comportamento de se abrigar em refúgios levam a uma diminuição no tempo de forrageamento, conseqüentemente prejudicando as taxas de crescimento e desenvolvimento dos girinos (Petranka et al., 1987; Skelly, 1997). Dessa forma, as respostas das presas aos predadores constituem um *trade-off* entre comportamentos que reduzem a chance de predação e comportamentos que potencializam o crescimento e desenvolvimento dos girinos (Eklöv & Halvarsson, 2000). Reduções no crescimento induzidas por predadores são comuns em girinos, como constatado no estudo de Gonzalez et al. (2011), em que a presença de náíades de *Anax amazili* levaram à redução no tempo de crescimento dos girinos de *Agalychnis callidryas* e de *Dendropsophus ebraccatus*.

Os estudos dos efeitos de predadores sobre girinos têm avaliado diversos aspectos, como a influência do predador na morfologia, taxa de atividade e no uso do espaço, especificamente a distância dos girinos ao predador. No entanto, ainda não é conhecido se o predador influencia o uso da coluna d'água por girinos, e dessa forma, ainda não entendemos se a predação é um dos mecanismos que explicam a relação, estabelecida na literatura, entre a morfologia dos girinos e a profundidade que ocupam na coluna d'água (Altig & Johnston, 1989). Como a influência dos predadores induz mudanças comportamentais e pode induzir mudanças na morfologia dos girinos, é possível que o ajustamento dos girinos a determinadas profundidades da coluna d'água resulte não apenas de fatores abióticos ou da distribuição dos recursos alimentares no local, mas também da influência do predador sobre o comportamento e a morfologia dos girinos. Por exemplo, a presença de náíades de *Pantala flavescens* induz um menor crescimento do corpo dos girinos de *Dendropsophus ebraccatus*, os quais passam também a apresentar caudas espessas e avermelhadas, enquanto a presença de peixes *Astyanax ruberrimus* induz o desenvolvimento de caudas delgadas e acromáticas (Touchon & Warkentin, 2008). A espessura da musculatura caudal é relacionada com a habilidade e a mecânica da natação e com a ocorrência dos girinos em ambientes lênticos ou lóticos (McDiarmid & Altig, 1999), bem como com a profundidade ocupada por eles na coluna d'água (Jordani et al., 2019).

Compreender como a predação influencia a atividade, o comportamento e a morfologia dos girinos pode elucidar aspectos da dinâmica populacional e da estruturação de comunidades, bem como dos mecanismos que regulam o padrão evolutivo dos anuros. Nos ambientes em que a pressão de predação é alta devido a incidência de predadores, as presas podem apresentar diferenças morfológicas, fisiológicas e comportamentais (Richardson, 2001; Van Buskirk, 2002; Burraco et al., 2013) que podem resultar em diferentes tempos de desenvolvimento e

tamanho na metamorfose (e.g., Skelly & Werner, 1990; Gonzalez et al., 2011), em comparação aos ambientes em que essa pressão é baixa.

Nesse estudo nós testamos se a presença do predador (náíades de Odonata) afeta a profundidade ocupada, a distribuição espacial, o grau de atividade e a eficiência de forrageamento em girinos bentônicos e nectônicos (Altig & Johnston, 1989; McDiarmid & Altig, 1999). Para girinos bentônicos, hipotetizamos que a presença do predador (i) não influenciaria a profundidade ocupada na coluna d'água e que os girinos permaneceriam junto ao fundo onde também iriam forragear em função de sua morfologia e fisiologia restritiva (Alexander, 1966; Altig & Johnston, 1989; Hoff et al., 1999; McDiarmid & Altig, 1999); e (ii) alteraria o uso do espaço, de forma que os girinos se posicionariam o mais distante possível do predador (Skelly & Werner, 1990). Para girinos nectônicos, hipotetizamos que a presença do predador (iii) influenciaria a profundidade ocupada de acordo com a profundidade do predador (Queiroz et al., 2015), de modo que, com o predador no fundo do ambiente, esperávamos que os girinos se deslocassem para o meio ou para a superfície da coluna d'água, permanecendo e se alimentando o mais distante possível do predador, e com o predador no meio da coluna d'água, esperávamos que os girinos se deslocassem para o fundo e o mais distante possível do predador. Além disso, (iv) esperávamos que girinos de ambas as guildas fossem menos ativos na presença do predador (Takahara et al., 2012).

MATERIAL E MÉTODOS

Espécies e aclimação

Os experimentos foram desenvolvidos com girinos de *Physalaemus nattereri* Steindachner, 1863 e de *Scinax fuscovarius* Lutz, 1925. Os girinos de *P. nattereri* (Figura 1A) são bentônicos, caracterizados por apresentar o corpo globular, nadadeiras baixas, olhos pequenos e dorsais (Rossa-Feres & Nomura, 2006). Os girinos de *S. fuscovarius* (Figura 1B) são nectônicos e apresentam corpo comprimido, nadadeiras altas, cauda com flagelo, olhos grandes e laterais (Rossa-Feres & Nomura, 2006). Girinos dessas duas espécies comumente são sincronotópicos no noroeste do Estado de São Paulo (Santos et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011) e sua dieta é semelhante, com preponderância de Bacillariophyceae, *Trachellomonas* e *Oedogonium* (Rossa-Feres et al., 2004; Prado et al., 2009).

Também selecionamos náíades de Odonata (Figura 1C) como predadores para o experimento, porque são comuns e abundantes nas poças temporárias onde girinos dessas duas espécies ocorrem no noroeste do Estado de São Paulo (e.g., Sousa et al., 2011; Nomura et al.,

2013). As náíades são predadoras do tipo “senta e espera” e possuem lábio extensível que funciona como uma dobradiça, localizado na parte ventral da cabeça, que se estende rapidamente para capturar as presas (Pritchard, 1965; Souza et al., 2007). São consideradas importantes e eficientes predadores de girinos (Brockelman, 1969; Gascon, 1989; Arribas et al., 2018).

Os girinos e as náíades (*Micrathyrta* sp.) foram coletados em dois corpos d’água temporários localizados em área de pastagem, distantes 76 m em linha reta (poça 1: 20°50'48.7"S, 49°28'27.4"W; poça 2: 20°50'50.3"S, 49°28'29.5"W), no município de Mirassol, noroeste do Estado de São Paulo, Brasil (Figura 2). As duas poças possuíam cerca de 40 m² de área, aproximadamente 60 cm de profundidade, formato elíptico e solo argiloso (Figura 3).

As coletas foram realizadas entre janeiro e fevereiro de 2018. Os girinos e as náíades foram coletados com puçá de tela de arame de 32 cm de diâmetro e malha de 3 mm². Após a coleta, os girinos e as náíades foram transportados, separadamente, em sacos plásticos com água das poças onde foram coletados, e posteriormente acomodados em caixas isotérmicas de poliestireno expandido, de modo a evitar superaquecimento. As coletas foram realizadas com permissão do Instituto do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) e Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (número de autorização SISBio: 18163-1 a D.C.R.-F). A manutenção dos girinos no laboratório e o delineamento experimental foram aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA n.º. 187/2018 sob responsabilidade de D.C.R.-F), de acordo com o Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal (CONCEA).

Os girinos e as náíades foram aclimatados em laboratório por dois dias antes do início dos experimentos. Durante esse período os animais foram mantidos em aquários de polietileno, preenchidos com água declorada constantemente aerada. O ambiente foi mantido sob regime controlado de fotoperíodo (12 horas de luz e 12 horas de escuro) e com temperatura do ar entre 28°C e 30°C, o que manteve a temperatura da água em torno de 26°C, simulando as condições naturais da região de coleta. Os girinos foram alimentados *ad libitum* com ração comercial em pó à base de algas e krill (Sera Micron[®]) e as náíades foram alimentadas com girinos que não seriam utilizados nos experimentos.

Para os experimentos foram selecionados girinos e náíades de tamanho semelhante (*P. nattereri*: 28,68±2,13 mm; *S. fuscovarius*: 28,93±3,76 mm; *Micrathyrta* sp.: 17,98±2,23 mm). Alimentando as náíades com girinos que não seriam usados nos experimentos, foi possível constatar que nesse tamanho selecionado para o estudo as náíades já são eficientes predadoras

dos girinos (observação pessoal). Os girinos testados estavam entre os estágios de desenvolvimento 29 e 35 (Gosner, 1960), período no qual as principais mudanças no desenvolvimento dos girinos estão relacionadas ao crescimento do corpo (McDiarmid & Altig, 1999).

Delineamento experimental

Os experimentos foram desenvolvidos em aquários de vidro (30x20x30 cm) preenchidos com 16 litros de água dechlorada. Nós recobrimos três faces dos aquários com plástico adesivo azul, para impedir o contato visual entre os girinos e reduzir o estresse que outras cores pudessem causar (baseado em peixes; Maia & Volpato, 2013). Na face não recoberta (30x30 cm) nós demarcamos cinco colunas (A–E) e nove linhas (1–9), formando 45 setores de 6x3 cm cada um. A demarcação em setores facilitou a determinação da posição dos girinos nos aquários.

Em cada experimento, tanto com girinos bentônicos como nectônicos, colocamos apenas um girino por aquário, o qual permaneceu nas condições experimentais por 4 horas. Em cada aquário nós também colocamos uma gaiola de tela de arame galvanizado (6x3x3 cm) com malha de 1x1 mm. Essas gaiolas foram posicionadas ou sobre o fundo do aquário ou no meio da coluna d'água, correspondendo a uma das profundidades onde o predador poderia estar presente. Metade das gaiolas foram mantidas vazias (grupos-controle) e a outra metade recebeu uma náide de *Micrathyrta* sp. (Figura 4). Esse tipo de gaiola impediu que o predador ferisse o girino, mas permitiu a livre passagem de água e, conseqüentemente, de sinais químicos do predador, bem como sua visualização pelos girinos. Não foram repetidos girinos e náides entre os experimentos.

Para testar a seleção de profundidade de forrageamento pelos girinos, nós preparamos uma mistura de água e a mesma ração comercial utilizada durante a aclimação dos girinos (Sera Micron[®]), em concentração de 100 mg.ml⁻¹, seguindo o protocolo descrito em Venesky et al. (2013). Nós pincelamos 0,3 ml desta solução na parte superior de lâminas de microscopia (26x76 mm), formando uma camada uniforme de alimento por toda a sua extensão. Após esse procedimento, as lâminas de microscopia foram mantidas em laboratório para que a mistura secasse naturalmente durante 24 horas. Depois desse período, as lâminas foram inseridas nos aquários, pois o alimento já estava firmemente aderido à superfície. O alimento foi oferecido simultaneamente em duas profundidades da coluna d'água, e em duas posições, formando quatro combinações (Figura 4): (i) no fundo da coluna d'água e perto da gaiola, (ii) no fundo da coluna d'água e longe da gaiola, (iii) no meio da coluna d'água e perto da gaiola e (iv) no

meio da coluna d'água e longe da gaiola. Para que as lâminas com alimento fossem posicionadas no meio da coluna d'água, a 15 cm de profundidade, nós as encaixamos em palitos de plástico rígidos (comprimento: 280 mm; diâmetro: 4,3 mm; espessura: 0,5 mm), montando assim um suporte para as lâminas.

Os experimentos foram constituídos pelas combinações de três variáveis: predador (ausente ou presente), profundidade do predador (junto ao fundo ou à meia-água) e alimento (ausente ou presente). No total, nós testamos oito combinações de condições nas quais os girinos bentônicos e nectônicos foram submetidos (Figura 4). Cada condição teve 20 réplicas, totalizando 160 réplicas por espécie (Tabela 1). Por questão de espaço físico, apenas 10 réplicas de quatro combinações eram realizadas por dia de experimento. Assim, os experimentos foram realizados entre os dias 21 de janeiro e 18 de fevereiro de 2018. As náíades foram introduzidas nos aquários 20 horas antes do início do experimento para aclimação ao novo ambiente e permaneceram em jejum durante esse período. Os girinos também permaneceram em jejum por cerca de 20 horas. O início da observação ocorreu após a inclusão dos girinos nos aquários experimentais.

As observações foram feitas entre o final da manhã e o início da tarde (11 – 15h), período do dia em que os girinos estavam mais ativos (observação pessoal). Independente da condição experimental, com ou sem alimento, com ou sem predador, nós esperamos 30 minutos para iniciar as observações, a fim de evitar que a manipulação das lâminas com alimento dentro dos aquários e o estresse do deslocamento dos girinos entre os aquários de aclimação e de experimentação alterassem o comportamento dos girinos durante o período de observação. Cada aquário foi observado por 300 segundos, sempre por uma mesma pessoa (Y.C.M.S), posicionada a 80 cm de distância dos aquários, com o objetivo de não influenciar o comportamento dos animais. Ao final das observações, as lâminas com alimento foram removidas dos aquários e deixadas para secar naturalmente por 24 horas em laboratório. Depois disso, cada lâmina foi digitalizada (HP LaserJet M1132).

Após os experimentos, os girinos foram imersos em uma solução anestésica de lidocaína a 10%. Tanto os girinos como as náíades foram preservados em uma solução conservante (1:1 álcool 70% e formol 15%). Este procedimento foi importante para confirmar a identificação das náíades e disponibilizar os espécimes para futuros estudos. Os espécimes preservados foram depositados na Coleção Científica de Anfíbios do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP, câmpus de São José do Rio Preto (DZSJRP Amphibia-Tadpoles).

