

**ECOLOGIA DE COMUNIDADE DE
GIRINOS ÀS MARGENS DO RIO
TAPAJÓS EM UMA REGIÃO DE SAVANA
AMAZÔNICA**

este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Claudia de Azevedo Ramos
e aprovada pela Comissão Julgadora.

15/12/95
Paulo Roberto de Azevedo

Tese de Doutorado apresentada
a Pós-graduação em Ecologia da
Universidade Estadual de
Campinas como requisito
parcial para a obtenção do
grau de Doutor em Ecologia.

Orientador: Dr. William E.
Magnusson

CLAUDIA AZEVEDO-RAMOS

1995



DE	00
AMADA :	UNICAMP
	Az25E
Ex.	
BC/	27039
	667/96
	D X
	R\$ 11,00
	2003/96
D	

CM-00085299-4

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP**

Az25e

Azevedo-Ramos, Cláudia

**Ecologia de comunidade de girinos às margens do rio
Tapajós em uma região de savana amazônica / Cláudia
Azevedo-Ramos. - - Campinas, SP : [s.n.], 1995.**

**Orientador : Willam Ernest Magnusson.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Biologia.**

1. Girino. 2. Predação (Biologia). 3. Amazônia.
4. Cerrados. 5. Ecologia. I. Magnusson, Willam Ernest.
- II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
- III. Título.

CLÁUDIA AZEVEDO-RAMOS

1995



Campinas,

BANCA EXAMINADORA:

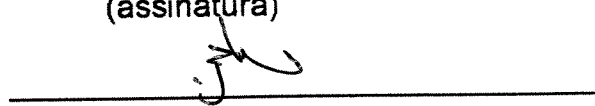
TITULARES:

 Prof. Dr. William E. Magnusson (Orientador)



(assinatura)

Prof. Dr. Augusto Abe



(assinatura)

Prof. Dr. Célio Haddad



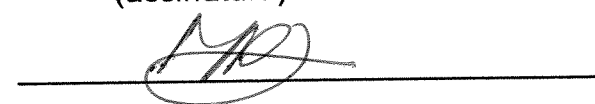
(assinatura)

Prof. Dr. Ivan Sazima



(assinatura)

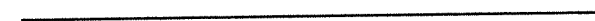
Prof. Dr. Miguel Petrere Jr.



(assinatura)

SUPLENTES:

Prof. Dr. João Vasconcelos Neto



(assinatura)

Prof. Dr. Paulo S. Oliveira



(assinatura)

APROVADA

À PAULO, LUCAS e THEO.

AGRADECIMENTOS:

À Paulo Roberto Moutinho, que me apoiou em todas as etapas desta tese, comemorando junto nas boas fases e sendo paciente e tolerante nas ruins, compreendendo as ausências em virtude das inúmeras idas ao campo e, sobretudo, demonstrando seu carinho nas horas em que mais precisei. À Lucas Moutinho, meu filho, que embora sofrendo com minhas ausências mensais, sempre foi muito compreensivo e incentivador (ao seu modo especial) do meu trabalho. Aos dois, o meu mais especial agradecimento.

À Peter Bayliss e Ulisses Galatti, meus eternos companheiros de campo e de frutíferas discussões, os quais acompanharam de perto todas as fases deste trabalho, sugerindo, criticando e lendo vários rascunhos do manuscrito. Nossa convivência ao longo desses anos resultou em, além de boas colaborações profissionais, uma grande e sincera amizade.

À Bill Magnusson, meu orientador de tese, o qual contribuiu muito na análise dos dados e revisão do manuscrito. Paralelamente, Bill sempre foi uma fonte de idéias polêmicas e/ou inspiradoras, as quais concordando ou não com elas, sempre foram fontes ricas para análises críticas e ajudaram a desenvolver meu pensamento científico.

À Verônica Oliveira e Nilcevan Coelho, os quais me ajudaram

nas coletas de campo e triagem de laboratório, demonstrando muito profissionalismo e competência, além de tornarem os períodos rotineiros e cansativos, em horas bastante agradáveis.

À Juci, Laudeco e seus filhos, Wiliames, Elton, Leila e Larissa, moradores de Alter do Chão, que me acolheram em sua família e os quais me ensinaram, na prática, que para ser feliz e ter uma forma sempre "para cima" de encarar a vida não é preciso ter muito. As crianças me ajudaram várias vezes na coleta de girinos ou trouxeram espécies raras para mim.

Aos moradores naturais de Alter do Chão, bem como aos eventuais (muito numerosos para serem citados nominalmente), que me receberam sempre muito bem e contribuíram para inúmeras horas agradáveis antes e após o trabalho de campo.

À Megumi Yamakoshi e Jessi pelo apoio na aquisição de material científico e a incansável ajuda em diversas fases do projeto.

À equipe do projeto Bufo na Venezuela, a qual dividiu seu conhecimento e participou de inúmeras discussões com a equipe brasileira.

À Hugo Mesquita, Janzen Zuanon (INPA) e a Nelson Ferreira Junior (UFRJ) pela identificação das espécies de náíades de

Odonata, de peixes, e de larvas de Coleopter, respectivamente.

À Ronaldo Barthem e Cristina Espósito, pela amizade e grande apoio nesses anos morando em Belém, muitas vezes me substituindo quando a atividade profissional impedia o cuidado parental. Ronaldo possibilitou minha bolsa de Desenvolvimento Regional pelo Museu Goeldi nos primeiros anos, tornando realidade meu desejo de trabalhar na Amazônia.

À minha família que nunca mediu esforços para me encorajar na minha opção profissional.

Aos pesquisadores, alunos e funcionários do Museu P. E. Goeldi, Departamento de Ecologia do INPA e do Departamento de Psicologia Experimental da UFPa, pelo apoio e assistência recebida. A Superintendência de Desenvolvimento da Amazônia (SUDAM), em nome do Sr. Francisco Guerra, pelo empréstimo da base de pesquisa de Alter do Chão ao INPA durante os anos de estudo.

Este trabalho contou com o apoio financeiro do CNPq, através de Bolsa de Doutorado e de Desenvolvimento Regional, e do Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO), Austrália, através do projeto "Bufo marinus na América Latina". Agradeço especialmente a Brian Green (CSIRO) pelo seu apoio irrestrito a equipe brasileira até o término do projeto.

RESUMO DA TESE:

A maioria dos estudos envolvendo comunidades de Anuros baseiam-se na fase de vida adulta do seu ciclo de vida e enfatizam a região temperada. Consequentemente, ainda existe muita controvérsia com relação a importância relativa dos fatores responsáveis pela organização das comunidades de girinos e de como eles variam com relação a áreas distintas do globo. Na região tropical, especialmente na Amazônia, os poucos estudos sobre composição e estrutura de comunidade de girinos focalizaram as áreas de floresta primária. Este é o primeiro trabalho a estudar comunidades de girinos em uma savana Amazônica.

Vários fatores, como diferenças físico-químicas da água, predação e competição, têm sido apontados como estruturadores de comunidades de girinos. No entanto, poucos trabalhos estudaram o efeito multivariado desses fatores sobre a distribuição das espécies no ambiente natural. Neste trabalho, eu correlacionei a importância relativa do ambiente físico-químico e de predadores com a distribuição e composição de espécies de girinos em uma área de savana as margens do Rio Tapajós, no estado do Pará. Eu investiguei, ainda, quais as estratégias antipredatórias (palatabilidade, movimento, velocidade de escape e habilidade em detectar química ou visualmente um predador) que possibilitam a coexistência entre presa e predador.

Quarenta corpos d'água foram amostrados ao longo de três estações de chuva e duas de seca, entre setembro de 1991 e abril de 1994. As amostragens de girinos e predadores foram realizadas com uma caixa amostral ao longo de um transecto. As espécies de girinos e predadores dentro da caixa foram contados e identificados, permitindo uma estimativa da densidade média de indivíduos por área por corpo d'água. Várias características físico-químicas de cada habitat foram registradas. O padrão fenológico, espacial e de simpatria entre as espécies foi determinado. A distribuição das espécies de girinos foi relacionada com os fatores abióticos e predadores através de uma análise multivariada. As treze espécies de girinos encontradas na área de estudo apresentaram sobreposição temporal, porém com segregação espacial. Os fatores físico-químicos não foram relacionados com a distribuição das espécies de girinos. A predação teve efeito significativo na estruturação da assembléia de girinos, mas não na determinação da riqueza entre habitats. Estes resultados indicam que a vulnerabilidade de uma espécie de girino a um predador específico de um habitat determina o padrão de distribuição observado. Portanto, para determinar os mecanismos que determinam a coexistência entre presas e predadores, as estratégias de defesa das espécies de girinos foram verificadas experimentalmente e correlacionadas com a sua distribuição na natureza. Espécies impalatáveis a peixes foram palatáveis a invertebrados. A sobrevivência média das espécies determinada em testes de laboratório foi significativamente

relacionada a distribuição de predadores nos corpos d'água. Nenhuma das espécies de girinos testadas apresentou habilidade em detectar química ou visualmente um predador, embora apresentassem comportamentos distintos e inerentes a cada espécie. Espécies impalatáveis a peixes apresentaram maior mobilidade do que espécies palatáveis e, em geral, o movimento foi inversamente relacionado a velocidade de escape. Assim, habitats com predadores vertebrados foram caracterizados por possuírem principalmente espécies de girinos de comportamento conspicuo e tóxicas, enquanto habitats com maior abundância de predadores invertebrados apresentaram espécies de pouco movimento, mas com rápida velocidade de escape. Os resultados indicam que tanto predadores vertebrados quanto invertebrados podem potencialmente limitar a distribuição ou alterar a abundância relativa das espécies de girinos desta área através da predação diferencial. No entanto, os predadores parecem ter maior efeito no aumento da diversidade beta (entre habitats) do que na diversidade alfa (intra habitat), uma vez que possuíram efeito significativo sobre a composição, mas não sobre a riqueza de espécies de girinos.

ESTRUTURA DA TESE:

No Capítulo 1, eu revisei o conhecimento atual sobre ecologia de comunidades de girinos, fornecendo ao leitor as bases necessárias para entender as questões e discussões dos capítulos subsequentes. Apresento, ainda, os objetivos gerais da tese e uma descrição geral da área de estudo.

No Capítulo 2, eu descrevi a comunidade de girinos de Alter do Chão baseado na sua composição e nas suas características demográficas, fenológicas e de distribuição, bem como analisei quais os fatores abióticos e bióticos que podem afetar a distribuição de espécies de girinos na área de estudo.

No Capítulo 3 e 4, eu verifiquei experimentalmente algumas das estratégias antipredatórias que poderiam potencialmente permitir a convivência presa-predador. Assim, no Capítulo 3, a vulnerabilidade das seis espécies de girinos mais comuns na área de estudo a predadores vertebrados e invertebrados foi determinada e, em seguida, correlacionada com a distribuição dos girinos e predadores nos corpos d'água. No Capítulo 4, comportamentos como velocidade de escape e movimento dos girinos, associado a capacidade de detectar química e visualmente um predador foram avaliados para se entender o padrão de distribuição dos girinos na área de estudo.

O Capítulo 5 sintetiza os principais resultados e conclusões deste trabalho.

CONTEÚDO:

AGRADECIMENTOS	i
RESUMO	iv
ESTRUTURA DA TESE	vii

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO GERAL

I - O ESTUDO EM ECOLOGIA DE COMUNIDADES	1
II - OBJETIVOS GERAIS	3
III - ECOLOGIA DE COMUNIDADES DE GIRINOS ANUROS: ESTADO ATUAL	4
IV - AREA DE ESTUDO	9
1 - Clima, Vegetação e Rios da Amazônia	9
2 - Área de Coleta	11

CAPÍTULO II

FATORES LIMITANTES NA
DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DE GIRINOS EM UMA SAVANA AMAZÔNICA

RESUMO	14
I - INTRODUÇÃO	15
II - MATERIAL E MÉTODOS	18
1 - Características dos corpos d'água	18
2 - Amostragem da comunidade de girinos e predadores	20
3 - Desvios do método de amostragem	22
4 - Análise estatística	23
4.1 - Relação entre as variáveis do meio e a distribuição dos girinos	24
4.1.1 - Métodos de ordenação	25
4.1.2 - Associações entre girinos	26
4.1.3 - Associações entre predadores	26
4.1.4 - Associações entre as variáveis bióticas e abióticas	27
III - RESULTADOS	28
1 - Características dos corpos d'água	28
2 - Distribuição espacial das espécies de girinos	31
3 - Distribuição temporal das espécies de girinos	31
4 - Simpatria entre espécies de girinos e predadores	35
5 - Relação entre as variáveis do meio e a distribuição dos	

	x
girinos _____	38
5.1 - Fatores abióticos _____	38
5.2 - Associações entre girinos e entre predadores _____	38
5.3 - Associações entre as variáveis bióticas e abióticas ____	41
 IV - DISCUSSÃO _____	 46
 1 - Diversidade em escala regional _____	 46
 2 - Diversidade local _____	 47
2.1 - Distribuição espacial dos girinos _____	47
2.2 - Distribuição temporal dos girinos _____	48
2.3 - Simpatria entre as espécies _____	49
 3 - Relação entre as variáveis do meio e a distribuição dos girinos _____	 50

CAPÍTULO III

ESTRATÉGIAS ANTIPREDATÓRIAS EM LARVAS DE ANUROS: I -

VULNERABILIDADE DA PRESA E A DISTRIBUIÇÃO DE PRESAS E PREDADORES
NO AMBIENTE NATURAL.

RESUMO _____	54
I - INTRODUÇÃO _____	55
II - MATERIAIS E MÉTODOS _____	58
1 - Metodologia comum aos experimentos de vulnerabilidade ____	58
2 - Diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade da presa ____	61
3 - Vulnerabilidade relativa _____	62
4 - Vulnerabilidade de girinos e a distribuição de presas e predadores no ambiente natural _____	64
III - RESULTADOS _____	67
1 - Diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade da presa ____	67
2 - Vulnerabilidade relativa _____	72
3 - Comparação entre os dois tipos de testes de vulnerabilidade _____	76
4 - Vulnerabilidade de girinos e a distribuição de presas e predadores no ambiente natural _____	78
IV - DISCUSSÃO _____	80

	xii
1 - Vulnerabilidade das espécies de anuros _____	80
2 - Relação entre os testes de vulnerabilidade _____	86
3 - Vulnerabilidade de girinos e a distribuição de presas e predadores no ambiente natural _____	88

CAPÍTULO IV

ESTRATÉGIAS ANTIPREDATÓRIAS EM LARVAS DE ANUROS: II - EFEITO DO COMPORTAMENTO NA SOBREVIVÊNCIA E DISTRIBUIÇÃO DE GIRINOS EM UMA SAVANA AMAZÔNICA.