Obtenção de dados

Para quantificar o uso do espaço pelos girinos, nós registramos quais e quantos setores foram ocupados pelos girinos durante as observações. Com esses dados, pudemos determinar: (1) a profundidade ocupada pelos girinos, e (2) a distância do girino à gaiola com e sem o predador. A profundidade foi medida pelo número total de visitas a cada uma das faixas de profundidade (linhas 1 a 9 demarcadas no aquário) para cada condição experimental: com e sem o predador, com e sem alimento (Tabelas 2 e 3). Posteriormente, foi calculada a profundidade média para cada indivíduo. A distância do girino ao predador foi medida com régua para quantificar, em linha reta ao longo da inclinação, a distância do ponto central da gaiola até o ponto central do setor em que o girino estava posicionado. Quando o girino estava posicionado entre dois setores, consideramos o setor que continha a maior parte do corpo do girino. A partir de todas as medidas obtidas ao longo do período de observação, nós calculamos, para cada girino, a média das distâncias entre o indivíduo e a gaiola com e sem o predador.

Nós também avaliamos o uso do espaço através da quantificação do consumo de alimento pelos girinos na presença e na ausência do predador. Analisamos separadamente, a quantidade de alimento consumido em cada profundidade e em cada posição em que as lâminas foram oferecidas aos girinos: próximo ou distante da gaiola (Tabelas 4 e 5). Para isso, nós analisamos as imagens digitalizadas das lâminas de alimento com a ferramenta Análise de Partículas do software ImageJ[®] (Schneider et al., 2012).

Para avaliar a atividade dos girinos durante o experimento, nós quantificamos o número total de setores ocupados pelos indivíduos durante a observação. Para isso, consideramos a presença do girino em determinado setor quando este permaneceu mais de cinco segundos no mesmo setor. Dessa forma, girinos mais ativos ocuparam maior número de setores, enquanto girinos menos ativos ocuparam menor número de setores.

Análises estatísticas

Para testar se a presença do predador influenciou o uso do espaço (profundidade e distância à gaiola, tanto do girino individualmente como das lâminas com alimento) e o grau de atividade dos girinos, empregamos modelos lineares mistos e modelos lineares mistos generalizados (Zuur et al., 2009). Em todas as análises, para controlar a variação potencialmente causada por diferenças no dia da realização do experimento, incluímos o dia em que os girinos foram submetidos ao experimento como variável aleatória.

Na primeira análise, testamos a influência do predador na profundidade ocupada pelos girinos. Para isso, consideramos a profundidade média ocupada pelos girinos como variável resposta e (i) predador (ausência ou presença), (ii) profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) e (iii) alimento (ausência ou presença) como variáveis explicativas fixas. Todas as interações entre estas três variáveis foram consideradas no modelo. Como os resíduos do modelo não cumpriam o pressuposto de normalidade, utilizamos um modelo linear misto generalizado e empregamos a família gamma, com função de ligação log (Zuur et al., 2009).

Na segunda análise, nós testamos a influência do predador na distância do girino à gaiola. Para isso, usamos um modelo linear misto (distribuição Gaussiana) e consideramos a distância dos girinos em relação à gaiola como variável resposta, e (i) predador (ausência ou presença), (ii) profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) e (iii) alimento (ausência ou presença) como variáveis explicativas fixas. Todas as interações entre estas três variáveis foram consideradas no modelo.

Na terceira análise, testamos se o predador influencia a profundidade de forrageamento dos girinos. Para isso, consideramos o consumo de alimento (proporção consumida) dos girinos em cada lâmina como variável resposta quantitativa por essa ser uma medida que reflete a profundidade onde os girinos forrageiam mais. Incluímos também a distância da lâmina em relação à gaiola por ser uma variável que indica a localização do girino. Para essa análise, nós empregamos um modelo linear misto. O (i) predador (ausência ou presença), (ii) a profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água), (iii) a profundidade de oferta do alimento (junto ao fundo ou à meia água) e a (iv) posição de oferta do alimento (perto ou longe da gaiola) foram consideradas variáveis explicativas fixas. Todas as interações de duas e três vias entre as variáveis foram consideradas no modelo. Como os dados da variável resposta (consumo) eram valores de porcentagem, utilizamos a função logit para normalização dos dados (Zuur et al., 2009).

Por fim, testamos a influência do predador na atividade dos girinos. Para isso, utilizamos um modelo linear misto generalizado, assumindo uma distribuição binomial negativa. Consideramos o número de setores ocupados pelos girinos de cada espécie como variável resposta e (i) predador (ausência ou presença), (ii) profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) e (iii) disponibilidade de alimento (ausência ou presença) como variáveis explicativas fixas. Todas as interações entre estas três variáveis foram consideradas no modelo.

Em todas as análises, foi aplicada uma seleção de modelos de modo a identificar o modelo mais parcimonioso (i.e., que explica a maior porcentagem de variabilidade com o menor

número de termos) com base no critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc; Burnham & Anderson, 2002). As análises foram realizadas no software RStudio (versão 1.1.442, RStudio, 2018) usando os pacotes lme4 (Bates et al., 2015), lmerTest (Hothorn et al., 2019), car (Fox et al., 2019), MuMIn (Bartoń, 2019) e visreg (Breheny & Burchett, 2019).

RESULTADOS

Em todas as análises, sempre que não foi possível identificar um único modelo mais parcimonioso (aquele com menor valor de AICc e único delta < 2,00) e desde que um modelo nulo não tenha sido selecionado, descrevemos os resultados com base nos modelos com menor AICc e delta < 2,00.

Uso do espaço e atividade de girinos bentônicos e nectônicos

Girinos bentônicos

A profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) não influenciou a profundidade ocupada pelos girinos bentônicos de *P. nattereri* (Tabela 6, Figura 5). Independente dos fatores testados, os girinos dessa espécie permaneceram majoritariamente junto ao fundo do ambiente.

Já a distância dos girinos até a gaiola foi afetada por todas as variáveis testadas. Contrariando nossa hipótese, os girinos bentônicos permaneceram em média 3 cm mais próximos da gaiola quando o predador estava presente (Figura 6). Eles também permaneceram em média 5 cm mais próximos da gaiola quando esta estava posicionada junto ao fundo do que no meio da coluna d'água (Figura 6). Na presença de alimento os girinos permaneceram em média 3 cm mais distantes da gaiola do que na ausência de alimento (Figura 6). Além disso, o efeito da presença do predador sobre a distância do girino à gaiola parece depender da profundidade da gaiola e da presença de alimento, pois interações entre esses fatores estão presentes nos modelos selecionados (Tabela 6).

Apesar de nenhuma variável ter tido efeito significativo sobre a atividade dos girinos, o número de setores ocupados pelos girinos bentônicos tendeu a ser maior (22% a mais) quando a gaiola estava posicionada no meio da coluna d'água do que quando estava junto ao fundo (Tabela 6, Figura 7).

Girinos nectônicos

A profundidade ocupada pelos girinos nectônicos de *S. fuscovarius* diferiu conforme a oferta de alimento (Tabela 7, Figura 8). Na ausência de alimento os girinos ocuparam o meio da coluna d'água (faixa de profundidade média: $5,36 \pm 2,95$), enquanto na presença de alimento os girinos permaneceram próximos ao fundo do ambiente (faixa de profundidade média: $7,29 \pm 2,25$). A presença do predador também pode ter influenciado a profundidade ocupada pelos girinos. Na ausência do predador, os girinos parecem ter se deslocado um pouco mais para o fundo do ambiente (faixa de profundidade média: $6,54 \pm 2,70$) do que na presença do predador (faixa de profundidade média: $6,11 \pm 2,87$).

A distância dos girinos até a gaiola não foi influenciada por nenhuma das variáveis testadas (Tabela 7, Figura 9). Já a atividade dos girinos de *S. fuscovarius* foi influenciada pela disponibilidade de alimento, como indicado pelo modelo mais parcimonioso (Tabela 7; AICc = 548,3 e delta = 0). Os girinos visitaram 53% mais setores na ausência do que na presença de alimento (Figura 10).

Profundidade de forrageamento em girinos bentônicos e nectônicos

Girinos bentônicos

O consumo de alimento foi influenciado pela posição (distância da lâmina com alimento até a gaiola) e pela profundidade em que o alimento foi oferecido, sendo que o efeito da profundidade dependeu do efeito da posição (i.e., o modelo com a interação entre as duas variáveis foi selecionado, Tabela 8). Os girinos consumiram mais alimento quando este foi oferecido junto ao fundo (aproximadamente 15,5% da área da lâmina) do que à meia-água (aproximadamente 1,1% da área da lâmina). Entretanto, o consumo foi ainda maior quando o alimento foi ofertado junto ao fundo e distante da gaiola (em média $19,00 \pm 17,00\%$ distante e $12,00 \pm 11,00\%$ perto da gaiola; Tabela 8, Figura 11). Ainda, pela análise dos resultados dos modelos, é possível que a interação entre as variáveis posição da lâmina com alimento e profundidade da gaiola (onde poderia ou não ter o predador) possam ter influenciado o consumo de alimento pelos girinos (Tabela 8).

Girinos nectônicos

O consumo de alimento pelos girinos de *S. fuscovarius* foi influenciado pela posição e profundidade em que o alimento foi oferecido, pela presença do predador e pela profundidade

da gaiola (i.e., modelos com as interações entre essas variáveis foram selecionados; Tabela 9). Nós observamos que:

- (i) o efeito da presença do predador dependeu do efeito da posição do alimento. Os girinos consumiram menos alimento quando este foi oferecido perto da gaiola e o predador estava presente ($8,00 \pm 11,00\%$). Nas demais situações (predador presente e alimento distante; predador ausente, independente da posição em que o alimento estava) o consumo de alimento foi semelhante (aproximadamente 13%);
- (ii) o efeito da profundidade de oferta do alimento dependeu do efeito da profundidade da gaiola. Os girinos consumiram mais alimento quando este estava na mesma profundidade que a gaiola. Por exemplo, quando o alimento e a gaiola estavam posicionados junto ao fundo, os girinos consumiram o triplo de alimento ($18,00 \pm 21,00\%$) do que quando o alimento estava no meio da coluna d'água e a gaiola no fundo (consumo de $6,00 \pm 10,00\%$; Tabela 9, Figura 12);
- (iii) o efeito da presença do predador dependeu do efeito da profundidade de oferta do alimento. Os girinos consumiram mais alimento quando este estava posicionado junto ao fundo (aproximadamente 16,5%), mas o consumo foi ainda maior na ausência ($20,00 \pm 21,00\%$) do que na presença do predador ($13,00 \pm 15,00\%$). Os resultados dos modelos mostram ainda que é possível que interações entre: (a) posição da lâmina com alimento e profundidade da gaiola; (b) posição e profundidade da lâmina com alimento, e (c) profundidade da gaiola e presença do predador podem ter influenciado o consumo de alimento pelos girinos (Tabela 9).

DISCUSSÃO

Compreender como a pressão de predação influencia os girinos pode esclarecer aspectos da dinâmica populacional e da estruturação de comunidades, bem como dos mecanismos que regulam o padrão evolutivo dos anuros. Entretanto, a maior parte da literatura está voltada para girinos de regiões temperadas, evidenciando a necessidade de entender as estratégias dos girinos neotropicais (Rossa-Feres et al., 2015). Adicionalmente, existem lacunas no conhecimento sobre a relação ecológica e evolutiva dos girinos para uso de habitat. Nosso estudo traz uma abordagem que integra fatores ambientais na tentativa de entender a relação entre a morfologia do girino, a pressão de predação e a profundidade ocupada na coluna d'água. Nós observamos que o risco de predação sozinho não explicou o uso da coluna d'água pelos girinos. No caso de girinos bentônicos, a morfologia e a fisiologia parecem ser mais determinantes no uso do ambiente que quaisquer outras condições ambientais, resultando numa

ocupação maior das áreas de fundo. Por outro lado, para os girinos nectônicos o uso da coluna d'água está ligado a uma série de fatores (e.g., morfologia, disponibilidade de alimento) que interagem, inclusive com o risco de predação, levando a uma amplitude maior do nicho que esses girinos podem ocupar em termos de profundidade da coluna d'água. Dessa forma, nosso estudo contribui com novas observações e hipóteses sobre o comportamento antipredatório de girinos de guildas diferentes e ainda traz a pressão de predação como um fator relacionado à diferenciação de nichos (i.e., profundidade) entre as espécies.

Uso do espaço e atividade de girinos bentônicos e nectônicos

Girinos bentônicos

A presença do predador influenciou a distância dos girinos bentônicos de *P. nattereri* à gaiola, mas não a profundidade ocupada e nem a atividade dos girinos. A preferência dos girinos bentônicos pelo fundo do ambiente era esperada pela sua morfologia tipicamente bentônica (e.g., corpo globoso e nadadeiras baixas; Altig & Johnston, 1989; McDiarmid & Altig, 1999; Rossa-Feres & Nomura, 2006), fisiologia (e.g., fluuabilidade negativa; Alexander, 1966; Hoff et al., 1999), por observações em laboratório (e.g., Nomura et al., 2003; Marques et al., *in prep.*) e na natureza (observação pessoal). Essa preferência se refletiu não apenas pela profundidade ocupada pelos girinos como também pela profundidade onde os girinos mais consumiram alimento. Isso indica que a morfologia e a fisiologia desses girinos são determinantes para a ocupação do fundo do ambiente, sendo esses fatores mais importantes do que a pressão de predação. No caso da predação, esses girinos dependem de outras estratégias que não envolvem utilizar outras profundidades da coluna d'água para escapar ou se esconder de predadores.