RESUMO _____	90
I - INTRODUÇÃO _____	92
II - MATERIAL E MÉTODOS _____	96
1 - Amostragem dos girinos e predadores no ambiente natural-	96
2 - Desenhos experimentais _____	97
2.1 - Percepção da química do predador _____	97
2.2 - Percepção visual do predador _____	100
2.3 - Velocidade de escape _____	101
2.4 - Vulnerabilidade a predação _____	102
3 - Análise estatística _____	103

	xiii
3.1 - Percepção química e visual do predador _____	103
3.2 - Velocidade de escape _____	103
3.3 - Comportamento e sobrevivência dos girinos no laboratório e ambiente natural _____	104
III - RESULTADOS _____	104
1 - Percepção da química do predador _____	104
2 - Percepção visual do predador _____	105
3 - Velocidade de escape _____	108
4 - Comportamento e sobrevivência dos girinos no laboratório e ambiente natural _____	113
IV - DISCUSSÃO _____	116

CAPÍTULO V

CONCLUSÕES GERAIS

I - PRINCIPAIS RESULTADOS E CONCLUSÕES _____	123
II - LITERATURA CITADA _____	127

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO GERAL

I - O ESTUDO EM ECOLOGIA DE COMUNIDADES:

Um conceito geral para comunidades poderia ser "um grupo de organismos compreendidos por sua organização ou por sua ocupação em uma localidade" (Southwood, 1987). A comunidade pode ser ainda subdividida em assembléias, que representam grupo de organismos de um mesmo taxon em um habitat com interações entre eles (Brown, 1987). No entanto, ao final de sua revisão sobre o conceito e a natureza das comunidades, Southwood termina suas colocações com a questão: "afinal, qual é nosso conceito?". Isto se deve ao fato de que os ecólogos ainda diferem com relação aos processos que definem e estruturam as comunidades. No início da década de 60, existiam duas correntes de pensamentos que divergiam quanto ao modo como as comunidades estavam organizadas, e estas divergências perduram até hoje. Uma delas acredita em uma reunião ao acaso de espécies em uma área com condições ambientais mais propícias a elas do que a outras espécies (Beals, 1960). A segunda corrente acredita em entidades auto-organizadas, com estrutura resultante da interação, em geral, competitiva, entre as espécies (MacArthur, 1958; Lack, 1971).

Como a ecologia de comunidades ainda não possui um corpo de conceitos bem aceitos, existe a necessidade de tentar resumir

algumas propriedades do sistema (Pianka, 1991). Na busca de padrões descritivos e de reconhecimento, o estudo de comunidades tem se baseado em três fatores básicos: diversidade (riqueza e abundância), estrutura trófica e estabilidade (Southwood, 1987). Três níveis de interação podem ainda ser visualizadas em uma comunidade: vertical (predação, parasitismo, herbivoria), horizontal (competição) e diagonal (mutualismo). Devido a complexidade das comunidades, os pesquisadores tem preferido focar sub-partes deste sistema e, em geral, considerar as espécies par a par. Muitas vezes o enfoque ou a análise dos dados podem refletir os preconceitos do pesquisador com relação a corrente de pensamento que lhe parece mais atraente e prejudicar sua real contribuição teórica (Conner & Simberloff, 1979). Um outro problema relacionado a este reducionismo é que importantes características da estruturação e organização da comunidade podem ser subestimadas.

Na verdade, o estudo de ecologia de comunidades necessita de uma discussão menos didática e mais realística. A complexidade e multidimensionalidade do tema tem dificultado o delineamento de padrões (Brown, 1987; Southwood, 1987; Pianka, 1991). Os conceitos desta disciplina ainda são falhos e incipientes, embora não tenham impedido os progressos de estudos de alguns sistemas (e.g. Paine, 1974; Lubchenco, 1978).

A escala do estudo também é importante, pois os mecanismos

que determinam a diversidade e a organização funcional da comunidade podem ser entendidos e estudados de forma diferente se olhados meso ou macrometricamente. A composição das espécies é influenciada tanto por processos evolutivos quanto ecológicos e estes devem ser levados em consideração quando na procura de respostas proximais ou últimas. Atualmente um enfoque mais holístico tem sido recomendado por alguns autores (Brown, 1987; Pianka, 1991), no sentido de ampliar os conceitos relacionados a ecologia de comunidades e fornecer uma maior contribuição ao seu entendimento. Segundo Pianka (1991), no estado atual do estudo de comunidades, um enfoque mais aberto e diversificado é preferido a um mais restrito a conceitos e palavras, e esse enfoque foi seguido neste trabalho. Assim, o estudo dos efeitos de fatores múltiplos sobre a estruturação de comunidades naturais seria potencialmente mais promissor do que estudos unifatoriais. Este enfoque tem se mostrado promissor para algumas comunidades, como em sistemas marinhos (Paine, 1974; Lubchenco, 1978), roedores do deserto (Brown, 1981) e anfíbios (Morin, 1983; Wilbur, 1987).

II - OBJETIVOS GERAIS:

Neste trabalho, eu investiguei os possíveis fatores que limitam a distribuição de girinos anuros em uma savana Amazônica, as margens do rio Tapajós, abordando principalmente aspectos do seu ambiente físico e predadores. A fenologia das espécies de girinos e predadores, bem como suas densidades relativas também

foram abordadas. Investiguei ainda os mecanismos antipredatórios que possibilitam a convivência entre presa e predador, relacionando a palatabilidade, movimento, velocidade de escape e habilidade em detectar química e visualmente um predador com a distribuição das espécies de girinos no ambiente natural.

Ao longo deste trabalho, o termo "comunidade" foi empregado no sentido de abranger as espécies de girinos presentes em uma determinada localidade, enquanto o termo "assembléia" foi empregado para designar as espécies presentes em um corpo d'água.

III - ECOLOGIA DE COMUNIDADES DE GIRINOS ANUROS: ESTADO ATUAL.

A maioria dos estudos envolvendo comunidades de anuros tropicais focalizam a fase adulta do seu ciclo de vida (Crump, 1971, 1974; Duellman, 1978; Inger & Colwell, 1977; Toft e Duellman, 1979; Toft, 1982; Zimmerman & Rodrigues, 1990). No entanto, atualmente existe um crescente interesse na fase de vida aquática desses animais, uma vez que corresponde a fase mais vulnerável do ciclo de vida e, portanto, com maior taxa de mortalidade. Com excessão do fato de não se reproduzirem, os girinos podem ser considerados como entidades independentes, com características ecológicas e comportamentais próprias. Recentemente, Alford (1995), sugeriu que girinos têm provado ser um modelo de sistema útil na investigação de vários aspectos

populacionais e de ecologia de comunidades. No entanto, segundo o mesmo autor, o estudo de ecologia de comunidades de girinos ainda requer um profundo conhecimento de alguns fatores essenciais, como escolha do habitat, fenologia de competidores e predadores, densidades de girinos e predadores, disponibilidade de recursos, taxa de alimentação e conhecimento da história prévia do habitat.

Poucos estudos descrevem a composição de assembléias de espécies de girinos no seu ambiente natural (e.g. Savage, 1952; Heyer, 1973, 1974, 1976; Turnipseed and Altig, 1975; Alford, 1986; Loschenkohl, 1986; Diaz-Paniagua, 1987; Hero, 1990; Gascon, 1991; Magnusson & Hero, 1991). A maioria deles descreve a comunidade baseado na repartição de recursos alimentar, espacial ou temporal em habitats temporários. A composição e estratégias adaptativas de espécies de girinos em rios ainda é pouco investigada (e.g. Inger, 1969; Odendaal et al. 1982; Inger et al. 1986; Gascon, 1991).

Ainda existe muita controvérsia com relação a importância relativa dos fatores que organizam as comunidades de girinos. Naturalmente, a distribuição das espécies de girinos refletem a distribuição e escolha dos sítios de oviposição pelos adultos. No entanto, a sobrevivência e permanência dos girinos naquele sítio está correlacionada com sua resistência aos fatores físico-químicos do meio e suas habilidades antipredatórias e competitivas.

Vários estudos descrevem o efeito de características abióticas do ambiente, principalmente temperatura, oxigênio dissolvido e pH, sobre a sobrevivência e crescimento de espécies de anuros (Freda & Dunson, 1985; Floyd, 1985; Harvey & Semilitsch, 1988) ou sobre sua orientação (Bradford, 1984; Wassersug & Seibert, 1975) ou sobre sua aclimação (Hutchinson & Hill, 1978). A variação interespecífica na tolerância a esses componentes por si só já deve limitar a distribuição dessas espécies. Esta diferenciação na tolerância pode conduzir a estruturação de comunidades distintas.

Em áreas tropicais, onde a flutuação dos fatores abióticos é pequena, outros fatores podem possuir importância relativa maior na estruturação de comunidades. Heyer (1973) estudou uma comunidade de girinos em poças temporárias da Tailândia, região tropical seca, caracterizada por uma sazonalidade bem marcada. A falta de correlação entre a ocorrência de espécies de girinos com algum estímulo ambiental comum, o levou a concluir que a ocorrência de uma espécie de girino em determinado habitat era ao acaso. Gascon (1991) estudou uma comunidade de girinos Amazônicos e também não encontrou evidências para associações estreitas nas assembleias. No entanto, Magnusson & Hero (1991) mostraram haver uma relação entre a distribuição de girinos em uma floresta Amazônica e os potenciais predadores aquáticos de seus ovos. Apesar da grande variedade de predadores vertebrados e invertebrados de girinos, peixes são apontados como os maiores

limitadores do uso do habitat por girinos (Sexton & Phillips, 1986; Seale, 1980; Bradford, 1989; Magnusson & Hero, 1991; mas ver Gascon, 1992, para a importância relativa de invertebrados em alguns habitats tropicais). A simples observação de que a maioria dos girinos de anuros estão restritos a habitats temporários (Alford, 1995), fortalece esta hipótese. Para conviver com peixes, os girinos foram obrigados a desenvolver uma série de estratégias de defesa e comportamentais que aumentassem as suas chances de sobrevivência. Assim, características como imobilidade, impalatabilidade, uso de refúgios são comuns a girinos que co-ocorrem com peixes (Petranka et al., 1987; Lawler, 1989; Semlitsch & Reyer, 1992). O estudo destas estratégias antipredatórias torna-se, portanto, essencial para entender a distribuição de girinos em uma região.

A importância relativa da competição como um dos fatores principais na regulação da composição de uma assembléia de girinos ainda é discutível, porém muitos estudos têm demonstrado o efeito da competição intra e interespecífica no crescimento e sobrevivência de girinos em habitats temporários (Wilbur 1977; Wiltshire & Bull, 1977; Travis, 1980; Alford 1989; Griffiths & Griffiths, 1991; Semlitsch & Reyer, 1992). Como os girinos ocupam habitats altamente variáveis, a manutenção de uma permanente diferenciação de nicho torna-se difícil, sugerindo que a competição interespecífica seja um fator comum nestas assembléias (Alford, 1995). No entanto, o número de experimentos em

comunidades de poças artificiais supera aqueles realizados sob condições naturais, o que limita seus resultados aos efeitos potenciais da competição sobre aquelas comunidades. Ainda existe a necessidade de mais estudos no campo, principalmente nas regiões tropicais, para um melhor entendimento do papel da competição na estruturação de comunidades de girinos.

Diferentes fatores podem, ainda, interagir entre si para determinar a composição de espécies de girinos em um habitat. Muitas vezes a sutileza de tal interação dificulta a visualização dos seus componentes principais e experimentos controlados podem ser uma boa ferramenta neste caso. Por exemplo, o ressecamento da poça pode alterar os graus de competição (Wilbur, 1987; Semilitsch & Reyer, 1992) e/ou predação (Wilbur, 1987); ou espécies com melhores estratégias antipredatórias podem sofrer menor pressão competitiva, uma vez que os predadores reduzem o número dos potenciais competidores com defesas menos eficazes (Morin, 1983; Sih et al., 1985; Werner, 1991). Segundo Wilbur (1987), os fatores mais importantes determinando a dinâmica de habitats temporários seriam competição e ressecamento de pocas, enquanto predação apresentaria um papel secundário. No entanto, o número de trabalhos recentes que mostram o impacto da predação na estruturação da comunidade (e.g. Crump, 1991; Hero, 1991; Magnusson & Hero, 1991; Gascon, 1992) sugere que a aceitação desta conclusão é ainda precipitada.

Aparentemente, muitos fatores podem atuar como estruturadores de comunidades de girinos e é ainda mais provável que essas sejam moldadas através de uma complexa interação desses fatores. Os fatores que regulam a comunidade de girinos em um poça (diversidade alfa), podem ser diferentes daqueles que limitam sua distribuição em escala regional (diversidade beta). A composição da comunidade em escala regional obedece a processos históricos, como especiação e dispersão, os quais operam em grandes escalas espaciais e temporais (Holt, 1993). Neste trabalho, eu mostro que, em escala local, fatores biológicos foram mais importantes do que condições físico-químicas do ambiente para explicar a distribuição de espécies de girinos. Verifico ainda que as estratégias antipredatórias foram fundamentais na determinação da co-ocorrência entre presas e predadores.

IV - ÁREA DE ESTUDO:

1 - Clima, vegetação e rios da Amazônia:

A bacia Amazônica estende-se por oito países (Bolívia, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela, Guiana Francesa, Suriname e Brasil) ao longo dos seus 6.300.000 km², embora a maior parte esteja localizada no território brasileiro (Ayres, 1993).

A precipitação média da região é de 2.200 mm (variação de

1.600 em áreas próximas aos campos cerrados do Brasil Central a 6.000 mm na encosta andina)(Ayres, 1993). A umidade relativa do ar é em média acima dos 80 % (Falesi et al., 1971) e a temperatura média é de 27,0 °C na estação seca e 25,8 °C na estação chuvosa (Salati, 1985).

Apesar da aparente uniformidade da vegetação Amazônica, e da dominância de extensas áreas de floresta tropical úmida, a bacia Amazônica é formada por uma complexidade de tipos de vegetação. As principais formações vegetais da amazônia brasileira são: Matas de Terra Firme, Florestas Inundadas e Savanas (Pires, 1973; Prance, 1978; Pires & Prance, 1985).

As Matas de Terra Firme cobrem 90 % da Amazônia e são compostas por florestas que nunca alagam durante a estação de chuvas (Morawetz, 1992).

As florestas Inundadas cobrem 2 % da região e possuem vegetação adaptada as grandes enchentes dos rios durante as estações de chuva, onde o nível do rio pode subir até 15 m. Essa vegetação é chamada igapó quando presente as margens de rios de águas claras e pretas, e de várzea quando nas margens dos rios de água branca.

As áreas de Savanas representam enclaves de uma vegetação adaptada a climas mais secos e solos mais pobres ao longo das

Matas de Terra Firme. Essas áreas abertas podem ser subdivididas em diversas outras formações vegetais (Cerrado, campina, campinarana, campos rupestres), dependendo do grau de estruturação vegetal e das espécies vegetais preponderantes (Ayres, 1993).

Os rios da Amazônia podem ser divididos de acordo com sua química, cor e origem (Sioli, 1975): águas brancas (ricos em materiais aluviais e sílticos; origem nos Andes e encostas pré-Andinas; e.g. Rio Amazonas), águas pretas (pobres em sedimentos; origem nas terras baixas do Terciário da Amazônia; e.g. Rio Negro) e águas claras (sedimentos variáveis; origem no sedimento do Cretáceo dos Escudos das Guianas e Brasileiro; e.g. Rio Tapajós). Os rios de água branca são menos ácidos (6.5 - 7.4) do que os rios de água preta e clara (4.6 - 5.2).

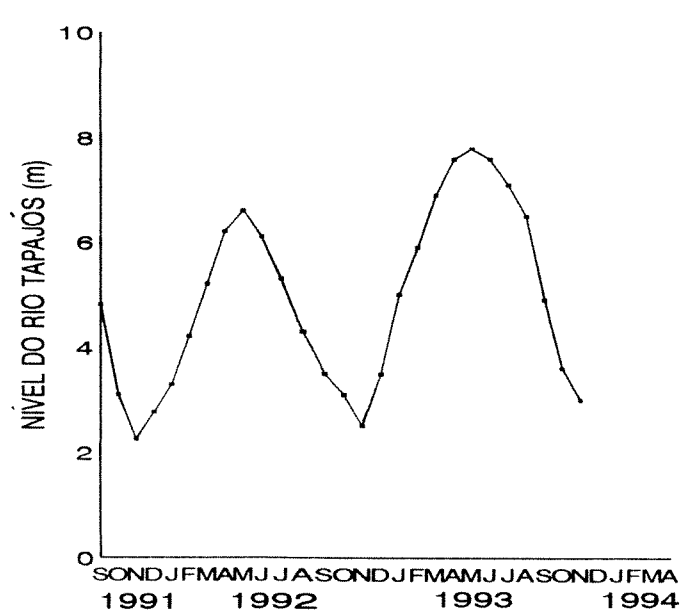
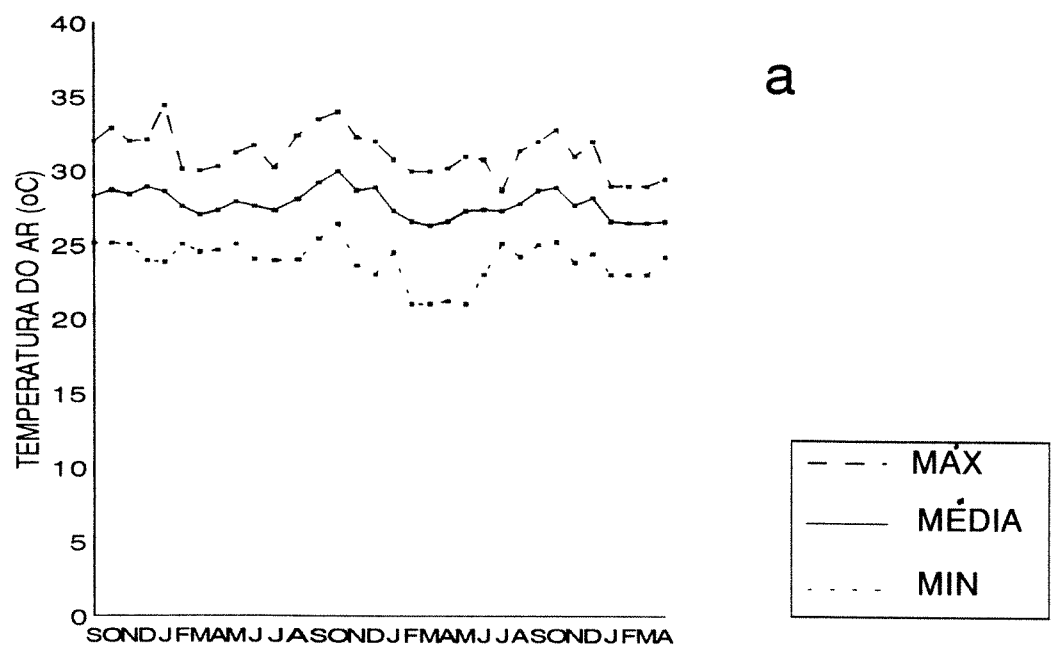
Essas diferenças na estrutura da vegetação associada a diferenças na química da água produzem um efeito distinto na biodiversidade de cada sub-região da bacia Amazônica.

2 - Área de coleta:

Este estudo foi realizado na Amazônia Central, na região de Alter do Chão (2° 31' S, 55° 00' W), 40 km ao sul de Santarém, Pará, situada as margens do Rio Tapajós (o maior tributário de águas clara do Rio Amazonas). Na região de Alter do Chão, a

largura do rio Tapajós é de aproximadamente 17 km. A fitofisionomia desta região é caracterizada principalmente por vegetação de cerrado (Paspalum carinatum, Byrsonimia spp e Qualea grandiflora; Magnusson & Vieira da Silva, 1993), com alguns enclaves de floresta de Terra Firme e mata de igapó.

A região apresenta uma sazonalidade marcante, dividida em uma estação de chuvas (dezembro a maio) e uma estação seca (junho a novembro). A pluviosidade média entre 1991 e 1993 foi de 1420 mm. A temperatura média é relativamente homogênea e em torno de 27,7 °C, com a diferença entre máxima e mínima sendo cerca de 7,4 °C (Estação Meteorológica do Aeroporto de Santarém; Fig. 1a). O nível do rio acompanha a flutuação das chuvas, geralmente atingindo seu máximo em maio e seu mínimo em novembro. A variação na profundidade do rio é de 2 a 8 metros (registro da Capitania dos Portos de Santarém; Fig. 1b). Devido a essa grande variação, durante a época de chuvas várias poças e lagos, antes isolados, passam a ter comunicação com o rio.



TEMPO (MESES)

Figura 1: (a) Variação da temperatura do ar mínima, média e máxima diária. (b) Variação média do nível de água do rio Tapajós. Setembro de 1991 a abril de 1994. Alter do Chão, Santarém, Pará.

CAPÍTULO II

FATORES LIMITANTES NA DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DE GIRINOS EM UMA SAVANA AMAZÔNICA

RESUMO:

Ainda existe grande controvérsia com relação aos fatores que limitam a distribuição e estruturam assembléias de girinos. Neste trabalho, eu analisei o papel do ambiente físico e predadores no uso do habitat por espécies de girinos as margens do rio Tapajós em uma região de savana amazônica. Quarenta corpos d'água foram amostrados mensalmente durante 28 meses e os girinos e predadores presentes foram contados e identificados. Diferentes características físico-químicas dos habitats também foram amostradas. Treze espécies de girinos, distribuídas em quatro famílias, foram encontradas. Os predadores mais abundantes foram náíades de Odonata e peixes. A maioria dos girinos foi encontrada nas estações de chuva, indicando sobreposição temporal entre elas e a influência da precipitação na reprodução das espécies de Anuros. No entanto, o número de espécies co-ocorrendo em um mesmo habitat foi pequeno, mostrando haver segregação espacial entre os girinos. Predadores invertebrados co-ocorreram com maior número de espécies de girinos do que peixes. Não houve relação entre a composição da assembléia de girinos e os fatores físico-químicos dos corpos d'água, porém esta foi significativamente relacionada aos predadores. A riqueza de espécies de girinos

entre corpos d'água não foi relacionada a fatores abióticos nem a predadores. A composição e diversidade de espécies de girinos nesta área de savana foram comparados a outras regiões da Amazônia de estrutura de habitats mais complexas. Fatores abióticos parecem ser mais importantes na determinação da distribuição de girinos em escala regional. Nesta área de estudo, predadores parecem possuir maior efeito na distribuição de girinos, aumentando a diversidade beta (entre habitats), mas com menor efeito sobre a diversidade alfa (dentro de um habitat). A vulnerabilidade de uma espécie de girino a predadores específicos de determinado habitat possivelmente determina sua distribuição e o padrão de separação de habitats observado no ambiente natural.

I - INTRODUÇÃO

Vários estudos têm demonstrado que as comunidades naturais de anfíbios podem ser estruturadas por múltiplos fatores (Morin, 1983; Cortwright & Nelson, 1990). Fatores abióticos, que, em geral, são a primeira barreira para dispersão e colonização de habitats por girinos (Licht, 1971; Gascon, no prelo), podem também afetar as interações competitivas entre as espécies (Warner *et al.*, 1993) e as relações presa-predador (Petranka & Sih, 1986). Vários estudos demonstram o efeito da competição sobre crescimento e sobrevivência de girinos (Steinwaser, 1979; Wilbur, 1980; Smith, 1983; Alford & Wilbur, 1985). No entanto, em assembléias de larvas aquáticas de anfíbios, a predação pode reduzir o número populacional de espécies de presas a tal nível

que a competição torna-se irrelevante (Wilbur et al. 1983; Morin, 1981; 1983).

O quadro atual indica que, dependendo da comunidade de girinos estudada, um fator pode prevalecer sobre outro e o que se encontra no final é um mosaico de diferentes fatores comunidade-específicos apontados como responsáveis pela estruturação de uma dada comunidade (e.g. Heyer, 1973; Seale, 1980; Morin, 1983; Alford & Wilbur, 1985; Cortwright & Nelson, 1990; Magnusson & Hero, 1991; Gascon, 1991). Ainda, larvas de anfíbios são caracterizadas por alta flexibilidade comportamental e fisiológica e podem ajustar seu crescimento a variações das condições abióticas e bióticas ambientais (Werner, 1986). Em um ambiente altamente variável, como poças temporárias, a importância relativa desses fatores pode variar de acordo com a composição de espécies presentes (Cortwright & Nelson, 1990).

O número de trabalhos em ecologia de comunidade de girinos tropicais (e.g. Heyer, 1973; Heyer et al. 1975; Gascon, 1991; Magnusson & Hero, 1991; Hero, 1992) é muito inferior ao desenvolvido em áreas temperadas. Na região Neotropical, particularmente na região Amazônica, só existem três estudos que abordam os fatores que limitam e estruturam comunidades de anuros (Gascon, 1991; Magnusson & Hero, 1991; Hero, 1992) e todos enfocam áreas de floresta primária na Amazônia central brasileira. Gascon (1991) estudou uma comunidade de 25 espécies

de girinos anuros em 53 sítios aquáticos e analisou o efeito de diferentes características do meio físico na escolha do habitat pelos girinos. Apesar de ter identificado diferentes fatores implicados no uso do sítio por uma determinada espécie, mostrou haver uma composição altamente variável na comunidade, provavelmente determinada ao acaso. No entanto, em estudos experimentais posteriores, este mesmo autor mostrou a influência de predadores na estruturação da comunidade (Gascon, 1992, 1995). Magnusson & Hero (1991) mostraram que a distribuição de 18 espécies de girinos foi relacionada com a predação de ovos por predadores aquáticos. Hero (1992) relacionou a vulnerabilidade de 19 espécies de girinos a predadores vertebrados e invertebrados para explicar a distribuição das espécies em uma floresta primária. No entanto, existe a necessidade de mais estudos examinando a ação de fatores múltiplos sobre comunidades de larvas de anfíbios antes de se conseguir visualizar alguma padronização.

O número de espécies em geral, e em particular a herpetofauna, é maior nos trópicos e decresce a medida que aumenta a latitude (Heatwole, 1982). No entanto, a diversidade de espécies pode variar em uma mesma latitude dependendo da complexidade do habitat e altitude. Os fatores responsáveis pela manutenção e estrutura dessas comunidades podem também divergir. Portanto, torna-se interessante verificar como os mecanismos estruturadores de comunidades se comportam em diferentes áreas de

mesma latitude. A bacia Amazônica brasileira é uma região propícia a esse tipo de estudo devido a sua complexa rede de diferentes habitats associada a semelhantes altitudes. (ver Pires, 1973; Prance, 1978; Pires & Prance, 1985).

O principal objetivo deste trabalho é analisar o papel do ambiente físico, competidores e predadores no uso do habitat por espécies de girinos em uma savana amazônica. Uma análise multivariada foi empregada na tentativa de identificar independentemente o peso de cada fator na estruturação de uma assembléia de anuros em um determinado sítio. Este trabalho é o primeiro a analisar uma comunidade de anfíbios em uma savana amazônica e, portanto, corresponde a uma boa oportunidade de comparação com trabalhos realizados em ambientes estruturalmente mais complexos, como florestas primárias, realizados em latitudes e altitudes semelhantes na bacia amazônica.

II - MATERIAL E MÉTODOS

1 - Características dos Corpos D'água

A amostragem da comunidade de girinos de Alter do Chão foi realizada mensalmente durante dois anos e meio (setembro de 1991 a abril de 1994), compreendendo três estações de chuvas e duas de seca.

A área estudada compreendeu aproximadamente 20 km ao longo da margem esquerda do Rio Tapajós, onde foram amostrados diferentes tipos de sítios. Os tipos de habitat foram divididos a priori em corpos d'água temporários (secavam durante algum período do ano) e permanentes (nunca secavam), observando se havia comunicação ou não com o rio. Esta divisão facilita a compartação com outros trabalhos que utilizaram as mesmas categorias, no entanto, mostrarei que esta separação é um pouco arbitrária e não reflete os fatores mais importantes estruturando as comunidades. A profundidade variou de 20 cm a 10 metros dependendo do corpo d'água e da época do ano. Tentativas foram realizadas no sentido de amostrar com regularidade o rio Tapajós durante a primeira estação de chuvas. No entanto, não foi viável amostrar girinos eficientemente devido ao grande volume de água. Assim, restringi as amostras de corpos d'água permanentes a apenas aos lagos. Como os lagos eventualmente possuíam comunicação com o rio, provavelmente a comunidade de girinos encontradas nos lagos poderia ser um indicativo do que ocorre no rio e esse resultado foi comparado ao que foi ocasionalmente observado no rio ao longo dos dois anos e meio de estudo.

As poças temporárias variaram em relação ao tempo de permanência, dependendo das condições do solo e relevo. No entanto, uma vez seca, não voltavam a encher novamente durante a mesma estação. Os lagos, embora permanentes, variaram em volume e conexão com o rio ao longo do ano.

As diferenças dentro e entre habitats foram examinadas a partir das diferenças entre as medidas dos seguintes fatores: (1) temperatura da água (°C), (2) pH, (3) potencial de oxi-redução (Mv), (4) condutividade (uS); (para as quatro medidas foi utilizado um Medidor 4 em 1 Oakton), (5) cobertura vegetal e (6) de detrito (percentagem de ocupação dentro de uma caixa amostral), (7) permanência do corpo d'água (número de vezes em que um corpo d'água foi amostrado com água ao longo do período total de amostra, expresso em percentagem) e (8) área do corpo d'água. As medidas foram registradas a cada coleta de girinos.

2 - Amostragem da Comunidade de Girinos e Predadores

A presença e abundância dos girinos foram estimadas em um transect de 300 metros dentro da água, ao longo da margem de cada corpo d'água. A unidade amostral foi uma caixa de alumínio de 1,0 x 0,5 x 0,5 m. Os girinos foram amostrados por duas estratégias dependendo do seu comportamento de agrupar ou não. Para girinos agrupados em uma ou mais agregações, eu estimei a área do grupo e fiz várias amostragens com a caixa para obter uma estimativa média do número de girinos por área amostral. Para girinos uniformemente distribuídos, eu usei um desenho amostral sistemático, amostrando em intervalos de 30 metros ao longo do transecto. A localização do transect dentro do corpo d'água foi escolhida ao acaso e o número de transectos (2 no máximo) determinados pelo tamanho do corpo d'água. Em lagos grandes, eu

fiz dois transects em margens opostas. Em poças temporárias muito pequenas, eu fiz no mínimo duas amostras com a caixa. Nas poças maiores, eu coletei ao longo do transecto. A cada sítio amostral, a caixa foi colocada verticalmente e todos os girinos e potenciais predadores (náíades de odonata, hemipteros, coleopteros e peixes) dentro da caixa foram coletados com um puça (aproximadamente 0,5 x 0,5 m). Para agrupamentos com mais de 1000 girinos, eu contei os girinos, coletei uma subamostra e soltei os demais.