De fato, girinos bentônicos normalmente respondem à presença de predadores diminuindo suas atividades, seja de natação ou forrageamento. A imobilidade é um importante comportamento de defesa contra predadores do tipo “senta e espera”, como as náíades de Odonata (Hershey et al., 2010), os quais detectam os sinais visuais e mecânicos gerados pelas presas em movimento (Pritchard, 1965). Esse comportamento, inclusive, pode nos ajudar a entender o fato dos girinos terem permanecido mais próximos aos predadores quando a gaiola foi colocada sobre o fundo do ambiente. Nossa hipótese é que os girinos de *P. nattereri* só detectam os sinais químicos ou visuais do predador quando estão próximos a ele. No momento da detecção do predador, os girinos cessam imediatamente o deslocamento e permanecem imóveis, como uma estratégia antipredatória (e.g., Heyer et al., 1975; Watkins, 1996; Nomura et al., 2003). Dessa forma, os girinos exibem o comportamento antipredatório, porém apenas

quando estão muito próximos ao predador. Adicionalmente, os girinos de *P. nattereri* apresentam coloração críptica, o que torna ainda mais eficiente a estratégia de imobilidade contra a predação (D'Heursel & Haddad, 1999). De fato, Nomura et al. (2011) demonstraram experimentalmente que náíades de Odonata são mais eficientes em predar girinos impalatáveis e mais ativos de *Rhinella diptycha* e menos eficientes em predar os girinos menos ativos e com coloração críptica de *P. nattereri*.

Girinos nectônicos

Os girinos nectônicos de *S. fuscovarius* tiveram distribuição mais ampla ao longo da coluna d'água, ocupando a superfície, a meia-água e o fundo do ambiente. As características morfológicas dos girinos nectônicos (e.g., corpo comprimido, nadadeiras altas e olhos laterais; Altig & Johnston, 1989; McDiarmid & Altig, 1999; Rossa-Feres & Nomura, 2006) contribuem para um melhor desempenho de natação (Wassersug, 1989). Adicionalmente, esses girinos possuem a capacidade de regular a flutuabilidade (Gee & Rondeau, 2012), o que possibilita que eles ocupem toda a coluna d'água. Queiroz et al. (2015) demonstraram que, na região noroeste do Estado de São Paulo, girinos com morfologia nectônica (e.g., espécies dos gêneros *Dendropsophus*, *Scinax* e *Trachycephalus*) ocorreram em poças com profundidades intermediárias (entre 0,5 e 1,0 m de profundidade), que possibilitam o uso do meio da coluna d'água. Contudo, nossas observações estão de acordo com as de Marques et al. (*in prep.*) que, em experimentos de mesocosmos, observaram que os girinos de *S. fuscovarius* foram mais generalistas no uso do ambiente, ocupando toda a coluna d'água (i.e., áreas profundas, meia-água e até áreas rasas, com menos de 5 cm de profundidade). Entretanto, no nosso estudo a profundidade ocupada pelos girinos nectônicos variou de acordo com a disponibilidade de alimento. Na presença de alimento os girinos ocuparam o fundo do ambiente, mas na ausência de alimento os girinos ocuparam o meio da coluna d'água. É provável que a preferência em forragear junto ao fundo do ambiente esteja relacionada a um menor gasto energético, como observado em peixes de riacho, que forragearam preponderantemente junto ao fundo, onde a velocidade da água é quase zero (Casatti & Castro, 1998), exigindo menor esforço de natação. Nesse caso, os girinos dependeriam menos da natação para manter sua posição na coluna d'água enquanto raspam o substrato para remover alimento.

Os girinos nectônicos foram mais ativos quando não havia alimento disponível, independente da presença do predador, provavelmente porque estavam forrageando em busca de alimento. Curiosamente, quando em repouso, independentemente da presença do predador, os girinos nectônicos permaneceram junto à gaiola, se apoiando em cima ou ao lado dela

(observação pessoal; Apêndice A). É possível que esses girinos tenham utilizado a gaiola como um apoio, da mesma maneira que utilizam a vegetação aquática no ambiente natural (Schulze et al., 2015).

Os girinos podem exibir taxas de atividade altas ou baixas como defesa comportamental induzida por predadores (Werner & Anholt, 1993). Os girinos que na presença do predador continuam bastante ativos normalmente apresentam coloração aposemática (e.g., *Rhinella diptycha*; Nomura et al., 2013), e os girinos que se movem com menor frequência na presença do predador, apresentam coloração críptica (e.g., *Rana temporaria*; Van Buskirk & Arioli, 2005). Essas são duas estratégias eficientes contra diferentes predadores, do tipo “senta e espera”, como as náíades de Odonata e com estratégia de busca ativa, como várias espécies de peixes predadores. Os girinos nectônicos de *S. fuscovarius* foram mais ativos, o que pode estar associado com sua estratégia de fuga de predadores e de procura por refúgio, da mesma maneira que utilizam a vegetação aquática no ambiente natural (Kopp et al., 2006). É evidente que ainda não compreendemos totalmente a estratégia de defesa comportamental dos girinos nectônicos contra a predação e destacamos aqui a necessidade de futuros estudos para compreender melhor essa questão.

Profundidade de forrageamento em girinos bentônicos e nectônicos

O predador não influenciou a profundidade de forrageamento dos girinos bentônicos, mas afetou a dos girinos nectônicos. Como esperado, o consumo de alimento dos girinos bentônicos foi maior no fundo do ambiente em virtude de seus atributos morfológicos e fisiológicos que restringem o uso da coluna d'água (Alexander, 1966; Altig & Johnston, 1989; Hoff et al., 1999; McDiarmid & Altig, 1999).

Os girinos nectônicos de *S. fuscovarius* forragearam por toda a coluna d'água, mas preponderantemente no fundo do ambiente e na ausência do predador. A preferência por forragear junto ao fundo, apesar de inesperada, também foi observada para girinos dessa mesma espécie por Marques et al. (*in prep.*) e, possivelmente, está relacionada a um menor gasto energético em nadar junto ao fundo do ambiente, como descrito para 14 espécies de peixes de correnteza, as quais utilizaram áreas junto ao fundo do ambiente para obter alimento e abrigo, local em que a velocidade d'água é próxima de zero e há maior retenção de alimento (Casatti & Castro, 1998).

Adicionalmente, os girinos nectônicos consumiram mais alimento na ausência do predador, o que indica um efeito negativo da presença do predador na atividade de forrageamento. Esse conflito entre comportamentos que aumentam a chance de coexistir com

predadores, mas que reduzem o crescimento e o desenvolvimento dos girinos, em consequência da diminuição no consumo de alimento, já foi observado em outros estudos. Por exemplo, girinos de *Lithobates catesbeianus* na presença do predador (*Tramea lacerata*) e em baixa disponibilidade de alimento, são mais ativos devido a busca por alimento e por isso, a taxa de predação é maior (Anholt & Werner, 1995). Petranka et al. (1987) observaram que os girinos de *Dryophytes chrysoscelis* passam mais tempo em refúgios quando expostos a sinais químicos de peixes predadores (*Lepomis cyanellus*). Entretanto, permanecer no refúgio por um longo período promove consequências, como a diminuição no consumo de alimento, porque o girino fica restrito aos recursos disponíveis no refúgio, sofrendo redução nas taxas de crescimento e desenvolvimento. A diminuição nessas taxas promove uma menor taxa de sobrevivência e um menor sucesso com competidores devido ao menor tamanho do girino (e.g., Wilbur, 1980; Werner, 1991; Kiesecker et al., 1996; Gonzalez et al., 2011).

O efeito do predador sobre a presa depende tanto da espécie do predador como da presa (e.g., Relyea, 2001; Van Buskirk, 2001). Por exemplo, girinos de *Lithobates catesbeianus* reduzem drasticamente a atividade na presença de náíades de Odonata *Anax junius*, porém na presença do peixe predador *Lepomis macrochirus* essa mudança de comportamento é mais moderada. Já girinos de *Lithobates clamitans* diminuem a atividade de forma semelhante na presença desses dois predadores (Eklöv & Werner, 2000). Da mesma forma, girinos de *Rhinella diptycha* não mudam de comportamento quando náíades de Odonata (*Aeshna* sp.) estão presentes no ambiente. Já girinos de *P. nattereri* reduzem suas atividades na presença de náíades em virtude de sua coloração críptica (Nomura et al., 2011).

Em nosso estudo também notamos diferentes estratégias das presas em relação à presença do predador, que inclusive foram contrárias entre as espécies. No caso de *P. nattereri* os girinos parecem perceber a presença do predador somente quando estão próximos a ele, quando cessam o deslocamento e permanecem imóveis ou com pouca movimentação, não deixando de se alimentar mesmo com o predador próximo. Já girinos de *S. fuscovarius* buscam fontes de alimento distantes do predador, inclusive em profundidades em que a presença desses girinos não é esperada, como o fundo do ambiente, e ainda se alimentam menos quando o predador está presente. É possível que as diferentes respostas dos girinos bentônicos de *P. nattereri* e nectônicos de *S. fuscovarius* à presença do predador (náíade de Odonata; *Micrathyrina* sp.) estejam relacionadas a aspectos fenotípicos. Girinos bentônicos, que possuem corpo globoso, nadadeiras baixas, flutuabilidade negativa e coloração críptica, apresentaram uma estratégia de imobilidade, como demonstrado por Nomura et al. (2011, 2013). Os girinos

nectônicos, que possuem corpo comprimido, nadadeiras altas, presença de flagelo na cauda e capacidade de regular a flutuabilidade permaneceram ativos e, nesse caso, a fuga por natação e o uso de refúgio (Kopp et al., 2006; presente estudo) parecem ser os mecanismos antipredadores desses girinos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desse estudo indicam que a morfologia e a fisiologia dos girinos bentônicos mediaram sua resposta a presença do predador (náide de Odonata), exibindo estratégia de imobilidade. Para os girinos nectônicos, por outro lado, o uso da coluna d'água está ligado a uma série de fatores que interagem, inclusive com o risco de predação, levando a uma amplitude maior do nicho que esses girinos podem ocupar em termos de profundidade da coluna d'água. Estudos futuros são necessários para testar experimentalmente um maior número de espécies de presas bentônicas e nectônicas, e também predadores nectônicos para melhor entender as interações entre os girinos, predadores e o ambiente.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Prof. Dr. Luiz H. Florindo por apoiar este estudo com equipamentos e infraestrutura. Agradecemos ao Prof. Dr. Paulo De Marco Jr pela identificação das náides de Odonata e a Katiuce O. R. Picheli por produzir as fotografias dos girinos e náides. Além disso, agradecemos ao matemático Luís Felipe Salvador Boato, ao biólogo Carlos Eduardo de Sousa e aos colegas do Laboratório de Ecologia Teórica / UNESP de São José do Rio Preto pela ajuda durante os experimentos.

FINANCIAMENTO

Este trabalho foi apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (88882.330432/2019-01 à Y.C.M.S) e pela Bolsa de Pesquisa concedida pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (302328/2017-3 à D.C.R-F).

REFERÊNCIAS

- ABRAMSKY, Z.; ROSENZWEIG, M.L. & SUBACH, A. 2002. The costs of apprehensive foraging. *Ecology*, 83: 1330-1340.
- ALEXANDER, R.McN. 1966. Physical aspects of swimbladder function. *Biological Reviews*, 41: 141-176.
- ALTIG, R. & JOHNSTON, G.F. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, 3: 81-109.
- ANHOLT, B.R. & WERNER, E.E. 1995. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior. *Ecology*, 76: 2230-2234.
- ARRIBAS, R.; TOUCHON, J.C. & GOMEZ-MESTRE, I. 2018. Predation and competition differentially affect the interactions and trophic niches of a neotropical amphibian guild. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6: 28.
- BABBITT, K.J. & JORDAN, F. 1996. Predation on *Bufo terrestris* tadpoles: effects of cover and predator identity. *Copeia*, 1996: 485-488.
- BABBITT, K.J. & TANNER, G.W. 1998. Effects of cover and predator size on survival and development of *Rana utricularia* tadpoles. *Oecologia*, 114: 258-262.
- BARTOŃ, K. Package “MuMIn”. 2019. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>>. Acesso em: 20 de janeiro de 2020.
- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.M. & WALKER, S.C. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1-48.
- BREHENY, P. & BURCHETT, W. Package “visreg”. 2019. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/visreg/visreg.pdf>>. Acesso em: 20 de janeiro de 2020.
- BROCKELMAN, W.Y. 1969. An analysis of density effects and predation in *Bufo americanus* tadpoles. *Ecology*, 50: 632-644.
- BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach second edition. New York, Springer-Verlag, 488p.
- BURRACO, P.; DUARTE, L.J. & GOMEZ-MESTRE, I. 2013. Predator-induced physiological responses in tadpoles challenged with herbicide pollution. *Current Zoology*, 59: 475-484.
- CASATTI, L. & CASTRO, R.M.C. 1998. A fish community of the São Francisco river headwaters riffles, southeastern Brazil. *Ichthyological Explorations of Freshwaters*, 9: 229-242.

- CHABOT, D.; GAGNON, P. & DIXON, E.A. 1996. Effect of predator odors on heart rate and metabolic rate of wapiti (*Cervus elaphus canadensis*). *Journal of Chemical Ecology*, 22: 839-868.
- CREEL, S.; WINNIE, J.; MAXWELL, B.; HAMLIN, K. & CREEL, M. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, 86: 3387-3397.
- D'HEURSEL, A. & HADDAD, C.F.B. 1999. Unpalatability of *Hyla semilineata* tadpoles (Anura) to captive and free-ranging vertebrate predators. *Ethology Ecology & Evolution*, 11: 339-348.
- EKLÖV, P. & HALVARSSON, C. 2000. The trade-off between foraging activity and predation risk for *Rana temporaria* in different food environments. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 734-739.
- EKLÖV, P. & SVANBÄCK, R. 2006. Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *The American Naturalist*, 167: 440-452.
- EKLÖV, P. & WERNER, E.E. 2000. Multiple predator effects on size-dependent behavior and mortality of two species of anuran larvae. *Oikos*, 88: 250-258.
- FOX, J.; WEISBERG, S.; PRICE, B.; ADLER, D.; BATES, D.; BAUD-BOVY, G.; BOLKER, B.; ELLISON, S.; FIRTH, D.; FRIENDLY, M.; GORJANC, G.; GRAVES, S.; HEIBERGER, R.; KRIVITSKY, P.; LABOISSIERE, R.; MAECHLER, M.; MONETTE, G.; MURDOCH, D.; NILSSON, H.; OGLE, D.; RIPLEY, B.; VENABLES, W.; WALKER, S.; WINSEMIUS, D. & ZEILEIS, A. Package "car". 2019. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/car/car.pdf>>. Acesso em: 20 de janeiro de 2020.
- GASCON, C. 1989. Predator-prey size interaction in tropical ponds. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6: 701-706.
- GEE, J.H. & RONDEAU, S.L. 2012. Strategies used by tadpoles to optimize buoyancy in different habitats. *Herpetologica*, 68: 3-13.
- GONZALEZ, S.C.; TOUCHON, J.C. & VONESH, J.R. 2011. Interactions between competition and predation shape early growth and survival of two neotropicalhylid tadpoles. *Biotropica*, 43: 633-639.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- HERSHEY, A.E.; LAMBERTI, G.A.; CHALONER, D.T. & NORTHINGTON, R.M. 2010. Aquatic insect ecology. *In*: Thorp, J.H. & Covich, A.P. (eds). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Cambridge, Academic Press, 659-694p.

- HETTYEY, A.; VINCZE, K.; ZSARNÓCZAI, S.; HOI, H. & LAURILA, A. 2011. Costs and benefits of defences induced by predators differing in dangerousness. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1007-1019.
- HEYER, W.R.; MCDIARMID, R.W. & WEIGMANN, D.L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 7: 100-111.
- HOFF, K.v.S.; BLAUSTEIN, A.R.; MCDIARMID, R.W. & Altig, R. 1999. Behavior: interactions and their consequences. *In: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (Eds). Tadpoles: the biology of anuran larvae.* Chicago, The University of Chicago Press, 215-239p.
- HOTHORN, T.; ZEILEIS, A.; FAREBROTHER, R.W.; CUMMINS, C.; MILLO, G.; MITCHELL, D. Package "lmtest". 2019. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/lmtest/lmtest.pdf>>. Acesso em: 20 de janeiro de 2020.
- JARA, F.G. & PEROTTI, M.G. 2010. Risk of predation and behavioural response in three anuran species: influence of tadpole size and predator type. *Hydrobiologia*, 644: 313-324.
- JORDANI, M.X.; MOUQUET, N.; CASATTI, L.; MENIN, M.; ROSSA-FERES, D.C.; ALBERT, C.H. 2019. Intraspecific and interspecific trait variability in tadpole metacommunities from the Brazilian Atlantic rainforest. *Ecology and Evolution*, 9: 4025-4037.
- KIESECKER, J.M.; CHIVERS, D.P. & BLAUSTEIN, A.R. 1996. The use of chemical cues in predator recognition by western toad tadpoles. *Animal Behaviour*, 52: 1237-1245.
- KOPP, K.; WACHLEVSKI, M. & ETEROVICK, P.C. 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 136-140.
- LIMA, S.L. & DILL, L.M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619-640.
- MACCHIUSI, F. & BAKER, R.L. 1992. Effects of predators and food availability on activity and growth of *Chironomus tentans* (Chironomidae: Diptera). *Freshwater Biology*, 28: 207-216.
- MAIA, C.M. & VOLPATO, G.L. 2013. Environmental light color affects the stress response of Nile tilapia. *Zoology*, 116: 64-66.
- MARQUES, Y.Y.; ANNIBALE, F.S. & ROSSA-FERES, D.C. 2019. Uso do habitat e preferência de forrageamento em girinos bentônicos e nectônicos. 33 páginas, *in prep*.
- MCDIARMID, R.W. & ALTIG, R. 1999. Research: materials and techniques. *In: McDiarmid, R.W. & Altig, R (Eds). Tadpoles: the biology of anuran larvae.* Chicago, The University of Chicago Press, 7-23p.

- NOMURA, F.; DE MARCO, P.; CARVALHO, A.F.A. & ROSSA-FERES, D.C. 2013. Does background colouration affect the behaviour of tadpoles? An experimental approach with an odonate predator. *Ethology Ecology & Evolution*, 25: 185-198.
- NOMURA, F.; PRADO, V.H.M.; SILVA, F.R.; BORGES, R.E.; DIAS, N.Y.N. & ROSSA-FERES, D.C. 2011. Are you experienced? Predator type and predator experience trade-offs in relation to tadpole mortality rates. *Journal of Zoology*, 284: 144-150.
- NOMURA, F.; ROSSA-FERES, D.C. & PRADO, V.H.M. 2003. The tadpole of *Physalaemus fuscomaculatus* (Anura: Leptodactylidae), with a description of internal oral morphology. *Zootaxa*, 370: 1-8.
- PETRANKA, J.W.; KATS, L.B. & SIH, A. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Animal Behaviour*, 35: 420-425.
- PRADO, V.H.M.; FONSECA, M.G.; ALMEIDA, F.V.R.; NECCHI JR, O. & ROSSA-FERES, D.C. 2009. Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology*, 4: 275-285.
- PRITCHARD, G. 1965. Prey capture by dragonfly larvae (Odonata; Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology*, 43: 271-289.
- QUEIROZ, C.S.; SILVA, F.R. & ROSSA-FERES, D.C. 2015. The relationship between pond habitat depth and functional tadpole diversity in an agricultural landscape. *Royal Society Open Science*, 2: 150-165.
- RELYEA, R.A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology*, 82: 523-540.
- RELYEA, R.A. 2002. Costs of phenotypic plasticity. *The American Naturalist*, 159: 272-282.
- RICHARDSON, J.M.L. 2001. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behavioral Ecology*, 12: 51-58.
- ROSSA-FERES, D.C.; JIM, J. & FONSECA, M.G. 2004. Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21: 745-754.
- ROSSA-FERES, D.C. & NOMURA, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*. 6: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?identification-key+bn00706012006>

- ROSSA-FERES, D.C.; VENESKY, M.D.; NOMURA, F.; ETEROVICK, P.C.; VERA CANDIOTI, M.F.; MENIN, M.; JUNCÁ, F.A.; SCHIESARI, L.C.; HADDAD, C.F.B.; GAREY, M.V.; DOS ANJOS, L.A. & WASSERSUG, R.J. 2015. Taking tadpole biology into the 21st century: a consensus paper from the first tadpoles international workshop. *Herpetologia Brasileira*, 4: 48-59.
- SANTOS, T.G.; ROSSA-FERES, D.C. & CASATTI, L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia - Série Zoologia*, 97: 37-49.
- SCHNEIDER, C.A.; RASBAND, W.S. & ELICEIRI, K.W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9: 671-675.
- SCHULZE, A.; JANSEN, M. & KÖHLER, G. 2015. Tadpole diversity of Bolivia's lowland anuran communities: molecular identification, morphological characterisation, and ecological assignment. *Zootaxa*, 4016: 001-111.
- SEMLITSCH, R.D. & REYER, H.U. 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *Journal of Animal Ecology*, 61: 353-360.
- SIH, A.; ENGLUND, G. & WOOSTER, D. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 350-355.
- SIH, A. & MOORE, R.D. 1993. Delayed hatching of salamander eggs in response to enhanced larval predation risk. *The American Naturalist*, 142: 947-960.
- SKELLY, D.K. 1997. Tadpole communities: pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. *American Scientist*, 85: 36-45.
- SKELLY, D.K. & WERNER, E.E. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval american toads to an Odonate predator. *Ecology*, 71: 2313-2322.
- SOUSA, V.T.T.; TERESA, F.B. & ROSSA-FERES, D.C. 2011. Predation risk and jumping behavior in *Pseudopaludicola* aff. *falcipes* tadpoles. *Behavioral Ecology*, 22: 940-946.
- SOUZA, L.O.I.; COSTA, J.M. & OLDRINI, B.B. 2007. Odonata. In: Guia on-line: Identificação de larvas de insetos aquáticos do Estado de São Paulo. Froehlich, C.G. (org). Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>.
- TAKAHARA, T.; KOHMATSU, Y.; MARUYAMA, A.; DOI, H.; YAMANAKA, H. & YAMAOKA, R. 2012. Inducible defense behavior of an anuran tadpole: cue-detection range and cue types used against predator. *Behavioral Ecology*, 23: 863-868.
- TOUCHON, J.C. & WARKENTIN, K.M. 2008. Fish and dragonfly nymph predators induce opposite shifts in color and morphology of tadpoles. *Oikos*, 117: 634-640.

- VALEIX, M.; LOVERIDGE, A.J.; CHAMAILLE´-JAMMES, S.; DAVIDSON, Z.; MURINDAGOMO, F.; FRITZ, H. & MACDONALD, D.W. 2009. Behavioral adjustments of african herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology*, 90: 23-30.
- VAN BUSKIRK, J. 2001. Specific induced responses to different predator species in anuran larvae. *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 482-489.
- VAN BUSKIRK, J. 2002. Phenotypic lability and the evolution of predator-induced plasticity in tadpoles. *Evolution*, 56: 361-370.
- VAN BUSKIRK, J. & ARIOLI, M. 2005. Habitat specialization and adaptive phenotypic divergence of anuran populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 18: 596-608.
- VASCONCELOS, T.S.; SANTOS, T.G.; ROSSA-FERES, D.C. & HADDAD, C.F.B. 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*, 673: 93-104.
- VENESKY, M.D.; ROSSA-FERES, D.C.; NOMURA, F.; ANDRADE, G.V.; PEZZUTI, T.L.; SOUSA, V.T.T.; ANDERSON, C.V. & WASSERSUG, R.J. 2013. Comparative feeding kinematics of tropical hylid tadpoles. *The Journal of Experimental Biology*, 216: 1928-1937.
- WAHLE, R.A. 1992. Body size dependent anti-predator mechanisms of the american lobster. *Oikos*, 65: 52-60.
- WASSERSUG, R.J. 1989. Locomotion in Amphibian Larvae (or "Why Aren't Tadpoles Built Like Fishes?"). *American Zoologist*, 29: 65-84.
- WATKINS, T.B. 1996. Predator-mediated selection on burst swimming performance in tadpoles of the pacific tree frog, *Pseudacris regilla*. *Physiological Zoology*, 69: 154-167.
- WERNER, E.E. 1991. Nonlethal effects of a predator on competitive interactions between two anuran larvae. *Ecology*, 72: 1709-1720.
- WERNER, E.E. & ANHOLT, B.R. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, 142: 242-272.
- WILBUR, H.M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 67-93.
- ZUUR, A.; LENO, E.N.; WALKER, N.; SAVELIEV, A.A. & SMITH, G.M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. New York, Springer-Verlag, 574 p.

FIGURAS

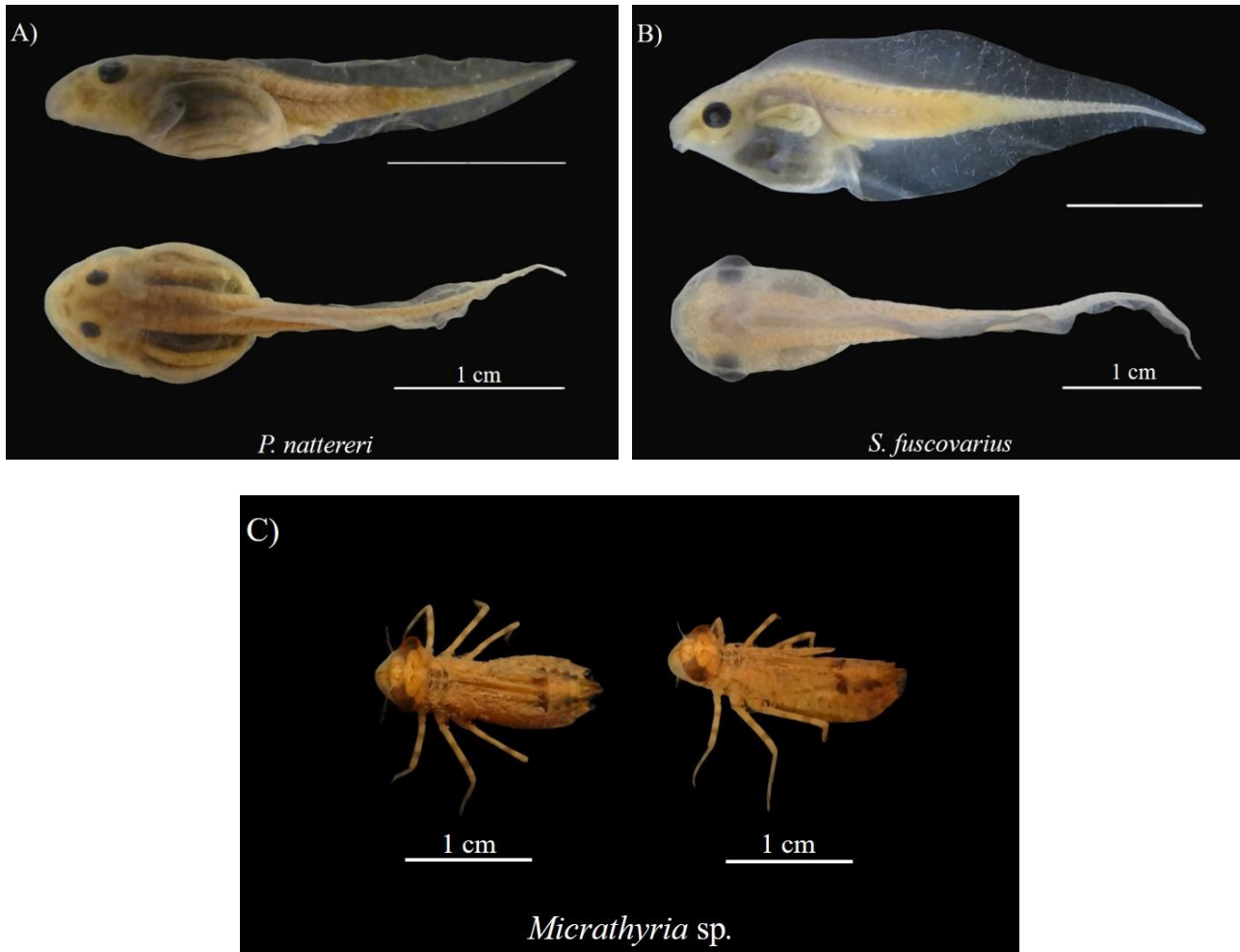


Figura 1. Vista lateral e dorsal das espécies estudadas. A) *Physalaemus nattereri* (Leptodactylidae, Anura), B) *Scinax fuscovarius* (Hylidae, Anura) e C) náiades de *Micrathyrina* sp. (Odonata). As imagens foram fornecidas por K. O. R. Picheli.