Algumas coletas foram realizadas a noite durante a primeira estação de chuvas para verificar se existem diferenças no horário de atividade das espécies de girinos, o que provocaria um desvio no número de espécies estimado apenas por coletas diúrnas. Como o número de espécies totais não se alterou, as demais amostras foram realizadas apenas diurnamente. As margens dos corpos d'água foram examinadas para a presença de ovos e jovens, os quais também seriam um indicativo da ocorrência de determinada espécie de girino.

Os animais capturados foram identificados através do uso de uma chave para girinos da Amazônia Central (Hero, 1990) ou criados em laboratório até a metamorfose para posterior identificação. Os predadores invertebrados foram classificados na categoria taxonômica de Ordem (naiades de Odonata, Coleoptera e Hemiptera) e os vertebrados (peixes) na de Classe. Os girinos e

predadores foram contados, medidos (comprimento total, com paquímetro digital) e pesados em balança analítica (Sauter 424).

3 - Desvios do Método de Amostragem

A utilização da caixa amostral apresentou uma série de vantagens sobre outros métodos convencionais de amostragem de girinos, como a amostragem de puça (Heyer *et al.* 1994). A caixa impede a fuga de girinos e predadores possibilitando uma estimativa mais acurada da sua ocorrência em determinado habitat, bem como permite estimar a densidade populacional de cada espécie por unidade de área. No entanto, as desvantagens do uso da caixa estão relacionadas as características do substrato e a quantidade de vegetação flutuante. Para que funcione adequadamente é necessário que os habitats amostrados não apresentem fundo irregular ou com grande quantidade de troncos e detritos submersos. Em Alter do Chão, a maioria dos habitats amostrados possuía fundo arenoso, o qual se adequa bem ao método. No entanto, com a subida do nível do Rio Tapajós, as margens dos lagos alcançam a vegetação da borda das praias, o que dificulta a amostragem. Durante esse período, amostras com puça foram feitas para detectar espécies subestimadas pela amostragem com a caixa, porém esses dados não foram incluídos nas análises.

Da mesma maneira, habitats com muita vegetação flutuante não podem ser adequadamente amostrados com a caixa e espécies

intimamente relacionadas a esses habitats como Lysapsus limellus e Hyla raniceps foram subestimadas. A caixa amostral oferece uma excelente estimativa do número e presença de predadores invertebrados, no entanto a caixa se adequa bem apenas para peixes pequenos (< 20 cm) e para aqueles que ocorram próximo a margem.

Embora o Rio Tapajós tenha sido excluído das amostragens, este constitui-se o principal habitat de reprodução de Bufo granulosus (obs. pes.; U. Galatti, com. pes.). No entanto, apesar da utilização de diferentes técnicas de observação (mergulho, observação visual, observação noturna, transecto com lancha) nunca observei grupos de girinos desta espécie no rio. Magnusson & Windle (1988) mostraram que, em Alter do Chão, as fêmeas de B. granulosus ovipõe a mais de 500 m da margem do rio. Provavelmente, ovos e girinos são dispersados pela correnteza, tornando-os difíceis de localizar. No entanto, B. granulosus também se utiliza de habitats marginais para a reprodução e dados sobre estes habitats estão incluídos neste trabalho.

4 - Análise Estatística

Diferenças entre as características dos habitats temporários e permanentes foram testados através de teste t não pareado. O teste não paramétrico de Mann-Whitney foi utilizado para aquelas variáveis que não apresentaram homocedasticidade, mesmo após

transformação logaritmica.

A homocedasticidade foi testada pelo teste de Bartlett (Zar, 1984). Os dados não-normais foram transformados em logaritmo neperiano + 1, antes de aplicar testes paramétricos. Proporções foram transformadas em arcoseno da sua raiz quadrada (Zar, 1984).

4.1 - Relação entre as Variáveis do Meio e a Distribuição de Girinos

Não é viável testar todas as possíveis relações entre as variáveis independentes e as espécies de girinos. O número de testes possível excede o número de graus de liberdade, o qual é limitado pelo número de corpos d'água. Por isso, decidi a priori testar se o maior vetor representando associações entre girinos ("comunidade", baseado na densidade de 13 espécies) estava mais associado com os vetores representando as associações entre predadores ("predação", baseado nas densidades de quatro tipos de predadores) ou com fatores abióticos ("características físico-químicas" e "tamanho" do corpo d'água, baseado em 6 variáveis).

Para reduzir a dimensionalidade da questão, usei técnicas de ordenação para descrever os vetores associados com as variáveis. Os vetores são combinações ortogonais das variáveis originais. Os índices de similaridades e a técnica de ordenação foram selecionados a priori, baseado nas características dos dados. Para manter a validade dos testes estatísticos, as relações entre os vetores não foram examinados durante o processo de ordenação.

As relações entre os vetores foram testadas com regressão múltipla. Os vetores relacionados com as associações de predadores e as características abióticas dos habitats foram utilizadas como variáveis independentes e o vetor associado com as associações de girinos como variável dependente (ver detalhes abaixo). A análise de "Path" (seção 4.1.4) foi usada para resumir o modelo causal

hipotetizado e para detectar efeitos indiretos ou contra intuitivos nas análises de regressão múltipla (King, 1993).

4.1.1 - Métodos de Ordenação

Dois métodos de ordenação foram empregados: Análise de Componentes Principais (PCA) e Análise de Escala Multidimensional (MDS). As vantagens do MDS sobre o PCA estão relacionadas ao fato de não assumir relações lineares entre as variáveis, não requerer uma distância métrica, ser mais tolerante a valores faltando e permitir especificar o número de dimensões a que se deseja reduzir as variáveis (Manly, 1986; Belbin, 1992a).

Para as análises de MDS, eu utilizei o pacote estatístico PATN (Belbin, 1992a). Esta análise permite mostrar as relações entre os objetos através de uma matriz de distância entre eles (Manly, 1986). As relações de distâncias entre os objetos na análise de MDS podem ser representadas em uma ou mais dimensões (Manly, 1986). O índice de estresse desta análise mede o quanto uma configuração espacial de pontos precisa ser estressada para se obter a distância original dos dados (Manly, 1986). Ou seja, quanto menor o índice de estresse, melhor a relação entre a configuração das distâncias e as disparidades. Para se evitar o problema dos mínimos locais (Wilkinson, 1990), diferentes configurações foram tentadas até que o índice de estresse não pode ser mais reduzido. Em geral, dez tentativas de configurações são o suficiente para uma boa estimativa do índice (Belbin, 1992a) e este número foi utilizado neste trabalho.

A análise de MDS foi usada para ordenar as poças baseado na composição de girinos e de predadores, por não serem multivariados normais. As características abióticas utilizadas, como temperatura da água, pH, condutividade, potencial de oxidação-redução, permanência do corpo d'água e área do corpo d'água, foram multivariadas normais e, portanto, foram analisadas por

Análise de Componentes Principais (PCA). Todos os habitats foram incluídos na ordenação com variáveis abióticas (n = 40).

4.1.2 - Associações entre girinos

O índice de similaridade utilizado para construir as matrizes de distâncias para as densidades de girinos foi o índice de Bray-Curtis (Belbin, 1992a). Este índice foi calculado segundo a fórmula:

$$D = \sum | D_{ik} - D_{jk} | / (\sum D_{ik} + D_{jk})$$

Onde, D é o índice de similaridade de Bray-Curtis (intervalo: 0 - 1); D_{ik} é o valor do atributo k para objeto i; e D_{jk} é o valor do atributo k para o objeto j. Este índice funcionou consistentemente bem em uma variedade de testes e simulações em diferentes tipos de dados (Faith et al. 1987).

O índice de Bray-Curtis não considera o número de zeros em comum na análise e por isso é mais apropriado para a análise dos girinos, porque fatores diferentes podem ser responsáveis pela ausência de cada espécie em um habitat (Belbin, 1992b). Os habitats que não apresentaram nenhuma espécie de girino foram retirados das análises sobre testes de relações com a composição da comunidade e as análises foram realizadas com os habitats restantes (n = 28). No entanto, todos os 40 corpos d'água foram utilizados para testes de relações com a riqueza de espécies de girinos.

4.1.3 - Associações entre predadores

O índice de similaridade utilizado para construir as matrizes de distância entre as densidades de predadores foi o índice de Gower (Belbin, 1992a). O índice de Gower foi calculado segundo a seguinte expressão:

$$D = (1/M) * \sum | D_{ik} - D_{jk} | / \text{intervalo } (k)$$

Onde, M = número de objetos. Este índice considera os zeros em comum e, portanto, é mais apropriado para a análise de predadores. A não ocorrência de predadores em um corpo d'água pode ser fundamental para a ocorrência de girinos e, portanto, deve ser levada em consideração. Todos os habitats foram considerados nesta ordenação (n = 40). As densidades dos predadores foram antes padronizadas, dividindo-se os desvios da média pelo somatório. Esse procedimento corrige eventuais distorções causadas por diferenças na densidade entre tipos de predadores.

4.1.4 - Associações entre as variáveis bióticas e abióticas

As variáveis de densidade de girinos e predadores foram, então, transformadas em uma única variável composta para girinos e outra para predadores (uma dimensão). As novas variáveis compostas foram, em seguida, utilizadas como um dos componentes da análise de regressão múltipla, juntamente com as variáveis compostas para fatores abióticos reduzidas pelo PCA.

A relação entre a riqueza de espécies de girinos com os fatores abióticos e predadores também foi testada por análise de regressão múltipla, utilizando-se as mesmas variáveis compostas por ordenação para as variáveis independentes e número total de espécies de girinos encontrado em um habitat como variável dependente.

Análise de regressão é uma ferramenta útil na previsão do valor de uma variável baseado no valor de várias outras. No entanto, este tipo de análise não identifica os efeitos indiretos de uma variável sobre a outra (King, 1993). Por exemplo, uma variável (digamos biótica) pode ter um efeito direto sobre a variável dependente testada, mas pode ser por sua vez

influenciada por uma outra variável (digamos abiótica), que não possui um efeito direto significativo sobre a variável dependente na análise de regressão múltipla. Ainda, a análise de regressão pode fornecer resultados não intuitivos (King, 1993). O efeito direto de uma variável pode ser negativo, mas a soma dos efeitos diretos e indiretos pode ser positivo. Neste caso, o efeito negativo nunca seria observado na natureza. A análise de "Path" leva em consideração os efeitos diretos e indiretos das variáveis (Steiger, 1989), contribuindo para uma visão mais realista do modelo. Neste sentido, eu usei a análise de "Path" para estimar a magnitude dos efeitos indiretos das variáveis sobre um modelo causal previamente desenhado. Eu usei o pacote estatístico EZPATH versão 1.0 (Steiger, 1989) para essas análises.

III - RESULTADOS

1 - Características dos corpos d'água

No total, quarenta corpos d'água foram amostrados, sendo 27 temporários e 13 permanentes. Os dois tipos de habitats apresentaram diferenças na maioria de suas características abióticas e bióticas (Tab. 1). Poças temporárias foram, em geral, mais quentes e menos ácidas que habitats permanentes. Poças apresentaram ainda menor potencial de oxi-redução médio e maior condutividade média que lagos. As percentagens de cobertura vegetal e de detritos foram semelhantes nos dois tipos de ambientes. Poças temporárias foram significativamente menores do que os lagos.

Os dois tipos de habitats diferiram com relação ao número e biomassa de peixe, porém o número e peso de predadores invertebrados foi semelhante (Tab. 1). O número médio de peixes amostrados foi 13 vezes maior em lagos do que em poças. Invertebrados e vertebrados também diferiram quanto a frequência de ocorrência em cada tipo de habitat (Fig. 1). Náíades de

Tabela 1: Diferenças entre as características de habitats temporários (n = 27) e permanentes (n = 13) em Alter do Chão, Santarém. As variáveis medidas em percentagens foram transformadas para arcoseno de sua raiz quadrada antes de serem analisadas.

Variável	Temporário		Permanente		Teste	P
Temperatura da água (°C)	32.8 ±	1.99	30.9 ±	1.88	$t_{25.1}=2.925$	0.007
Ph	6.4 ±	1.08	5.3 ±	0.72	$t_{34.0}=3.793$	0.001
Potencial de oxi-redução (Mv)	132.5 ±	47.80	175.7 ±	59.10	$t_{19.8}=-2.30$	0.032
Ln Condutividade (uS)	3.2 ±	0.71	2.7 ±	0.57	$t_{38.0}=2.220$	0.032
Ars/ Cobertura vegetal	0.6 ±	0.31	0.9 ±	0.48	$t_{17.3}=2.039$	0.057
Ars/ Cobertura de detritos	0.7 ±	0.43	0.9 ±	0.62	$t_{18.2}=0.689$	0.500
Ln Area (m ²)	5.2 ±	2.67	8.1 ±	3.00	$t_{12.5}= 3.072$	0.004
Ars/ Tempo de permanência	0.1 ±	0.12	0.5 ±	0.49	U = 99	0.022
Ln Num. médio de invertebrados	1.3 ±	0.94	1.1 ±	1.04	$t_{16.2}= 0.618$	0.540
Num. médio de peixes	0.2 ±	0.78	2.6 ±	3.05	U= 105	0.005
Peso de invertebrados (g)	0.6 ±	0.73	0.2 ±	0.48	$t_{28.3}=1.699$	0.100
Peso de peixes (g)	0.001 ±	0.005	0.3 ±	0.48	U = 91	0.019

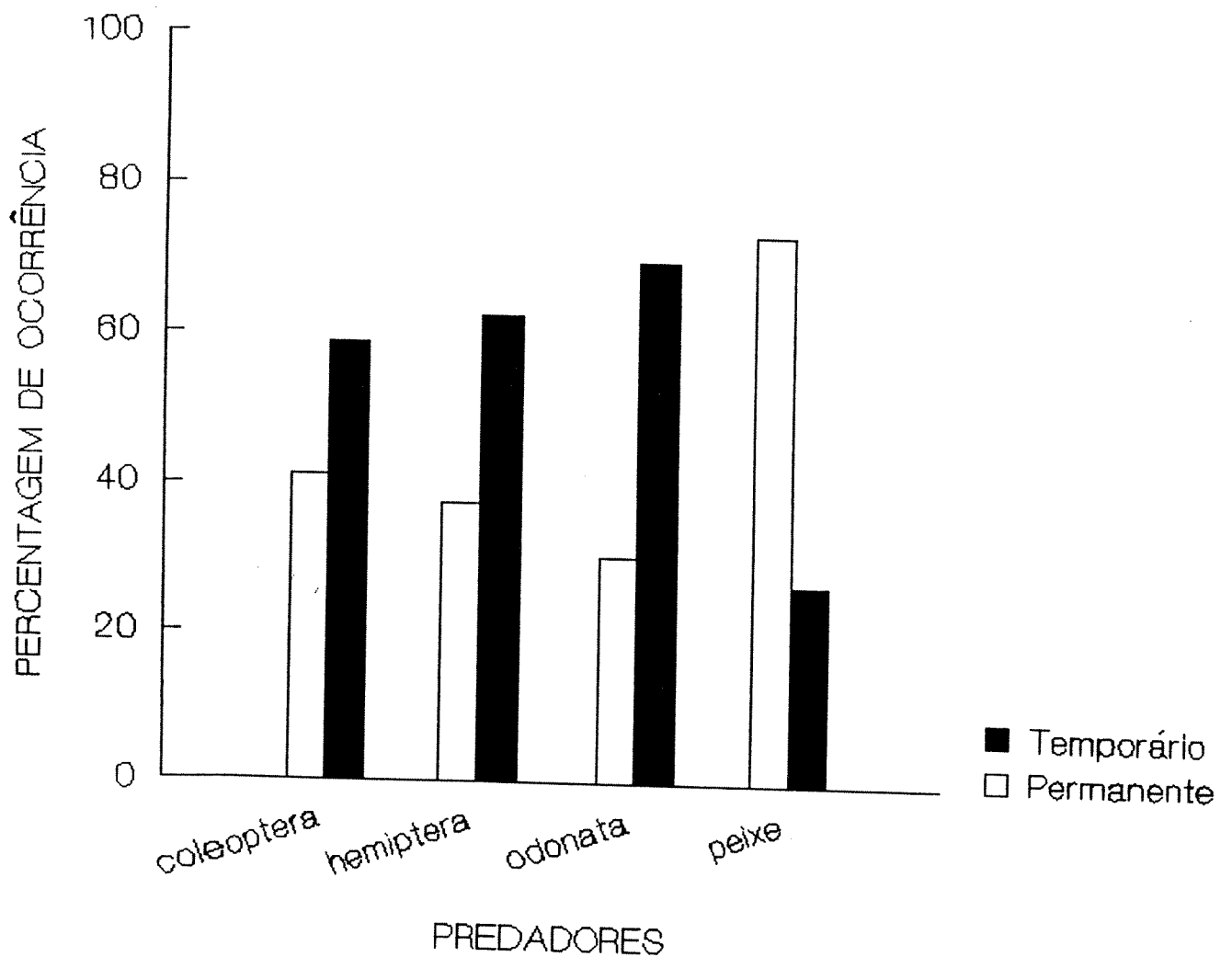


Figura 1: Frequência relativa de ocorrência de predadores entre habitats permanentes e temporários (número total = 40 corpos d'águas), Alter do Chão, Santarém, Pará.