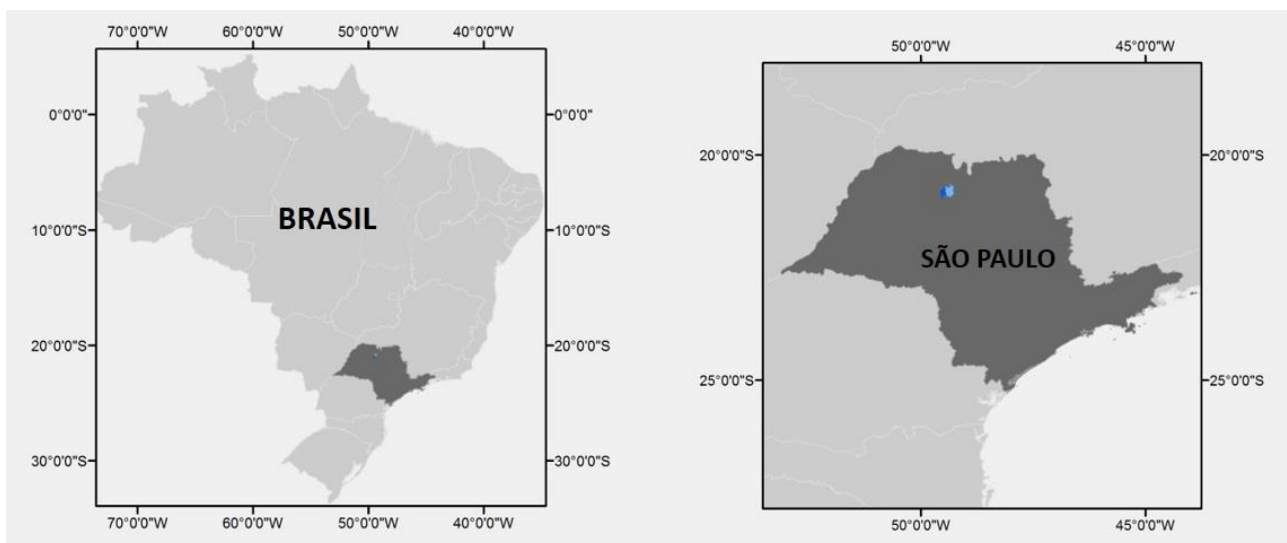


Figura 2. Localização da área de amostragem. Destaque para o estado de São Paulo (cinza escuro) no mapa do Brasil e os municípios de São José do Rio Preto e Mirassol (em azul claro e escuro, respectivamente). Os mapas foram fornecidos por T. S. Vasconcelos.



Figura 3. Poças onde os girinos e náides foram coletados. A) vista geral da poça 1; B) detalhe da região marginal, possibilitando a observação do solo argiloso; C) vista geral da poça 2; D) detalhe da região marginal, permitindo a observação do solo argiloso e da vegetação do interior da poça. As imagens foram fornecidas pela própria autora.

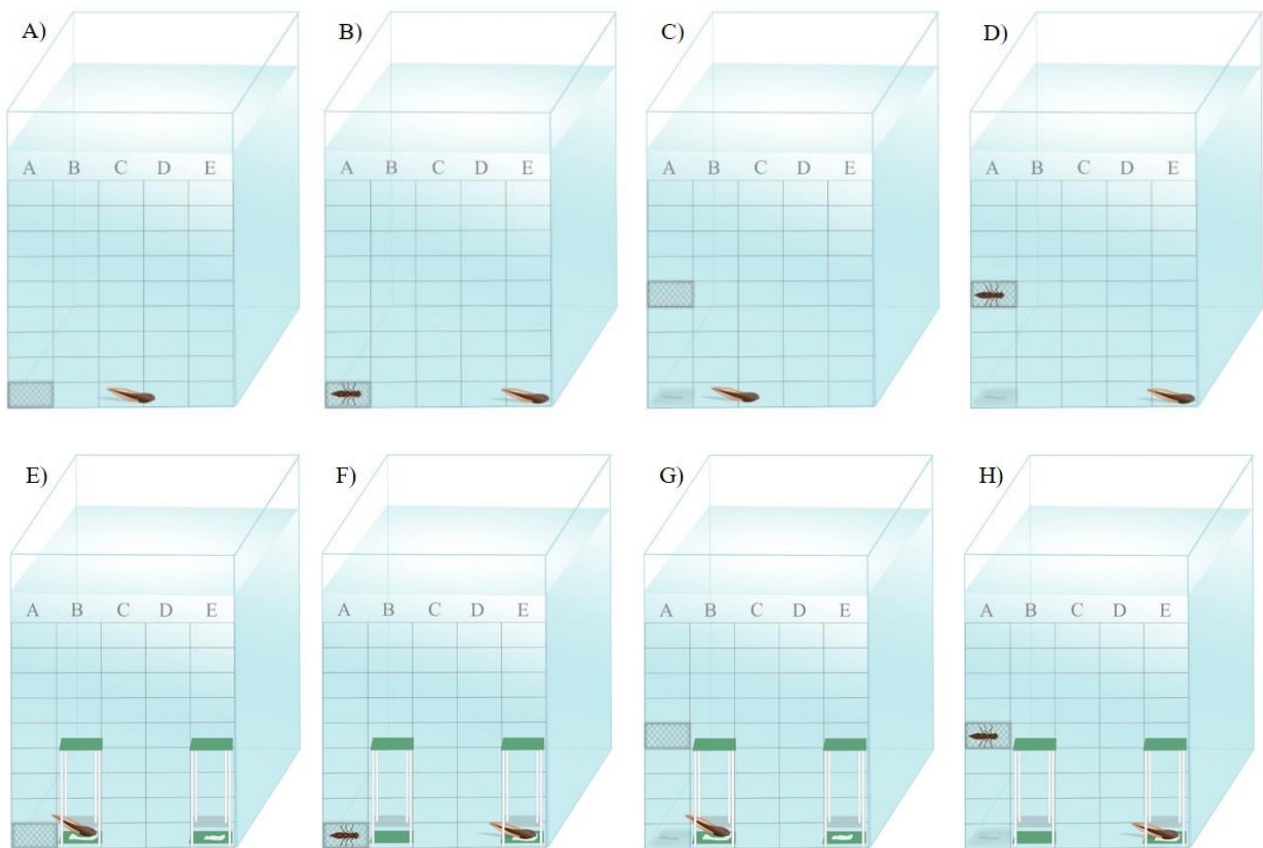


Figura 4. Delineamento experimental, exemplificado com girinos bentônicos. A figura é exemplificada com o teste em girinos bentônicos. A) gaiola sem predador posicionada no fundo da coluna d'água na ausência de alimento; B) predador confinado em gaiola posicionada no fundo da coluna d'água na ausência de alimento; C) gaiola sem predador posicionada no meio da coluna d'água na ausência de alimento; D) predador confinado em gaiola posicionada no meio da coluna d'água na ausência de alimento; E) gaiola sem predador posicionada no fundo da coluna d'água na presença de alimento; F) predador confinado em gaiola posicionada no fundo da coluna d'água na presença de alimento; G) gaiola sem predador posicionada no meio da coluna d'água na presença de alimento e H) predador confinado em gaiola posicionada no meio da coluna d'água na presença de alimento. O mesmo delineamento experimental foi empregado com girinos nectônicos. É possível observar a marcação de setores na parede do aquário (9 linhas e 5 colunas de A–E), que foram utilizados para localizar mais facilmente a posição dos girinos. Os retângulos verdes representam as lâminas de vidro com alimento. As manchas brancas nesses retângulos correspondem às marcas deixadas pelos girinos nas lâminas após consumirem o alimento. As hastes brancas representam os palitos de plástico firme, que foram usados como suporte para as lâminas de alimento serem oferecidas no meio da coluna d'água. O retângulo cinza quadriculado corresponde à tela de arame galvanizado. As ilustrações foram fornecidas por F. S. Annibale.

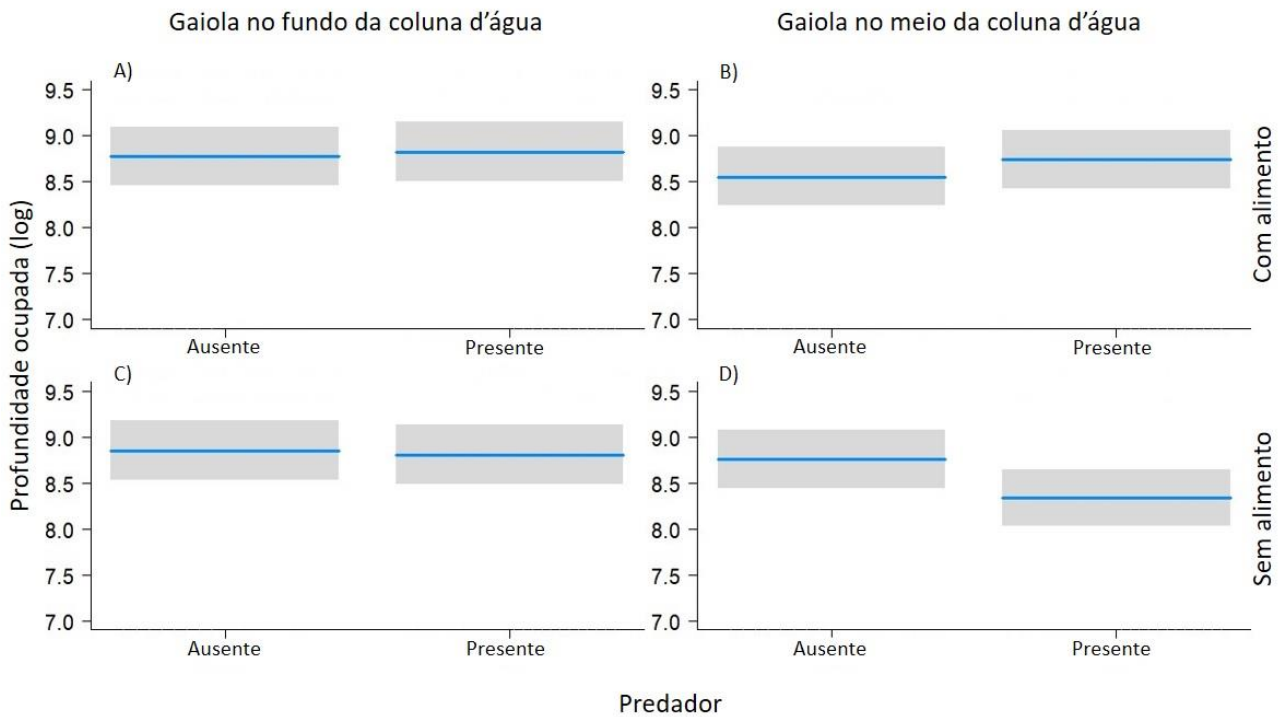


Figura 5. Uso da coluna d'água por girinos de *P. nattereri*. Profundidade ocupada pelos girinos na presença e na ausência do predador quando a gaiola estava posicionada (A) junto ao fundo com oferta de alimento; (B) no meio da coluna d'água com oferta de alimento; (C) junto ao fundo sem oferta de alimento; (D) no meio da coluna d'água sem oferta de alimento. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os dados de profundidade foram transformados utilizando uma função de ligação log. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 6). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