Odonata foram mais frequentes em habitats temporários ($X^2 = 6,4$; $P < 0,05$), enquanto peixes foram mais frequentes em habitats permanentes ($X^2 = 10$; $P < 0,05$). Não houve diferenças significativas na ocorrência de Coleoptera e Hemiptera entre os dois habitats ($X^2 = 2,5$ e $X^2 = 1,25$, respectivamente; $P > 0,05$).

2 - Distribuição espacial das espécies de girinos

No total, treze espécies de girinos foram encontrados nos corpos d'água amostrados, distribuídas entre as seguintes famílias de Anuros: Bufonidae (2), Hylidae (6), Leptodactylidae (4) e Pseudidae (1). Cinco espécies foram restritas a habitats temporários (Scynax rubra, Leptodactylus macrosternum, Physalaemus ephippifer e Hyla sp 2), três a habitats permanentes (Hyla wavrini, Hyla boans, Hyla sp 1) e cinco espécies ocorreram nos dois habitats (Lysapsus limellus, Hyla raniceps, Bufo marinus, Bufo granulosus e Leptodactylus fuscus) (Fig. 2). As espécies de girinos encontraram-se pontualmente distribuídas, sendo Scynax rubra e Bufo marinus as duas espécies que utilizaram maior número de corpos d'água diferentes (37 % e 28 % dos sítios amostrados, respectivamente; Fig. 3).

3 - Distribuição Temporal das espécies de girinos

Um maior número de espécies de girinos foi encontrado durante as estações de chuvas, indicando sobreposição temporal entre as espécies (Fig. 4). A cada estação de chuva a partir de 1992, o pico das chuvas adiantou-se em um mes. Assim, em 1992, o pico de precipitação foi em março; em 1993, foi em fevereiro, estendendo-se até maio; e em 1994, iniciou-se em janeiro estendendo-se até abril. A precipitação média deste período em 1994 foi 2,2 vezes maior que 1992 e 1,6 vezes maior que 1993, voltando a atingir os níveis encontrados em 1991. Em geral, o número de espécies de girinos atingiu seu máximo durante os meses de abril e maio, porém na terceira estação de chuvas (1994), o

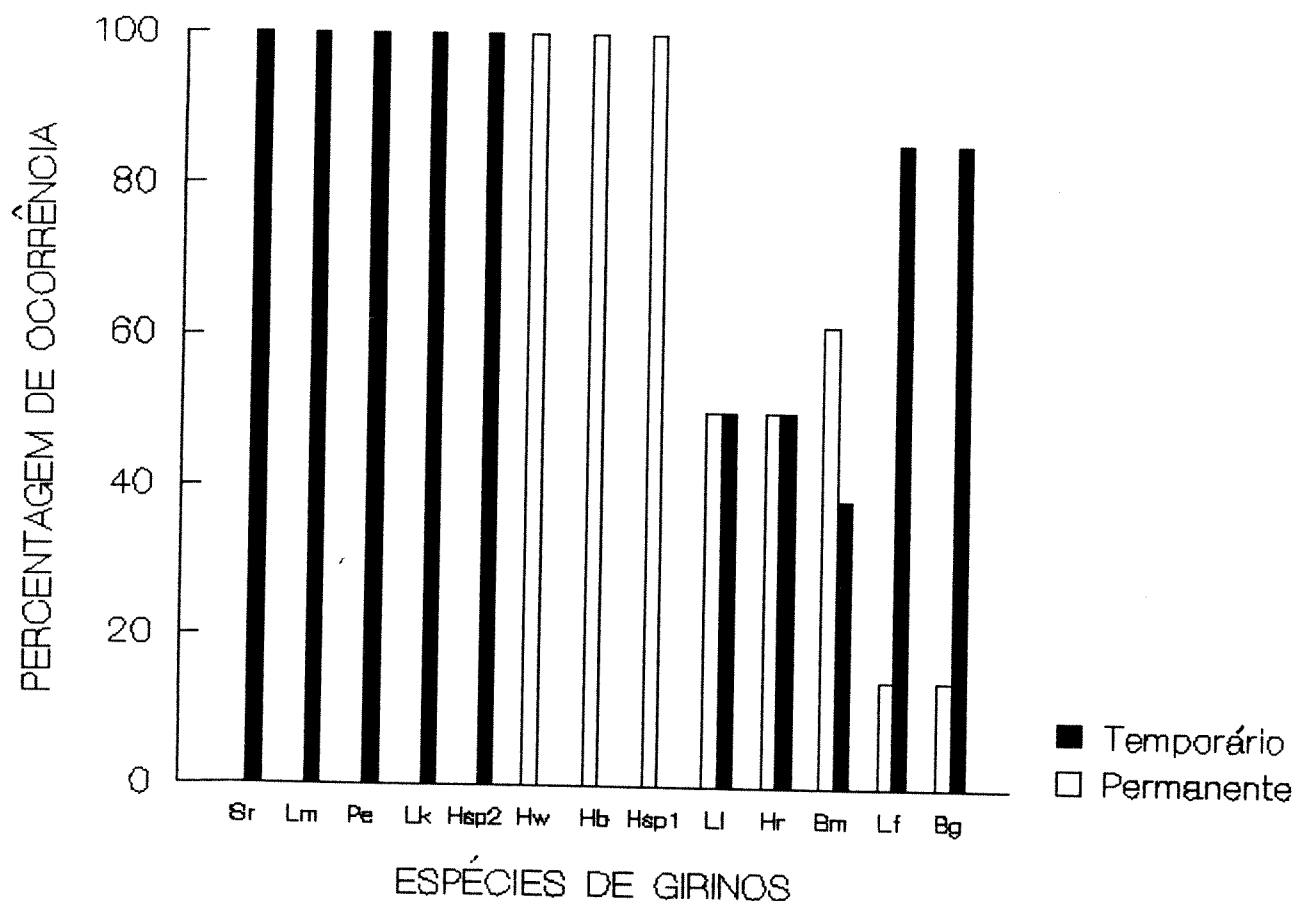


Figura 2: Frequência relativa de ocorrência de espécies de girinos entre habitats permanentes e temporários (número total = 40 corpos d'águas), Alter do Chão, Santarém, Pará. Bm = Bufo marinus; Bg = Bufo granulosus; Sr = Scinax rubra; Lm = Leptodactylus macrosternum; Lf = L. fuscus; Hr = Hyla raniceps; Ll = Lysapsus limellus; Lk = L. knudseni; Hb = Hyla boans; Hw = H. wavrini; Pe = Physalaemus ephippifer; Hsp1 = Hyla sp1; Hsp2 = Hyla sp2.

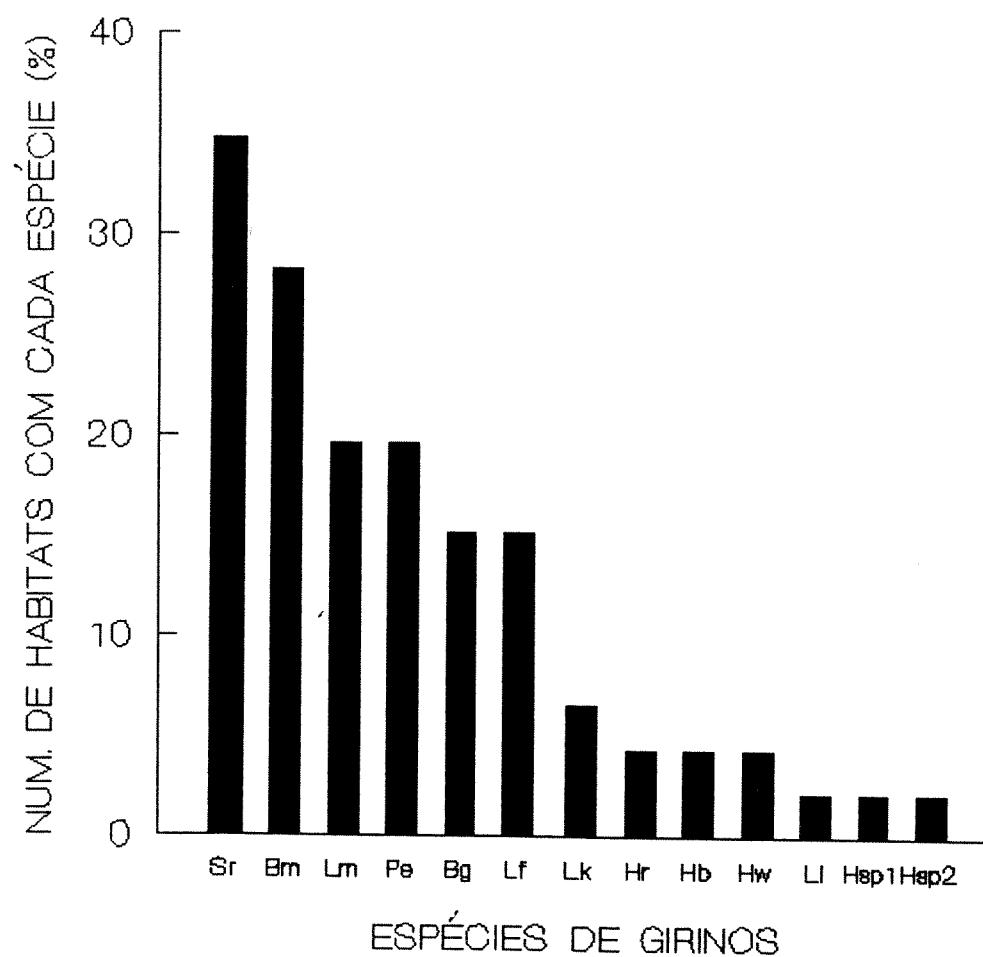


Figura 3: Número de corpos d'água (número total = 40) com cada espécie de girino, Alter do Chão, Santarém, Pará. Abreviações das espécies como na figura 2.

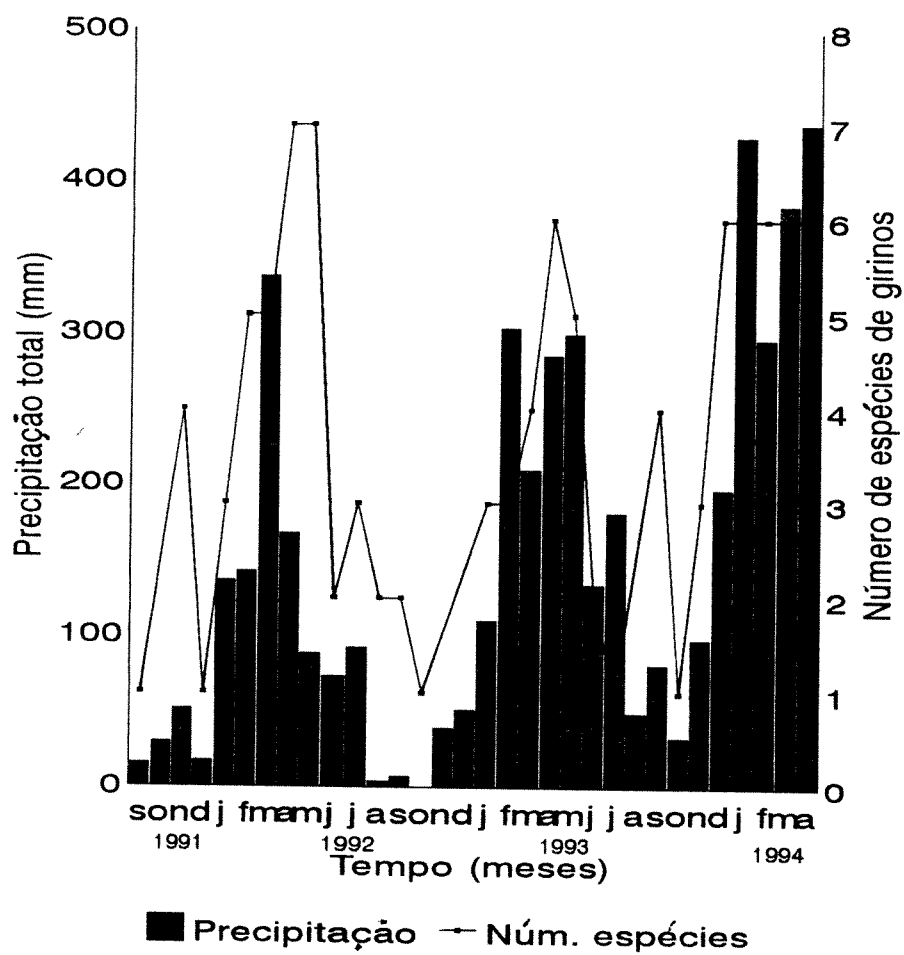


Figura 4: Número de espécies de girinos presente mensalmente nas amostras e precipitação mensal em Alter do Chão, Santarém, Pará. Setembro de 1991 a abril de 1994.

número total de espécies se reproduzindo atingiu seu máximo já em dezembro (6 espécies) e permaneceu constante até o final da estação (Fig. 4). Setembro de 1993, apesar de fazer parte da estação seca, apresentou uma pluviosidade incomum o que duplicou o número de espécies normalmente encontrado neste mes. Isto indica que a quantidade de chuva é um fator importante para desencadear a reprodução nesta região.

Bufo marinus e B. granulosus foram as únicas espécies que apresentaram reprodução ao longo do ano (Tab. 2). Bufo granulosus também utilizou lagos e poças temporárias quando disponíveis, porém o rio Tapajós foi utilizado como principal habitat para a reprodução independente da época do ano (obs. pes.; U. Galatti, não publ.). Scinax rubra e Leptodactylus macrosternum apareceram logo após as primeiras chuvas e permanecem por toda a estação chuvosa. As demais espécies ocorreram em reproduções explosivas durante a estação de chuvas. Hyla boans, H. wavrini e L. limellus foram as únicas espécies, com exceção dos Bufonidae, que ocorreram na estação seca. No entanto, os girinos das duas primeiras espécies não foram encontrados em 1993 e 1994.

4 - Simpatria entre Espécies de Girinos e Predadores

O número médio de espécies encontrado em um determinado habitat foi de 1,6 (variação de 1 - 7; número total de espécies = 13), sugerindo haver uma segregação espacial entre as espécies.

O número de habitats que apresentou ocorrência simultânea de duas espécies foi baixo (Tab. 3). De modo geral, as espécies tiveram poucas oportunidades de interação, uma vez que a proporção máxima de habitats com ocorrência simultânea de duas espécies foi de 12,5 %. Girinos de Bufo marinus co-ocorreram pelo menos uma vez com aproximadamente 70 % das espécies, o que indica sua persistência no tempo e variedade de habitats escolhidos. Espécies restritas a habitats temporários não foram encontrados

Tabela 2: Fenologia das espécies de girinos durante o período de estudo em Alter do Chão, Santarém, Pará. Nos meses de outubro 1991, novembro 1992 e agosto e outubro de 1993 não houve amostragem. Abreviação das espécies como na figura 2.

	1991					1992					1993					1994				
	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A
Bg																				
Bm																				
Sr																				
Lm																				
Hr																				
Lf																				
LI																				
Lk																				
Hb																				
Hw																				
Pe																				
Hsp1																				
Hsp2																				

Tabela 3: Proporção de habitats (n = 40) com ocorrência simultânea de duas espécies de girinos. Abreviação das espécies como na figura 2.

[illegible]

co-ocorrendo com peixes no mesmo microhabitat (Tab. 4), embora peixes possam eventualmente ocorrer nesses ambientes. Predadores invertebrados co-ocorreram com todas as espécies de girinos em pelo menos um habitat. Assim, os girinos parecem ter tido maior probabilidade de interagir com predadores invertebrados do que com peixes. Peixes ocorreram simultaneamente com invertebrados em poucos corpos d'água.

5 - Relações entre as Variáveis do Meio e a Distribuição dos Girinos

5.1 - Fatores abióticos

A Análise de Componentes Principais (PCA) indicou que esse grupo de variáveis seria melhor representado por dois vetores, que em conjunto explicam 66 % da variação dos dados (Tab. 5). O componente 1 das variáveis abióticas foi correlacionado aos fatores físicos e químicos da água, principalmente potencial de oxi-redução e pH. O componente 2 foi principalmente correlacionado com a área do corpo d'água e seu tempo de permanência. Estas novas variáveis compostas foram utilizadas nas análises subsequentes.

5.2 - Associações entre girinos e entre predadores

A ordenação de predadores pelo MDS apresentou um índice de estresse de 0,28, indicando uma associação razoavelmente forte entre os predadores, mas que uma dimensão não foi o suficiente para captar a maior parte da variação na matriz de associações original. A ordenação para girinos produziu um estresse de 0,46, indicando que muito da variação na comunidade não podia ser captado em uma dimensão. No entanto, esta ordenação foi utilizada nas análises pelas seguintes razões: (1) análises com mais de uma variável dependente são complicadas, e, no caso de vetores ortogonais somente pode levar a erros do tipo II; e (2) a

Tabela 4: Proporção de habitats (n = 40) com ocorrência simultânea de girinos e predadores e entre predadores. Abreviações das espécies de girinos como na figura 2.

Espécies	Odonata	Hemiptera	Coleoptera	Peixe
Bm	17.5	7.5	10.0	12.5
Bg	12.5	5.0	5.0	2.5
Sr	30.0	25.0	22.5	0
Lm	20.0	15.0	10.0	0
Lf	15.0	10.0	12.5	0
Hr	2.5	5.0	5.0	2.5
Ll	2.5	2.5	2.5	2.5
Lk	5.0	2.5	2.5	0
Hb	5.0	0	0	2.5
Hw	2.5	2.5	0	5.0
Pe	22.5	15.0	12.5	0
Hsp1	0	0	0	0
Hsp2	2.5	2.5	2.5	2.5
Odonata		40.0	35.0	22.5
Hemiptera			22.5	20.0
Coleoptera				12.5

Tabela 5: Carga das variáveis nos componentes da Análise de Componentes Principais feitos para variáveis abióticas de 40 corpos d'água. Percentagem da variação mostra o total da variação associado com aquele componente.

VARIÁVEL	COMPONENTE	
	1	2
ABIOTICA		
Potencial de Oxi-redução	-0.870	0.046
Ph	0.821	-0.045
Ln Condutividade	0.590	-0.278
Temperatura da água	0.545	-0.408
Permanência do habitat (arcVn)	-0.082	0.923
Area do habitat	-0.182	0.859
% variação	35.3	30.6

variabilidade residual no caso de associações com girinos reflete, em grande parte, erros de amostragem devido a variações intra e interanual na presença de girinos (W. Magnusson, com. pes.). Seria necessário amostrar os lagos por muitos anos para reduzir a variação residual. A ordenação representa o maior padrão de associação entre as espécies e a significância desta ordenação foi avaliada usando variáveis externas na próxima seção.

5.3 - Associações entre as variáveis bióticas e abióticas:

As quatro variáveis compostas derivadas das análises de ordenação foram, então, utilizadas na análise de regressão múltipla. A "comunidade" de girinos foi significativamente relacionada com "predação", mas não com os índices físico-químicos (Tab. 6). A riqueza de espécies não foi significativamente relacionada com predadores ou índices físico-químicos (Tab. 7). A distribuição das espécies de girinos ao longo de um gradiente de predação (Fig. 5) mostrou espécies com maiores abundâncias nos extremos e outras com maiores abundâncias em posições intermediárias. Desse modo, a composição específica, mas não a riqueza, da comunidade está associada com gradientes de predação.

Um modelo de Path (Fig. 6) mostra as relações diretas e indiretas entre os fatores abióticos, predadores e girinos hipotetizados para esta comunidade. A análise de regressão múltipla indicou um efeito pequeno da área e permanência do corpo d'água na composição específica da comunidade de girinos. No entanto, o efeito indireto de área/permanência (- 0,13) foi quase da mesma magnitude que o efeito direto (-0,17) e o efeito geral deste fator (-0,30) foi da mesma ordem de magnitude que o de predadores (-0,44).

Tabela 6: Resumo estatístico da regressão múltipla relacionando uma ordenação de corpos d'água baseada na composição de girinos com uma ordenação baseada em predadores e componentes abióticos em Alter do Chão, Santarém, Pará (n = 28; $R^2 = 0,30$).

VARIÁVEL	COEFICIENTE	ERRO PADRÃO	COEF. PADRONIZADO	t	P
Constante	-0.025	0.177	0.000	-0.1440	0.887
Predadores	-0.445	0.182	-0.445	-2.444	0.022
Componente abiótico 1	0.082	0.164	0.088	0.500	0.622
Componente abiótico 2	-0.181	0.201	-0.166	-0.902	0.376

ANÁLISE DE VARIÂNCIA

FONTE	SOMA DOS QUADRADOS	GL	QUADRADO-MÉDIO	F	P
Regressao	7.727	3	2.576	3.049	0.048
Resíduo	20.272	24	0.845		

Tabela 7: Resumo estatístico da regressão múltipla relacionando riqueza de espécies de girinos em corpos d'água com uma ordenação dos mesmos corpos d'água em relação a fatores abióticos e predadores ($n = 40$; $R^2 = 0,35$).

VARIÁVEL	COEFICIENTE	ERRO PADRÃO	t	P
Constante	1.825	0.274	6.660	0.000
Predadores	-0.202	0.278	-0.724	0.474
Componente abiótico 1	-0.392	0.280	-1.401	0.170
Componente abiótico 2	-0.522	0.278	-1.883	0.068

ANÁLISE DE VARIÂNCIA

FONTE	SOMA DOS QUADRADOS	GL	QUADRADO-MÉDIO	F	P
Regressao	15.643	3	5.214	1.736	0.177
Resíduo	108.132	36	3.004		

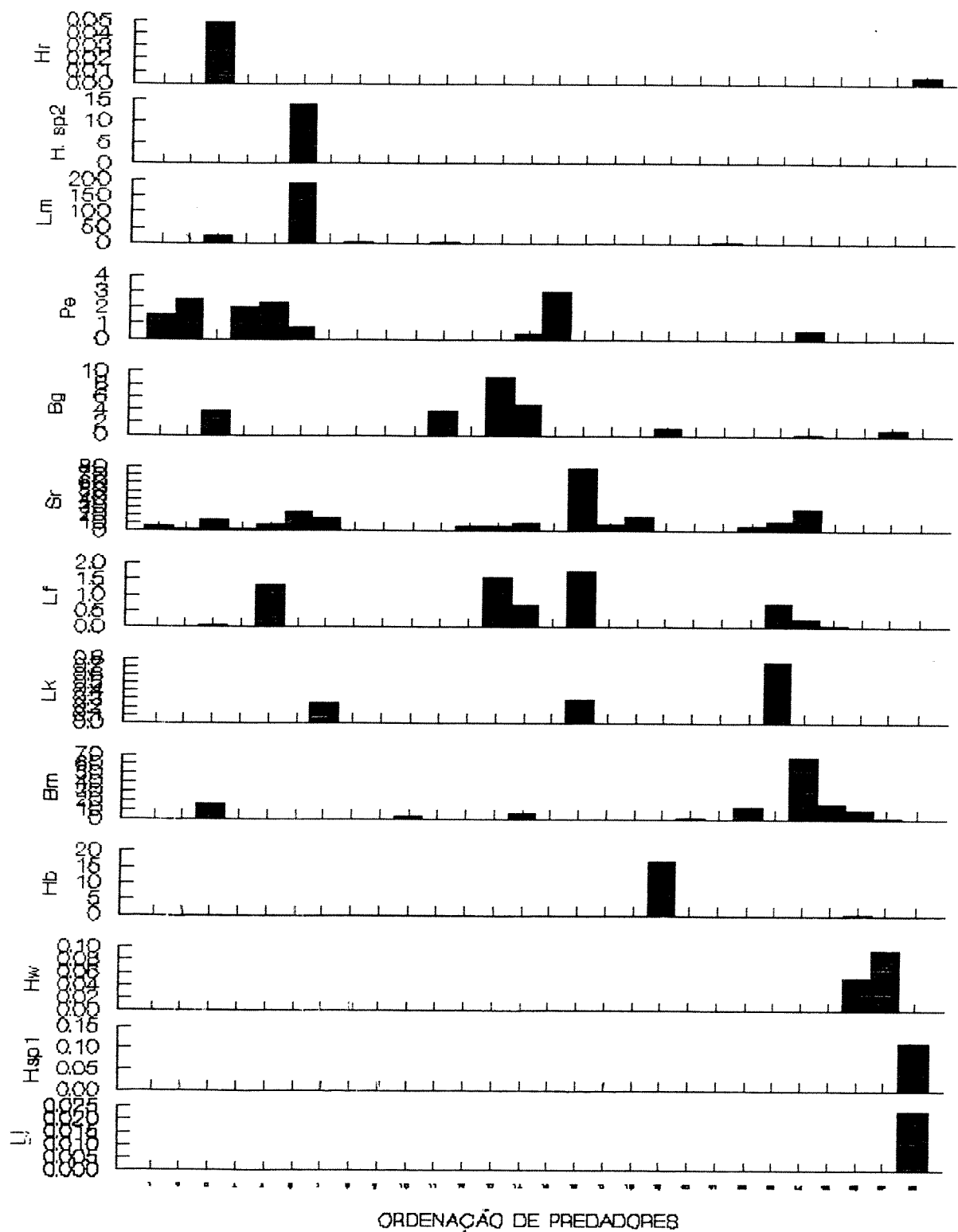


Figura 5: Densidade de girinos em relação a ordenação dos corpos d'água por predadores. As poças a esquerda tendem a possuir mais náíades de Odonata e as da direita tendem a possuir mais peixes. Abreviações das espécies de girinos como na figura 2.

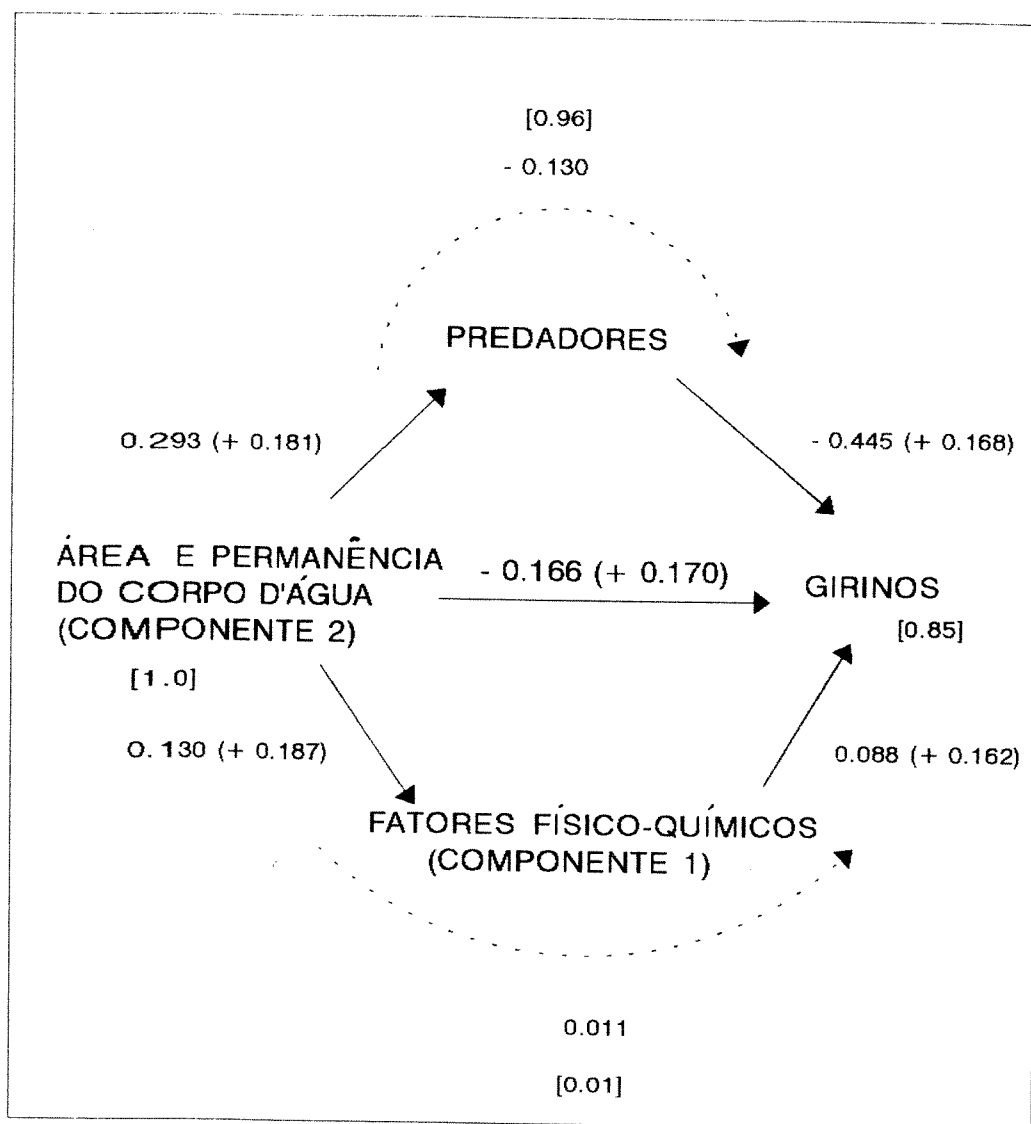


Figura 6: Diagrama de "Path" para as relações hipotéticas entre as variáveis compostas por ordenação para fatores abióticos, predadores e girinos em Alter do Chão, Santarém. Os valores representam o coeficiente padronizado da análise de regressão múltipla $\pm$ erro padrão. A variação residual é indicada entre colchetes. A linha tracejada indica os efeitos indiretos das variáveis sobre os girinos e a linha sólida os efeitos diretos de uma variável sobre outra variável.