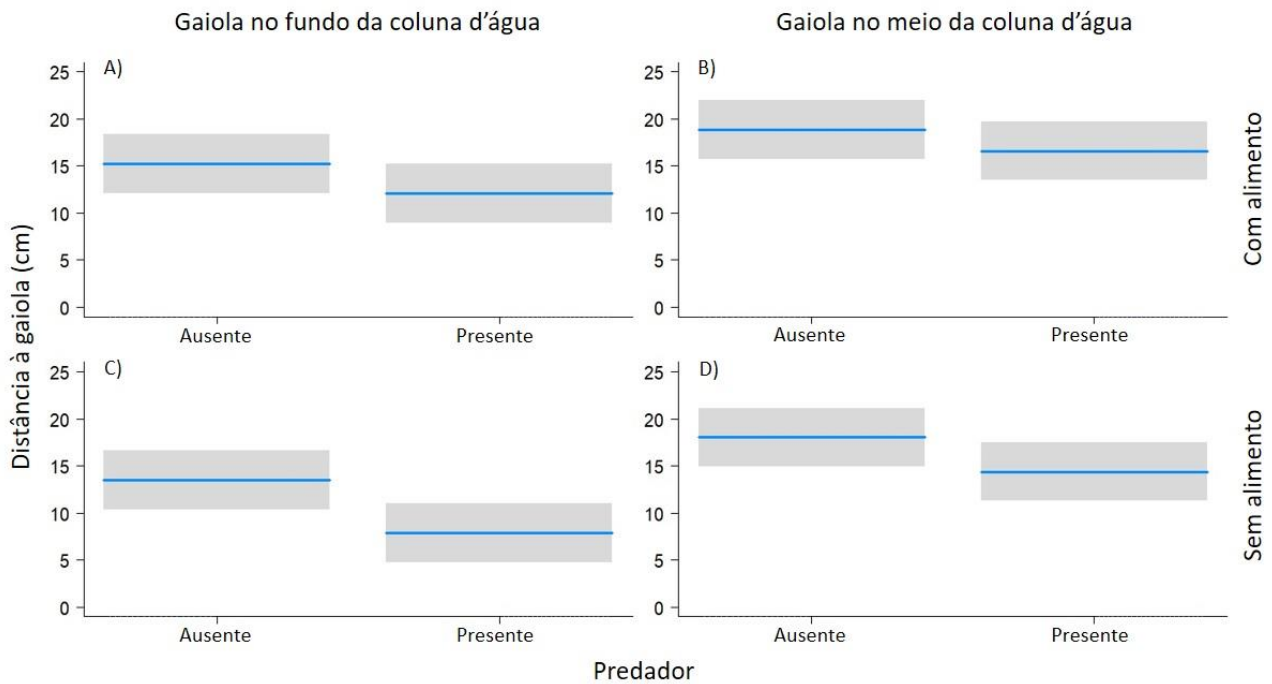


Figura 6. Uso do espaço por girinos de *P. nattereri*. Distância dos girinos à gaiola na presença e na ausência do predador quando esta estava posicionada (A) junto ao fundo com oferta de alimento; (B) no meio da coluna d'água com oferta de alimento; (C) junto ao fundo sem oferta de alimento; (D) no meio da coluna d'água sem oferta de alimento. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 6). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

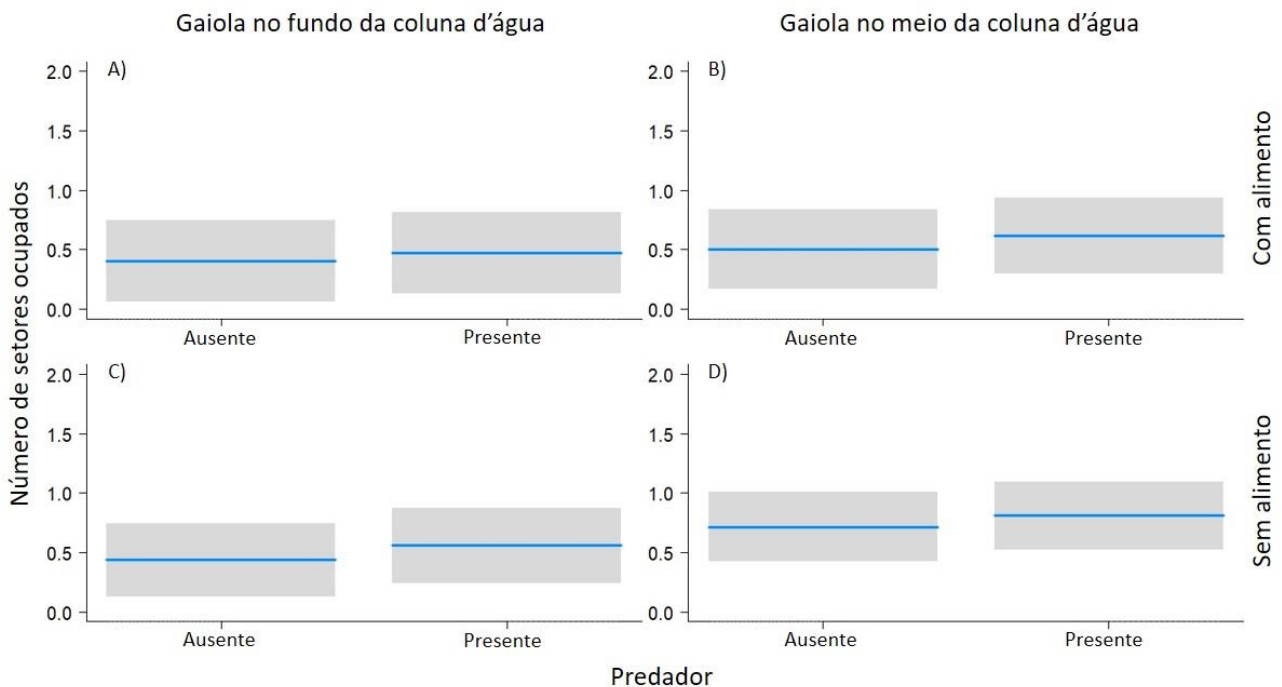


Figura 7. Atividade dos girinos de *P. nattereri*. Número de setores ocupados pelos girinos na presença e na ausência do predador quando a gaiola estava posicionada (A) junto ao fundo com oferta de alimento; (B) no meio da coluna d'água com oferta de alimento; (C) junto ao fundo sem oferta de alimento; (D) no meio da coluna d'água sem oferta de alimento. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 6). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

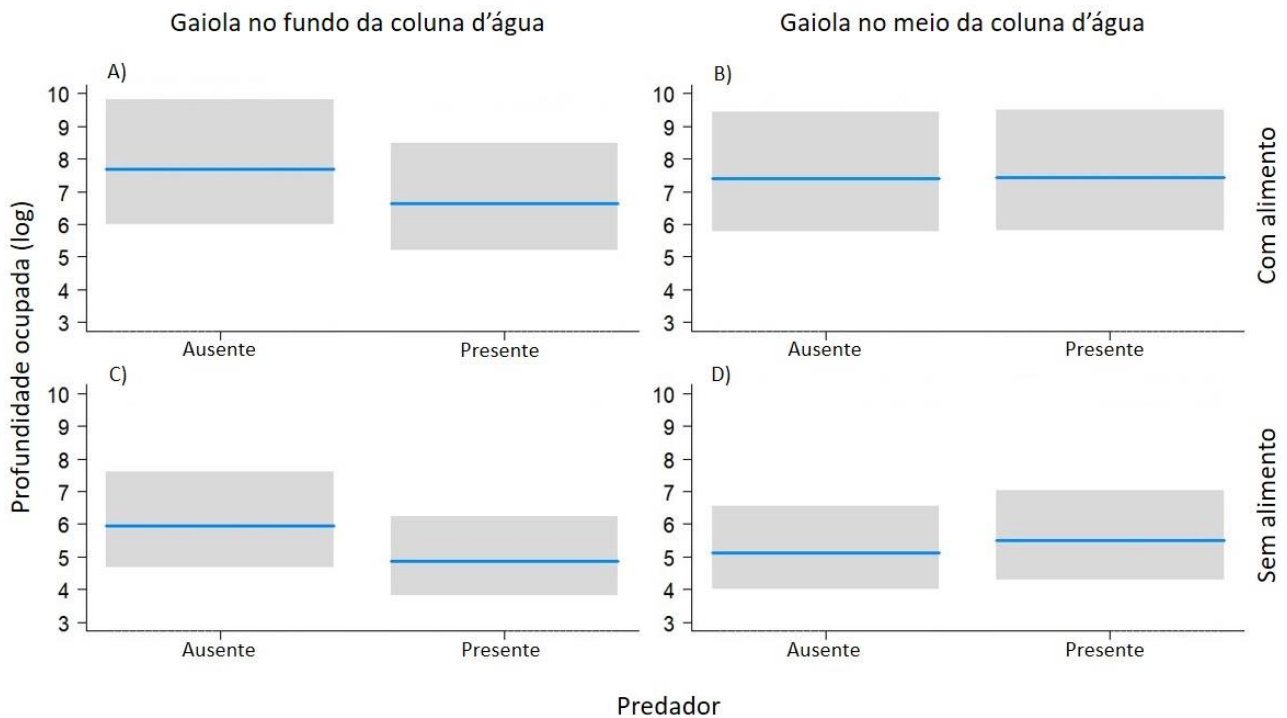


Figura 8. Uso da coluna d'água por girinos de *S. fuscovarius*. Profundidade ocupada pelos girinos na presença e na ausência do predador quando a gaiola estava posicionada (A) junto ao fundo com oferta de alimento; (B) no meio da coluna d'água com oferta de alimento; (C) junto ao fundo sem oferta de alimento; (D) no meio da coluna d'água sem oferta de alimento. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os dados de profundidade foram transformados utilizando uma função de ligação log. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 7). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

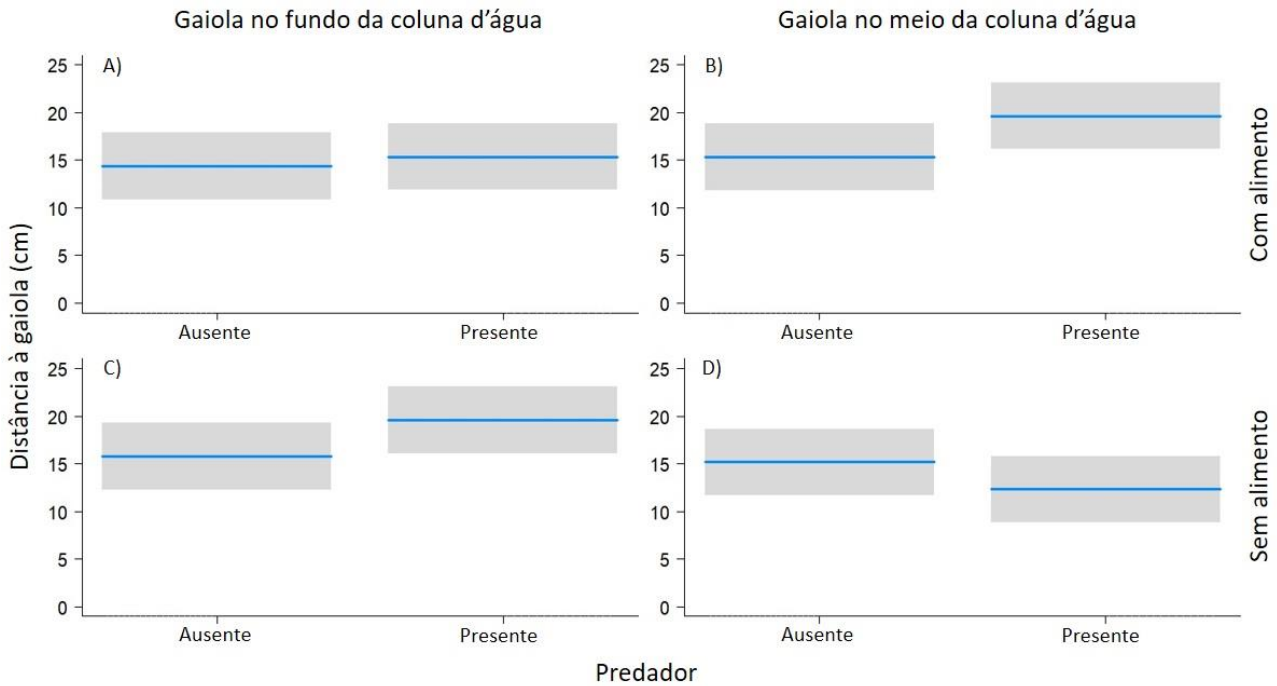


Figura 9. Uso do espaço por girinos de *S. fuscovarius*. Distância dos girinos à gaiola na presença e na ausência do predador quando esta estava posicionada (A) junto ao fundo com oferta de alimento; (B) no meio da coluna d'água com oferta de alimento; (C) junto ao fundo sem oferta de alimento; (D) no meio da coluna d'água sem oferta de alimento. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 7). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

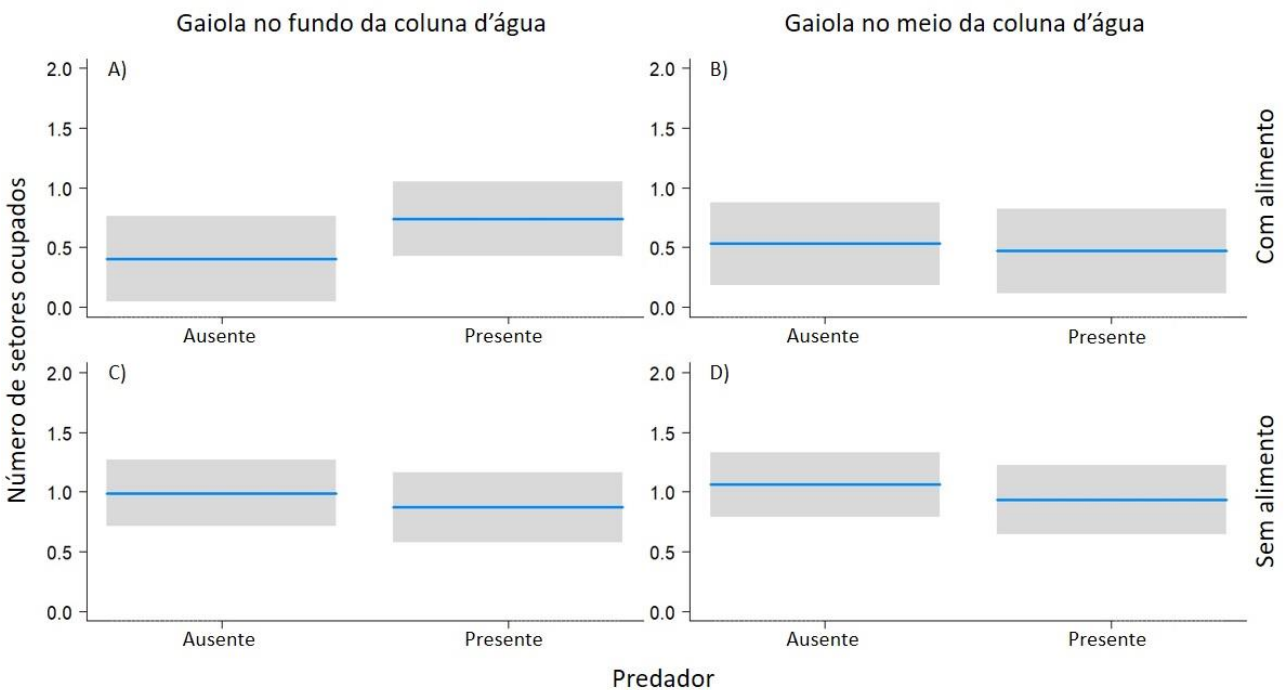


Figura 10. Atividade dos girinos de *S. fuscovarius*. Número de setores ocupados pelos girinos na presença e na ausência do predador quando a gaiola estava posicionada (A) junto ao fundo com oferta de alimento; (B) no meio da coluna d'água com oferta de alimento; (C) junto ao fundo sem oferta de alimento; (D) no meio da coluna d'água sem oferta de alimento. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 7). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