IV - DISCUSSÃO

1 - Diversidade em escala regional

Processos regionais influenciam tanto a diversidade local quanto regional. Fatores geográficos, evolutivos e históricos apresentam um importante papel na determinação da diversidade, composição e repartição de nicho em uma comunidade (Ricklefs & Schluter, 1993). Portanto, a diversidade em uma escala particular não deve ser vista isoladamente dos processos e estruturas que ocorrem em escalas maiores.

O número de espécies encontradas nesta região de savana ($n = 13$) corresponde a menos da metade das espécies encontradas em área de Floresta de Terra Firme da Amazônia Central (Gascon, 1991; Magnusson & Hero, 1991; Hero, 1992), representando um decréscimo acentuado na diversidade de espécies de Anuros nesta área de clima mais seco em uma mesma latitude. No mínimo, outras quatro espécies (Bufo typhonius, Adenomera andreae; Leptodactylus mystaceus e L. wagneri) fazem parte da assembléia de anuros que podem ser encontradas na região de Alter do Chão, porém B. typhonius foi excluído deste trabalho por ser encontrado apenas nos enclaves de floresta de Terra Firme da região; Adenomera não possui girinos aquáticos e os dois Leptodactylus não foram incluídos por não ter havido registro dos seus girinos nas amostras. Apenas quatro espécies foram comuns entre áreas de Mata de Terra Firme contínua (Gascon, 1991; Hero, 1992) e esta área de savana: Leptodactylus knudseni, L. mystaceus, Bufo marinus e Scinax rubra. No entanto, parece haver uma inversão com relação as áreas de maior abundância de algumas espécies. Leptodactylus knudseni e L. mystaceus são mais abundantes em áreas florestadas, enquanto B. marinus é uma espécie extremamente comum em áreas abertas e rara em florestas. Scinax rubra parece ser a espécie mais generalista, sendo frequente nos dois habitats.

Tanto a diversidade quanto a composição de espécies diferiram entre áreas de floresta primária e esta savana amazônica, indicando que fatores como clima e estrutura do habitat podem ser importantes na determinação da estrutura da comunidade quando analisadas em escala regional. Como as áreas de savanas na região Amazônica representam ilhas virtuais cercadas por floresta tropical, a migração e colonização de espécies entre uma área local de savana e seus arredores deve depender da flexibilidade das espécies em tolerar diferentes condições. A baixa similaridade de espécies de anuros entre os dois tipos de habitat, indica que ao longo do processo evolutivo, diferentes espécies foram capazes de se adaptar nesses habitats distintos. A manutenção da diversidade local, uma vez estabelecida, deve ser mantida por processos ecológicos (Case *et al.*, 1992; Ricklefs & Schluter, 1993). Os fatores que favorecem uma espécie variam geograficamente e determinam sua abundância local, portanto, a densidade populacional declina com o aumento da distância do ponto onde os fatores ambientais favorecem seu crescimento (Brown, 1984). Nesse sentido, espécies comuns a habitat de floresta e de savana podem apresentar diferentes abundâncias entre os habitats, dependendo da distância que se encontram dos fatores favoráveis ao seu crescimento.

2 - Diversidade local

2.1 - Distribuição espacial dos girinos

Das treze espécies encontradas nesse estudo, cinco foram restritas a poças temporários, enquanto três ocorreram exclusivamente em habitats permanentes. Esta divisão parece ser muito mais equitativa do que quando comparado as espécies de Matas de Terra Firme amazônicas, onde a grande maioria é encontrada em habitats temporários (Gascon, 1991; Hero, 1992). A área de savana deste estudo também apresentou uma parcela semelhante da comunidade (cinco espécies) ocorrendo em ambos os

tipos de ambientes, o que é raro em áreas de Mata de Terra Firme (Gascon, 1991, Hero, 1992). O aumento da diversidade em uma comunidade local está diretamente relacionado com a diminuição da largura do nicho e aumento da especialização das espécies (Ricklefs & Schluter, 1993). A maior proporção de espécies de girinos que ocorrem em ambos tipos de habitats em savana (área menos diversa) comparada com floresta (área mais diversa) parece seguir essa regra geral. Além disto, a restrição de água disponível para a reprodução em ambientes mais secos pode ter levado a comunidade de anuros de áreas de savana a desenvolverem adaptações para explorarem os habitats mais permanentes (rios e lagos). Por outro lado, o número de corpos d'água utilizados individualmente por algumas espécies (e.g. S. rubra, L. macrosternum, L. fuscus) foi bem menor do que o esperado baseado na distribuição e frequência dos adultos na região. Isto indica que as espécies provavelmente escolham se reproduzir em habitats baseado em características particulares e não apenas na disponibilidade.

2.2 - Distribuição temporal dos girinos

Um número maior de espécies foi encontrado reproduzindo-se durante o pico da estação de chuvas. Parece ser um comportamento comum a espécies que se reproduzem em poças temporárias, esperar pelo momento onde a chuva é mais previsível e a probabilidade da poça secar ser menor (Blair, 1961; Diaz-Paniagua, 1986, 1988). Estas espécies provavelmente apresentam algum mecanismo para verificar as condições ideais para a reprodução e este deve estar intimamente relacionado com a precipitação, pois com a antecipação das chuvas na última estação reprodutiva também houve um maior número de espécies se reproduzindo antecipadamente. Interessantemente, espécies comuns a áreas de floresta e savana apresentaram padrão fenológico distinto nas duas áreas. Scinax rubra se reproduz durante toda a estação de chuvas na área de savana (esse estudo) e apenas após fortes chuvas em área de

floresta (Gascon, 1991, mas veja Crump, 1971). Por outro lado, L. knudnesi reproduziu-se esporadicamente na estação de chuvas na área de estudo e durante toda a estação de chuvas na floresta (Gascon, 1991). Experimentos demonstraram que a sequência fenológica de entrada de girinos em uma poça pode afetar decididamente o desenvolvimento de algumas espécies baseado na alteração da competição interespecífica (Wilbur & Alford, 1985; Gascon, 1992). Como as duas áreas apresentam semelhante período de chuvas, talvez diferenças no nível pluviométrico associadas as exigências interespecíficas expliquem os diferentes padrões encontrados.

Bufo granulosus e B. marinus apesar de reproduzirem principalmente no rio, utilizam também lagos e poças temporárias quando disponíveis, o que faz dessas duas espécies as mais generalistas da comunidade e possibilita a sua reprodução por todo o ano.

Nem todas as espécies de girinos encontradas em um ano, foram coletadas no ano subsequente (e.g. Hyla boans, H. wavrini, Hyla raniceps e L. fuscus). Em 1993, ocorreu a segunda maior cheia em 50 anos (Ayres, 1993) e em 1994 a precipitação durante a época de chuvas foi ainda maior. Como o padrão pluviométrico e o nível do rio foram bastante distintos entre anos, é difícil determinar se a não ocorrência desses girinos se deveu a diferenças no padrão biológico das espécies, a um fracasso da estação reprodutiva ou a erros de amostragem, devido a dispersão dos girinos em períodos de grande cheia. No entanto, os adultos das quatro espécies foram encontrados vocalizando em períodos semelhantes a estação anterior (obs. pes.).

2.3 - Simpatria entre as espécies

Uma grande quantidade de experimentos tem sugerido que a competição interespecífica em girinos é importante na

determinação da distribuição local das espécies (Wilbur, 1972, 1976, 1977; Wilbur e Collins, 1973; DeBenedictis, 1974; Steinwascher, 1978; Woodward, 1982). Em Alter do Chão, o número de espécies de girinos que ocorreu em simpatria foi muito pequeno, diminuindo as chances de interações competitivas e indicando haver uma segregação espacial entre elas. Mesmo no caso de habitats onde houve maior co-ocorrência de espécies, a predação pode reduzir a densidade de girinos a um nível a onde a competição pode não ocorrer ou ter seus efeitos diminuídos (Calef, 1973; Heyer et al., 1975; Heyer, 1976). Se interações competitivas foram importantes na separação de espécies no passado, foi efetiva na evitação da possibilidade de competição atual. Desse modo, a competição interespecífica, pelo menos a nível do estágio larvário, não parece ser um fator importante na estruturação da comunidade desses girinos.

3 - Relação entre as variáveis do meio e a distribuição dos girinos

Habitats temporários e permanentes diferiram na maioria das suas características abióticas e bióticas. Isto proporcionaria as espécies de Anuros um número suficiente de características para distinguir entre os dois habitats e escolher aquele que melhor se adequasse as suas necessidades. No entanto, apesar das diferenças existentes nas condições abióticas dos habitats, estas não foram suficientes para explicar diferenças na distribuição dos girinos entre corpos d'água. Girinos são animais de grande plasticidade em relação a características físico-químicas da água. Esses animais podem modificar suas preferências de temperatura através de aclimatação (Marshall & Grigg, 1980a) ou ao longo do desenvolvimento ((Dupré & Petranksa, 1985) e são sensíveis apenas a extremos de acidez (Pierce et al. 1984; Freda & Dunson, 1986). Experimentos de transferência de girinos para diferentes habitats em escala local, indicam que algumas espécies conseguem

sobreviver em habitats onde não ocorrem naturalmente, na ausência de competição ou predação (Área de estudo: C. Azevedo-Ramos, não publ.; Manaus: Gascon, 1995). Fatores abióticos podem ser mais importantes na determinação da distribuição de girinos em escala regional do que local. As diferenças abióticas encontradas na área de estudo aparentemente não representam um obstáculo na colonização daqueles habitats pelas espécies de girinos.

O tamanho e a permanência do sítio não devem ser negligenciados em estudos sobre estruturação da comunidade, como indicou os valores semelhantes entre a soma dos efeitos diretos e indiretos para área e permanência do habitat e os valores diretos da predação na análise de "Path". O tamanho do sítio, em geral, está correlacionado com algumas de suas características físico-químicas e a presença de predadores. Roth & Jackson (1987) mostraram que poças menores apresentam menos insetos aquáticos e, conseqüentemente, menor mortalidade de girinos do que poças maiores. No modelo de Heyer *et al.* (1975), a diversidade de girinos em um corpo d'água está diretamente relacionada ao número de espécies de peixes presentes. Em geral, quanto maior e mais permanente um sítio, maior o número de espécies desses predadores. Nesse sentido, a análise de "Path" auxiliou a evidenciar os efeitos de um fator que teria sido subestimado no modelo de regressão múltipla, devido ao forte efeito direto da predação na estruturação da assembléia de girinos de Alter do Chão. Provavelmente, seria possível prever a composição potencial de espécies de girinos em um habitat através do tamanho e permanência do corpo d'água, porque estes largamente determinam a composição de predadores.

A predação teve um efeito significativo na estruturação da assembléia de girinos de um corpo d'água, mas não na determinação da riqueza entre habitats. Este fato pode ser relevante na determinação da diversidade alfa (intra habitat) e beta (inter habitat). Predadores podem afetar a composição e diversidade em

um habitat através de diferentes maneiras: removendo seletivamente espécies, removendo aquelas competitivamente superiores ou, ainda, aquelas em maior abundância. Variações no padrão de predação podem, assim, evitar o equilíbrio competitivo ou a exclusão de espécies competitivamente inferiores (Huston, 1994). Efeitos similares têm sido descritos em vários tipos de comunidades, como costões marinhos (Paine, 1974; Lubchenco, 1978); herbívoro-planta (Zeevalking & Fresco, 1977) e em anfíbios (Wilbur, 1987; Buskirk, 1988; Resetarits, 1991; Werner, 1991). No entanto, dependendo das características da comunidade, predadores podem reduzir a população de espécies de presas mais susceptíveis (e.g. palatáveis ou com defesas menos eficazes), contribuindo para a dominância de poucas espécies (e.g. impalatáveis ou com melhores estratégias de defesa) (Lubchenco, 1978; McCormick & Stevenson, 1989; Sterner, 1989). O efeito da predação diferencial na distribuição de espécies de girinos também foi mostrada para Amazônia Central (Magnusson & Hero, 1991, Gascon, 1992). Em Alter do Chão, a composição das espécies de girinos variou ao longo de um gradiente de predação. A ocorrência de uma presa em um habitat onde prevalece um determinado predador, provavelmente, depende da eficácia de suas estratégias de defesa e esse predador pode, através da predação seletiva, determinar a composição de presas presentes naquele habitat (ver Capítulo 3). Em uma área onde os principais predadores são náíades de Odonata e peixes, as estratégias de defesa dos girinos provavelmente evoluíram para serem específicas a cada tipo de predador e associadas ao habitat em que vivem. A vulnerabilidade de uma determinada espécie a predação determinaria, assim, a sua distribuição entre os habitats disponíveis e explicaria o padrão de separação de habitats observado no ambiente natural. Por outro lado, a especificidade de uma estratégia que permite a ocorrência de uma determinada espécie em um habitat, mas não em outro, pode afetar a diversidade alfa, mas não a beta, uma vez que uma espécie não adaptada a um conjunto de predadores específicos pode ser substituída por outra. Assim, os efeitos dos predadores sobre a

composição de assembléias de girinos em um habitat parece ser muito mais forte que seus efeitos sobre a riqueza por poça. Por isso, contrário ao modelo de Heyer et al. (1975) que prevê uma redução na diversidade alfa e beta de girinos por causa da presença de predadores, em Alter do Chão, os predadores parecem estar aumentando a diversidade beta, com pouco efeito sobre a diversidade alfa. Possivelmente, na ausência de predadores, processos competitivos reduziriam a diversidade de anuros.

A determinação das estratégias antipredatórias que possibilitam a convivência entre presa e predador parece ser o passo seguinte na explicação dos fatores que determinam a distribuição das espécies de girinos em Alter do Chão. Algumas dessas estratégias foram investigadas nos Capítulos 3 e 4.

CAPÍTULO III

ESTRATÉGIAS ANTIPREDATÓRIAS EM LARVAS DE ANUROS: I - VULNERABILIDADE DA PRESA E A DISTRIBUIÇÃO DE PRESAS E PREDADORES NO AMBIENTE NATURAL.