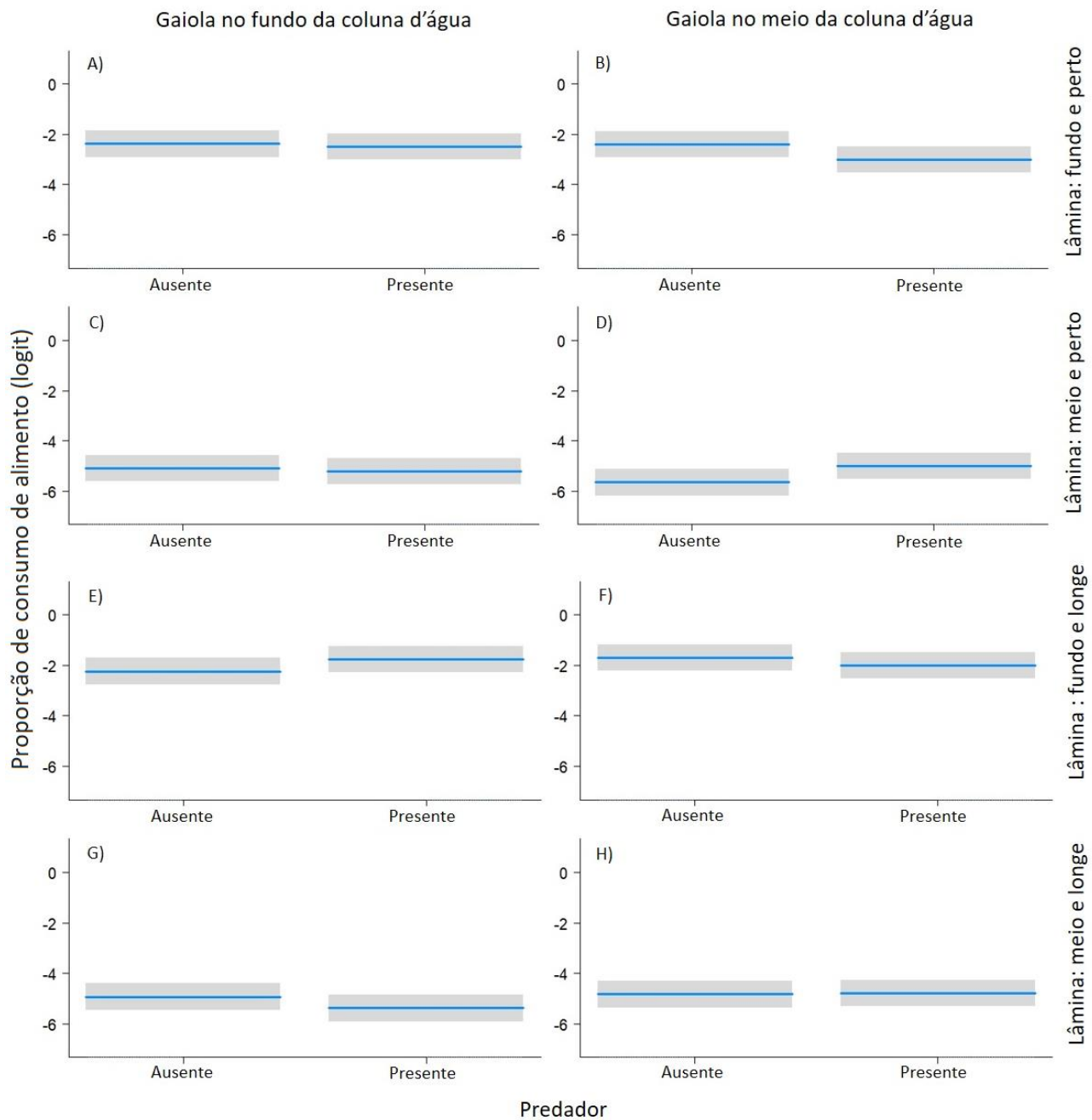


Figura 11. Seleção de profundidade de forrageamento (proporção de alimento consumido) dos girinos de *P. nattereri*. Consumo de alimento pelos girinos na presença e na ausência do predador quando a gaiola estava posicionada (A) junto ao fundo, com oferta de alimento próximo à gaiola e no fundo; (B) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento próximo à gaiola e no fundo; (C) junto ao fundo, com oferta de alimento próximo à gaiola e à meia-água; (D) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento próximo à gaiola e à meia-água; (E) junto ao fundo, com oferta de alimento distante da gaiola e no fundo; (F) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento distante da gaiola e no fundo; (G) junto ao fundo, com oferta de alimento distante da gaiola e à meia-água; (H) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento distante da gaiola e à meia-água. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os dados de consumo de alimento foram transformados utilizando a função logit. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 8). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

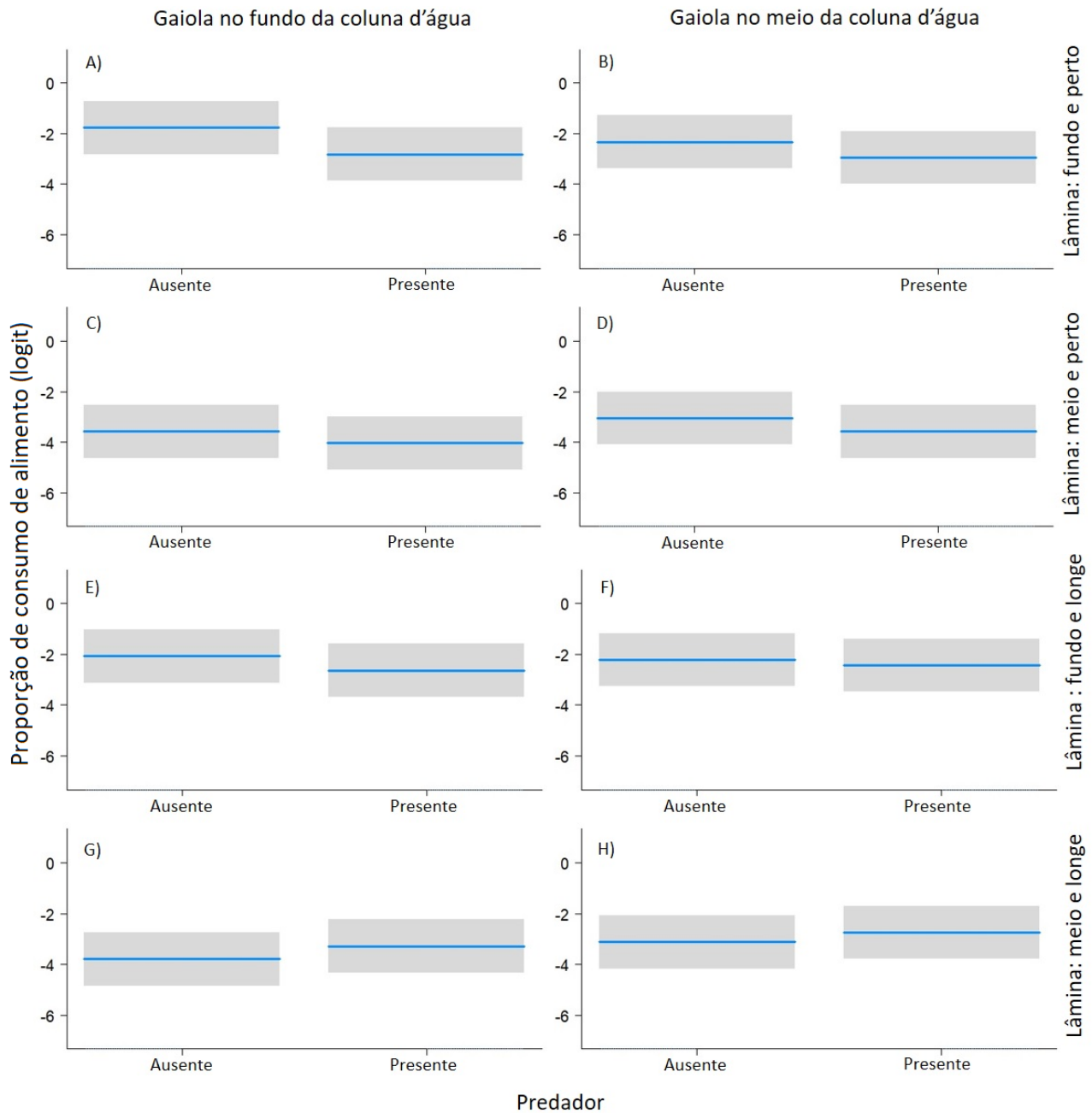


Figura 12. Seleção de profundidade de forrageamento (proporção de alimento consumido) dos girinos de *S. fuscovarius*. Consumo de alimento pelos girinos na presença e na ausência do predador quando a gaiola estava posicionada (A) junto ao fundo, com oferta de alimento próximo à gaiola e no fundo; (B) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento próximo à gaiola e no fundo; (C) junto ao fundo, com oferta de alimento próximo à gaiola e à meia-água; (D) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento próximo à gaiola e à meia-água; (E) junto ao fundo, com oferta de alimento distante da gaiola e no fundo; (F) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento distante da gaiola e no fundo; (G) junto ao fundo, com oferta de alimento distante da gaiola e à meia-água; (H) no meio da coluna d'água, com oferta de alimento distante da gaiola e à meia-água. A faixa cinza corresponde ao intervalo de confiança e a linha azul ao valor ajustado. Os dados de consumo de alimento foram transformados utilizando a função logit. Os gráficos foram produzidos com base no modelo com todas as interações entre as variáveis (ver Tabela 9). Os gráficos foram elaborados pela própria autora.

TABELAS

Tabela 1. Média e desvio padrão das variáveis resposta (distância e número de setores ocupados) de girinos de *P. nattereri* e *S. fuscovarius* para as condições: predador (ausência ou presença), profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) e alimento (ausência ou presença). PRED (presença do predador), FUND (gaiola junto ao fundo), MEIO (gaiola à meia-água), ALIM (presença de alimento) e SEM (ausência da variável explicativa).

Espécie	Réplicas	Condição	Distância	Número de setores ocupados
<i>P. nattereri</i>	20	PRED.FUND.ALIM	12,10 ± 8,90	1,60 ± 0,82
	20	SEM PRED.FUND.ALIM	15,19 ± 8,04	1,50 ± 1,00
	20	PRED.FUND.SEM ALIM	7,86 ± 8,93	1,75 ± 0,85
	20	SEM PRED.FUND.SEM ALIM	13,49 ± 8,46	1,55 ± 1,00
	20	PRED.MEIO.ALIM	16,57 ± 3,66	1,85 ± 1,14
	20	SEM PRED.MEIO.ALIM	18,83 ± 6,26	1,65 ± 0,93
	20	PRED.MEIO.SEM ALIM	14,39 ± 5,30	2,25 ± 1,25
	20	SEM PRED.MEIO.SEM ALIM	18,01 ± 5,53	2,05 ± 1,10
<i>S. fuscovarius</i>	20	PRED.FUND.ALIM	15,33 ± 8,67	2,10 ± 1,45
	20	SEM PRED.FUND.ALIM	14,34 ± 8,28	1,50 ± 0,89
	20	PRED.FUND.SEM ALIM	19,56 ± 7,68	2,40 ± 1,60
	20	SEM PRED.FUND.SEM ALIM	15,80 ± 9,90	2,70 ± 1,95
	20	PRED.MEIO.ALIM	19,60 ± 6,87	1,60 ± 1,14
	20	SEM PRED.MEIO.ALIM	15,29 ± 6,83	1,70 ± 1,08
	20	PRED.MEIO.SEM ALIM	12,31 ± 6,91	2,55 ± 1,76
	20	SEM PRED.MEIO.SEM ALIM	15,17 ± 8,08	2,90 ± 1,65

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 2. Número total de setores visitados em cada faixa de profundidade (linhas 1–9 demarcadas no aquário) nas condições em que os girinos de *P. nattereri* foram submetidos: predador (ausência ou presença), profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) e alimento (ausência ou presença). GFUND (gaiola junto ao fundo), GMEIO (gaiola à meia-água), SPRED (sem predador) e CPRED (com predador). ¹A faixa de profundidade está representada pela linha demarcada na parede do aquário (ver Fig.4) e a medida correspondente em centímetros.

Sem oferta de alimento				
Faixa de Profundidade ¹	GFUND.SPRED	GFUND.CPRED	GMEIO.SPRED	GMEIO.CPRED
1 (0–3 cm)	0	0	1	2
2 (3–6 cm)	0	0	0	0
3 (6–9 cm)	0	0	0	0
4 (9–12 cm)	0	0	2	9
5 (12–15 cm)	0	0	1	1
6 (15–18 cm)	0	0	0	0
7 (18–21 cm)	0	0	0	0
8 (21–24 cm)	16	12	0	3
9 (24–27 cm)	51	45	73	53
Com oferta de alimento				
	GFUND.SPRED	GFUND.CPRED	GMEIO.SPRED	GMEIO.CPRED
1 (0–3 cm)	0	0	0	0
2 (3–6 cm)	0	0	0	0
3 (6–9 cm)	0	0	0	0
4 (9–12 cm)	0	0	3	3
5 (12–15 cm)	0	1	0	1
6 (15–18 cm)	0	0	0	0
7 (18–21 cm)	0	0	0	0
8 (21–24 cm)	7	7	1	0
9 (24–27 cm)	40	34	39	44

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 3. Número total de setores visitados em cada faixa de profundidade (linhas 1–9 demarcadas no aquário) nas condições em que os girinos de *S. fuscovarius* foram submetidos: predador (ausência ou presença), profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água) e alimento (ausência ou presença). GFUND (gaiola junto ao fundo), GMEIO (gaiola à meia-água), SPRED (sem predador) e CPRED (com predador). ¹A faixa de profundidade está representada pela linha demarcada na parede do aquário (ver Fig.4) e a medida correspondente em centímetros.

Sem oferta de alimento				
Faixa de Profundidade ¹	GFUND.SPRED	GFUND.CPRED	GMEIO.SPRED	GMEIO.CPRED
1 (0–3 cm)	15	18	16	16
2 (3–6 cm)	3	3	3	0
3 (6–9 cm)	0	2	3	1
4 (9–12 cm)	2	0	9	6
5 (12–15 cm)	1	1	3	2
6 (15–18 cm)	3	4	6	5
7 (18–21 cm)	5	4	1	4
8 (21–24 cm)	16	11	8	9
9 (24–27 cm)	17	7	19	17
Com oferta de alimento				
	GFUND.SPRED	GFUND.CPRED	GMEIO.SPRED	GMEIO.CPRED
1 (0–3 cm)	2	5	5	4
2 (3–6 cm)	0	1	1	2
3 (6–9 cm)	1	2	2	1
4 (9–12 cm)	0	3	1	1
5 (12–15 cm)	4	9	3	3
6 (15–18 cm)	1	2	3	0
7 (18–21 cm)	2	8	2	3
8 (21–24 cm)	10	9	3	5
9 (24–27 cm)	14	9	16	16

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 4. Média e desvio padrão da variável resposta (consumo de alimento) dos girinos de *P. nattereri* para as condições: predador (ausência ou presença), profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água), profundidade (junto ao fundo ou à meia-água) e posição da oferta de alimento (próximo ou distante da gaiola). PRED (presença do predador), SEM PRED (ausência do predador), GFUND (gaiola junto ao fundo), GMEIO (gaiola à meia-água), AFUND (alimento junto ao fundo), AMEIO (alimento à meia-água), APROX (alimento próximo à gaiola), ADIST (alimento distante da gaiola).

Espécie	Condição	Consumo de alimento
<i>P. nattereri</i>	PRED.GFUND.AFUND.APROX	0,1025 ± 0,0902
	PRED.GFUND.AFUND.ADIST	0,2112 ± 0,1512
	PRED.GFUND.AMEIO.APROX	0,0115 ± 0,0218
	PRED.GFUND.AMEIO.ADIST	0,0057 ± 0,0046
	PRED.GMEIO.AFUND.APROX	0,1158 ± 0,1191
	PRED.GMEIO.AFUND.ADIST	0,1538 ± 0,1358
	PRED.GMEIO.AMEIO.APROX	0,0090 ± 0,0081
	PRED.GMEIO.AMEIO.ADIST	0,0167 ± 0,0232
	SEM PRED.GFUND.AFUND.APROX	0,1420 ± 0,1433
	SEM PRED.GFUND.AFUND.ADIST	0,1394 ± 0,1546
	SEM PRED.GFUND.AMEIO.APROX	0,0087 ± 0,0064
	SEM PRED.GFUND.AMEIO.ADIST	0,0145 ± 0,0172
	SEM PRED.GMEIO.AFUND.APROX	0,1153 ± 0,1058
	SEM PRED.GMEIO.AFUND.ADIST	0,2456 ± 0,2053
	SEM PRED.GMEIO.AMEIO.APROX	0,0053 ± 0,0046
	SEM PRED.GMEIO.AMEIO.ADIST	0,0137 ± 0,0248

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 5. Média e desvio padrão da variável resposta (consumo de alimento) dos girinos de *S. fuscovarius* para as condições: predador (ausência ou presença), profundidade da gaiola (junto ao fundo ou à meia-água), profundidade (junto ao fundo ou à meia-água) e posição da oferta de alimento (próximo ou distante da gaiola). PRED (presença do predador), SEM PRED (ausência do predador), GFUND (gaiola junto ao fundo), GMEIO (gaiola à meia-água), AFUND (alimento junto ao fundo), AMEIO (alimento à meia-água), APROX (alimento próximo à gaiola), ADIST (alimento distante da gaiola) correspondem as condições que os girinos foram submetidos.

Espécie	Condição	Consumo de alimento (%)
<i>S. fuscovarius</i>	PRED.GFUND.AFUND.APROX	0,1256 ± 0,1487
	PRED.GFUND.AFUND.ADIST	0,1523 ± 0,1976
	PRED.GFUND.AMEIO.APROX	0,0472 ± 0,0777
	PRED.GFUND.AMEIO.ADIST	0,0929 ± 0,1214
	PRED.GMEIO.AFUND.APROX	0,0881 ± 0,1107
	PRED.GMEIO.AFUND.ADIST	0,1468 ± 0,1521
	PRED.GMEIO.AMEIO.APROX	0,0567 ± 0,0976
	PRED.GMEIO.AMEIO.ADIST	0,1073 ± 0,1270
	SEM PRED.GFUND.AFUND.APROX	0,2390 ± 0,2530
	SEM PRED.GFUND.AFUND.ADIST	0,1983 ± 0,2150
	SEM PRED.GFUND.AMEIO.APROX	0,0603 ± 0,0915
	SEM PRED.GFUND.AMEIO.ADIST	0,0514 ± 0,1063
	SEM PRED.GMEIO.AFUND.APROX	0,1758 ± 0,1881
	SEM PRED.GMEIO.AFUND.ADIST	0,1682 ± 0,1682
	SEM PRED.GMEIO.AMEIO.APROX	0,1029 ± 0,1241
	SEM PRED.GMEIO.AMEIO.ADIST	0,1109 ± 0,1021

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 6. Resultados da seleção de modelos avaliando a influência da presença do predador (P), profundidade da gaiola (G) e presença de alimento (A) no uso da coluna d'água (profundidade ocupada), no uso do espaço (distância à gaiola) e na atividade (número de setores ocupados) por girinos bentônicos (*P. nattereri*). Os símbolos (:) e (+) indicam, respectivamente, a interação entre as variáveis e a presença da variável no modelo. AICc: Critério de Informação de Akaike Corrigido para pequenas bases de dados; Delta: diferença entre o valor de AICc em relação ao melhor modelo (i.e., ao modelo com menor AICc). Somente os modelos com delta menor que dois foram apresentados.

Modelos	A	G	P	A:G	A:P	G:P	AICc	Delta
Profundidade								
3		+					366,4	0,00
1							367,7	1,35
7		+	+				368,2	1,88
Distância								
8	+	+	+				1088,4	0,00
24	+	+	+		+		1089,8	1,41
16	+	+	+	+			1090,1	1,75
40	+	+	+			+	1090,1	1,77
7		+	+				1090,2	1,87
Setores								
3		+					471,4	0,00
1							472,0	0,66
4	+	+					472,1	0,72
2	+						472,7	1,36
7		+	+				472,8	1,44

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 7. Resultados da seleção de modelos avaliando a influência da presença do predador (P), profundidade da gaiola (G) e presença de alimento (A) no uso da coluna d'água (profundidade ocupada), no uso do espaço (distância à gaiola) e na atividade (número de setores ocupados) por girinos nectônicos (*S. fuscovarius*). Os símbolos (:) e (+) indicam, respectivamente, a interação entre as variáveis e a presença da variável no modelo. AICc: Critério de Informação de Akaike Corrigido para pequenas bases de dados; Delta: diferença entre o valor de AICc em relação ao melhor modelo (i.e., ao modelo com menor AICc). Somente os modelos com delta menor que dois foram apresentados. O modelo mais parcimonioso está destacado em negrito.

Modelos	A	G	P	A:G	A:P	AICc	Delta
Profundidade							
2	+					831,3	0,00
6	+		+			832,8	1,56
Distância							
12	+	+		+		1129,2	0,00
1						1129,8	0,64
16	+	+	+	+		1129,9	0,65
5			+			1130,5	1,27
Setores							
2	+					548,3	0,00
6	+		+			550,4	2,11
4	+	+				550,4	2,13
22	+		+		+	551,0	2,76
1						551,6	3,32

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 8. Resultados da seleção de modelos avaliando a influência da presença do predador (P), profundidade da gaiola (G), profundidade da lâmina com alimento (L) e posição da lâmina com alimento (D) no forrageamento (proporção de alimento consumido) de girinos bentônicos (*P. nattereri*). Os símbolos (:) e (+) indicam, respectivamente, a interação entre as variáveis e a presença da variável no modelo. AICc: Critério de Informação de Akaike Corrigido para pequenas bases de dados; Delta: diferença entre o valor de AICc em relação ao melhor modelo (i.e., ao modelo com menor AICc). Somente os modelos com delta menor que dois foram apresentados.

Modelos	D	G	L	D:G	D:L	AICc	Delta
38	+		+		+	1044,5	0,00
6	+		+			1044,7	0,17
168	+	+	+	+	+	1045,4	0,86
136	+	+	+	+		1045,5	1,03

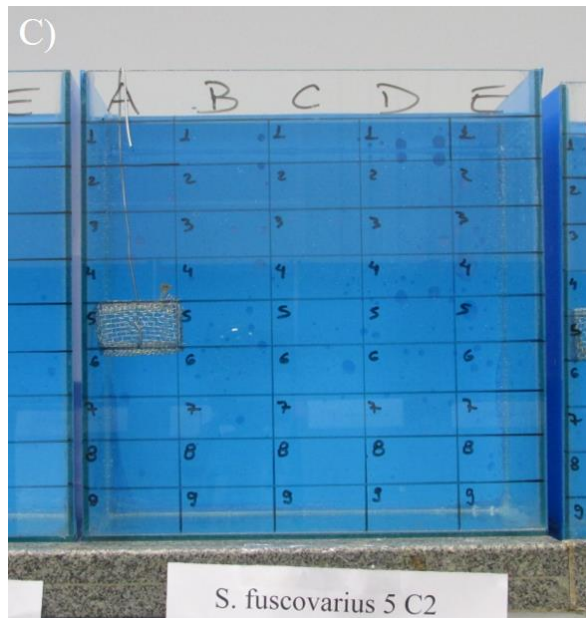
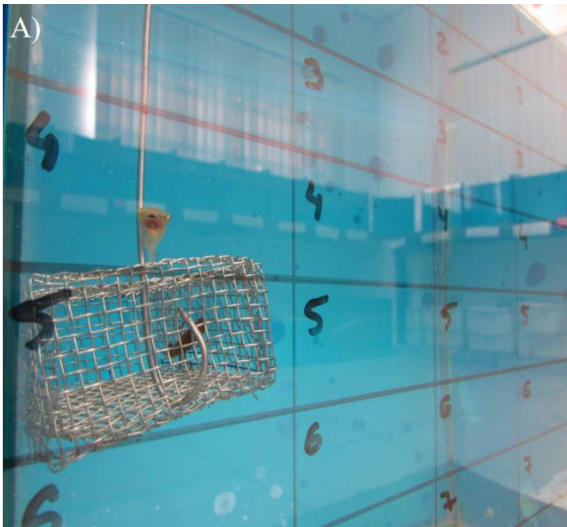
As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

Tabela 9. Resultados da seleção de modelos avaliando a influência da presença do predador (P), profundidade da gaiola (G), profundidade da lâmina com alimento (L) e posição da lâmina com alimento (D) no forrageamento (proporção de alimento consumido) de girinos neotônicos (*S. fuscovarius*). Os símbolos (:) e (+) indicam, respectivamente, a interação entre as variáveis e a presença da variável no modelo. AICc: Critério de Informação de Akaike Corrigido para pequenas bases de dados; Delta: diferença entre o valor de AICc em relação ao melhor modelo (i.e., ao modelo com menor AICc). Somente os modelos com delta menor que dois foram apresentados.

Modelos	D	G	L	P	D:G	D:L	D:P	G:L	G:P	L:P	AICc	Delta
608	+	+	+	+			+	+		+	1218,3	0,00
544	+	+	+	+			+	+			1219,0	0,68
590	+		+	+			+			+	1219,4	1,09
92		+	+	+				+		+	1219,7	1,32
736	+	+	+	+	+		+	+		+	1220,0	1,65
526	+		+	+			+				1220,1	1,74
96	+	+	+	+				+		+	1220,1	1,81
640	+	+	+	+		+	+	+		+	1220,2	1,82
592	+	+	+	+			+			+	1220,3	1,97
28		+	+	+				+			1220,3	1,98
864	+	+	+	+			+	+	+	+	1220,3	1,99

As tabelas foram elaboradas pela própria autora.

APÊNDICE



Apêndice A. Girinos nectônicos de *S. fuscovarius* utilizando a gaiola como apoio, independente da presença do predador. A) e B) girinos nectônicos utilizando a gaiola como apoio na presença do predador; C) girino nectônico utilizando a gaiola como apoio na ausência do predador. As imagens foram fornecidas pela própria autora.