RESUMO:

A susceptibilidade de seis espécies de girinos a predação por invertebrados e peixes no laboratório foi comparada com sua distribuição no ambiente natural para avaliar a importância de predadores na organização de assembléias de anuros tropicais. A vulnerabilidade das espécies de girinos foi avaliada considerando possíveis diferenças ontogenéticas na toxicidade e na palatabilidade relativa das espécies em testes de escolha. Os predadores utilizados foram larvas de Hydrophilidae (Coleoptera), larvas de Libellulidae (Odonata) e adultos de Geophagus gr. altifrons (Ciclidae). Quarenta corpos d'água foram examinados durante 28 meses nas margens do rio Tapajós em uma região de savana amazônica para se verificar a fenologia e simpatria de espécies de girinos e predadores. Das espécies de girinos testadas, duas co-ocorrem em habitats com predadores invertebrados, uma com peixes e três espécies ocorrem com ambos predadores, embora prevaleçam com peixes. Predadores invertebrados foram frequentes em habitats temporários, enquanto peixes foram comuns em rios e lagos. Presas impalatáveis a peixes

foram palatáveis a invertebrados. Larvas de Coleoptera foram os predadores mais vorazes em cativeiro, enquanto peixes foram os menos efetivos. Ovos apresentaram baixa pressão de predação e, em geral, não houve diferenças ontogenéticas na palatabilidade dos estágios larvários. A palatabilidade das espécies variou em função da disponibilidade de presas alternativas. A relevância dos testes de palatabilidade individual ou relativa deve considerar a distribuição e co-ocorrência das espécies de presas em condições naturais para se avaliar a real pressão de predação interespecífica. Neste trabalho, houve relação significativa entre a distribuição de predadores nos corpos d'água e a sobrevivência média experimental dos girinos que ocorrem naqueles ambientes em testes com os mesmos predadores. Tanto predadores vertebrados quanto invertebrados podem potencialmente limitar a distribuição ou alterar a abundância relativa dessas espécies de girinos através de predação diferencial.

I - INTRODUÇÃO

Predação pode ser responsável pela estruturação de comunidades através da redução da abundância de presas, limitando sua distribuição e modificando a composição das espécies através de predação preferencial (Spiller & Schoener, 1988; Resetarits & Wilbur, 1989; Alford, 1995). Estudos de preferência alimentar são fundamentais para entender as relações tróficas básicas em qualquer ecossistema (Peterson & Renauld, 1986) e o efeito destas

sobre a organização de comunidades. Por outro lado, a ocorrência de uma espécie de presa em um determinado habitat depende da aptidão diferencial desta espécie nos vários habitats disponíveis (Grubb, 1972). Provavelmente, presas desenvolveram diversas estratégias antipredatórias que possibilitam sua convivência com predadores característicos de determinado habitat.

Larvas de anuros podem ser encontradas em habitats temporários ou permanentes. A pressão de predação nesses dois habitats deve diferir em decorrência da composição de predadores, os quais devem atuar, em algum grau, na estruturação da comunidade de girinos (Heyer et al., 1975; Hero, 1992; Magnusson & Hero, 1991; Gascon, 1992). Em geral, poças temporárias não apresentam peixes, importantes predadores de corpos d'água permanentes e considerados como um dos principais fatores limitantes da distribuição de girinos em ambientes temperados (Woodward, 1983; Kats et al., 1988; Brönmark & Edenhamn, 1994) e tropicais (Heyer et al., 1975, mas veja Magnusson & Hero, 1991 e Gascon, 1992). No entanto, vários mecanismos ou comportamentos antipredatórios de girinos já foram descritos, os quais possibilitam a coexistência com peixes (Morin, 1986; Petranksa et al., 1987; Katz et al., 1988). Uma das mais importantes adaptações antipredatórias secundária é a toxidade de ovos e larvas de algumas espécies de anuros, que reduzem o risco de predação por peixes (Licht, 1968; Formanowicz & Brodie, 1982). No entanto, predadores invertebrados, em geral, não distinguem entre

presas palatáveis e impalatáveis a peixes (Wassersug, 1973). Isto equivale a dizer que o sucesso de uma defesa depende do tipo de pressão de predação existente. Outro fator a ser considerado é a variação ontogenética na toxidade de uma espécie de girino (Brodie & Formanowicz, 1987). O estudo detalhado das variações nas estratégias de defesa, associado a distribuição de larvas de anuros e predadores em seu ambiente natural poderiam ajudar no entendimento dos fatores estruturadores de assembléias de anuros.

No Capítulo 2, foi mostrado que a distribuição dos girinos em uma savana Amazônica estava relacionada com a distribuição dos predadores. Quarenta corpos d'água foram examinados quanto a distribuição e fenologia de presas e predadores durante 28 meses. Neste capítulo, eu procurei identificar algumas das causas relacionadas a limitação na distribuição dos girinos. Com essa finalidade, eu identifiquei as diferenças interespecíficas na vulnerabilidade de seis espécies de girinos a predadores vertebrados e invertebrados no laboratório e comparei os resultados com a distribuição destas presas e predadores no ambiente natural. As espécies de girinos utilizadas foram Hyla wavrini, Bufo marinus, B. granulosus, Lysapsus limellus, Leptodactylus macrosternum e Scinax rubra. Os girinos de L. limellus e H. wavrini são raros no ambiente natural, no entanto os adultos de todas essas espécies são comuns na área de savana estudada (obs. pes.). Hyla wavrini é típica de habitats aquáticos permanentes com grandes quantidades de peixes. As espécies de

Bufo e Lysapsus limellus ocorrem tanto em habitats permanentes quanto poças temporárias, embora prevaleçam em lagos e rios. Leptodactylus macrosternum e Scinax rubra são comuns em habitats temporários, onde, em geral, co-ocorrem predadores invertebrados (Capítulo 2). Neste trabalho eu determinei (1) as diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade dos girinos; (2) a vulnerabilidade relativa de diferentes espécies de girinos a predadores vertebrados e invertebrados; e (3) a relação entre a distribuição de predadores no ambiente natural e a sobrevivência média dos girinos nos corpos d'água, estimada a partir de experimentos no laboratório. No capítulo 2, eu mostrei que a comunidade de girinos pode ser descrita através de sua composição específica. Aqui eu testo se a comunidade pode ser descrita através da vulnerabilidade das espécies componentes a diferentes tipos de predadores.

II - MATERIAIS E MÉTODOS

1 - Metodologia comum aos experimentos de vulnerabilidade

Os experimentos foram realizados na base de pesquisa da Superintendência de Desenvolvimento da Amazônia (SUDAM), administrada pelo Instituto de Pesquisas da Amazônia (INPA) em Alter do Chão, Santarém, PA, uma área de savana na Amazônia central (para descrição da área ver Capítulo 1).

Dois tipos de experimentos foram realizados. O primeiro foi delineado para determinar diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade dos girinos e o segundo, para determinar a vulnerabilidade relativa de cada espécie, quando na presença de uma segunda espécie (testes de escolha). Os predadores utilizados nos experimentos de laboratório foram larvas de Coleoptera (Hydrophilus sp; Hydrophilidae), náíades de Odonata (Pantala flavescens; Libellulidae) e peixes (Geophagus gr. altifrons; Ciclidae). Estes animais foram escolhidos por serem abundantes nos corpos d'água e por ocorrerem juntos com várias espécies de girinos.

Os predadores e os girinos foram coletados 24 - 48 h antes de cada experimento e mantidos em tanques (1,0 x 0,5 x 0,5 m) com água de poço artesiano. Os predadores foram alimentados ad libitum por 8 horas e, em seguida, deixados sem alimentação por 12 horas. Predadores invertebrados foram alimentados com larvas de odonata pequenas (< 10 mm). Peixes e girinos foram alimentados com ração de peixe industrial. O volume de presas e predadores foi medido através do deslocamento de água em proveta graduada de 10 e 50 ml (precisão de 0,1 ml) após o término dos experimentos (Tab. 1). Os girinos foram medidos em grupos de 10 e valor individual estimado dividindo-se o volume total pelo número de girinos. Os predadores foram medidos individualmente. No caso de não haver sobreviventes ou de haver número de presas insuficiente para as medidas, girinos de tamanhos semelhantes do tanque

Tabela 1: Diâmetro médio de ovos ($\pm$ desvio padrão) e volume médio ($\pm$ DP em cm^3) de girinos (em cada estágio de desenvolvimento) e predadores nos experimentos de palatabilidade. Nos testes de escolha foram utilizados girinos com volume semelhante ao estágio de natação.

ESPÉCIE DE GIRINOS	OVO (mm)	RECÉM ECLODIDO	NATAÇÃO LIVRE	PRÉ - METAMÓRFICO
<u>Bufo granulosus</u>	1.19 ($\pm$ 0.09)	< 0.01	0.05 ($\pm$ 0.00)	0.07 ($\pm$ 0.025)
<u>Bufo marinus</u>	1.38 ($\pm$ 0.12)	< 0.01	0.04 ($\pm$ 0.016)	0.15 ($\pm$ 0.039)
<u>Hyla wavrini</u>	1.31 ($\pm$ 0.05)	< 0.01	0.02 ($\pm$ 0.007)	0.30 ($\pm$ 0.04)
<u>Lysapsus limellus</u>	1.66 ($\pm$ 0.04)	< 0.01	0.03 ($\pm$ 0.089)	-----
<u>Leptodactylus macrosternum</u>	2.32 ($\pm$ 0.13)	< 0.01	0.02 ($\pm$ 0.007)	0.34 ($\pm$ 0.20)
<u>Scinax rubra</u>	1.35 ($\pm$ 0.22)	< 0.01	0.08 ($\pm$ 0.017)	0.27 ($\pm$ 0.043)
PREDADORES	MÉDIA	DESVIO PADRÃO		
Peixes	7.70	2.536		
Larva de Odonata	0.48	0.099		
Larva de Coleoptera	1.08	0.586		

estoque foram medidos.

Os experimentos foram realizados em recipientes plásticos redondos (30 cm de diâmetro e 15 cm de altura), com água de poço artesiano até 10 cm. Os dois tipos de experimentos de vulnerabilidade tiveram duração de 24 horas. Após o término dos experimentos, eu registrei o número de ovos ou girinos não predados, o qual foi expressado em percentagem sobre o número inicial. Cada predador e girino foi utilizado somente uma vez nos experimentos.

2 - Diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade da presa

As diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade dos anfíbios foram testadas oferecendo-se quatro estágios de desenvolvimento de anuros a cada tipo de predador. Dez girinos (ou 20 ovos) de uma espécie em cada estágio de desenvolvimento foram oferecidos a um predador. Os estágios de desenvolvimento da presa foram classificados seguindo categorias gerais de Gosner (1960): (1) ovos (estágio 1 - 18); (2) recém-eclodidos (estágio 19 - 24); (3) girinos de natação (estágio 25 - 35) e (4) pré-metamórficos (estágio 36 - 41).

O número de espécies de girinos testado, de estágios e de replicadas por experimento foi dependente da disponibilidade de estágios adequados de presa e predador para cada experimento e da

sobrevivência dos predadores nos recipientes experimentais (Tab. 2). No caso de haver morte do predador durante os experimentos, o teste foi descartado das análises. Os resultados de experimentos com espécies de girinos testadas em apenas um estágio ou com apenas um tipo de predador não podiam ser usados em comparações ontogenéticas ou interespecíficas, mas estes dados foram usados posteriormente na construção de um índice de sobrevivência média para os girinos em cada corpo d'água (ver seção 4).

As diferenças intra e interespecíficas na sobrevivência dos girinos foram testados por Análise de Variância (ANOVA). A normalidade dos dados e homogeneidade das variâncias foram testadas por análise de resíduos (Wilkinson, 1990). As diferenças significativas na sobrevivência das espécies e estágios foram testadas pelo teste paramétrico de Comparação Múltipla de Tukey (Zar, 1984). O último estágio de desenvolvimento (pré-metamórfico) não foi incluído nas análises de comparação da sobrevivência entre espécies, devido as diferenças interespecíficas no tamanho dos girinos, as quais poderiam influenciar o número de girinos deste estágio comidos por um predador.

3 - Vulnerabilidade relativa

A vulnerabilidade relativa dos girinos foi determinada em testes de escolha onde duas espécies de girinos foram

Tabela 2: Espécies testadas e número de replicatas para os experimentos de diferenças ontogenéticas na palatabilidade de girinos submetidos a três tipos de predadores. As espécies de girinos foram representadas por suas iniciais: Bg = Bufo granulosus; Bm = Bufo marinus; Hw = Hyla wavrini; Ll = Lysapsus limellus; Lm = Leptodactylus macrosternum; Sr = Scinax rubra.

PREDADOR	ESTÁGIO	Bg	Bg	Hw	Ll	Lm	Sr
CICLIDAE	Ovos	10	10	10	10	10	4
	Recém-eclodido	10	5	10	--	10	5
	Natação	10	10	10	--	10	10
	Pré-metamórfico	10	10	--	--	10	10
LARVA DE ODONATA	Ovos	10	4	10	6	10	--
	Recem-eclodido	10	7	10	2	10	7
	Natação	10	10	10	2	10	10
	Pré-metamórfico	8	10	6	--	10	10
LARVA DE COLEOPTERA	Natação	--	5	--	--	7	5
	Pré-metamórfico	--	6	--	--	7	5

apresentadas a cada tipo de predador (Tab. 3). Apenas quatro espécies de girinos foram testadas para limitar o número de combinações possíveis entre elas, possibilitando aumentar o número de replicatas. Apenas girinos no estágio de natação livre foram utilizados. Cinco girinos de cada espécie foram oferecidos simultaneamente a um predador de cada tipo. O número de sobreviventes de cada espécie de girino foi registrado em intervalos de três horas, com exceção de um registro adicional feito uma hora após o início do experimento nos testes com predadores invertebrados. As variações interespecíficas na sobrevivência de cada espécie do par testado foram analisadas comparando-se a sobrevivência média de cada espécie após 24 horas pelo teste de Mann-Whitney (Zar, 1984).

4 - Vulnerabilidade dos girinos e a distribuição de presas e predadores no ambiente natural

A coleta de girinos e predadores em 40 corpos d'água na área de estudo foi descrita no Capítulo 2. Para se investigar se predadores podem afetar a distribuição de girinos de vulnerabilidades diferentes no ambiente natural, a distribuição dos predadores foi relacionada com a sobrevivência média dos girinos em cada corpo d'água através de regressão linear simples. Para reduzir a dimensionalidade, as densidades de quatro tipos de predadores e a sobrevivência média das seis espécies de girinos foram reduzidas a duas variáveis compostas através de Análise de

Tabela 3: Resumo das combinações de espécies de girinos utilizadas em teste de escolha e o número de replicatas feita para cada combinação. Abreviações das espécies de girinos como na tabela 2.

PREDADOR	GIRINOS	Bg	Sr	Lm
CICLIDAE	Bm	10	10	10
	Bg	--	4	10
	Sr		--	10
	Lm			--
LARVA DE ODONATA	Bm	11	10	10
	Bg	--	8	11
	Sr		--	10
	Lm			--
LARVA DE COLEOPTERA	Bm	5	5	5
	Bg	--	5	6
	Sr		--	5
	Lm			--

Escala Multidimensional (MDS) (ver Capítulo 2, seção 4.1.1, para detalhes sobre o método).

Os dados sobre sobrevivência intraespecífica foram retirados dos experimentos sobre diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade realizados para seis espécies de girinos (Bufo marinus, B. granulosus, Hyla wavrini, Lysapsus limellus, Leptodactylus macrosternum e Scinax rubra). O valor de vulnerabilidade geral dos girinos no habitat foi estimado como a sobrevivência média das espécies testadas que ocorreram naquele habitat. As variáveis incluídas na análise de MDS foram as sobrevivências de cada espécie de girino nos diferentes estágios de desenvolvimento quando submetidas a predação por náíades de Odonata e peixes (predadores mais abundantes na área de estudo; Capítulo 2). A análise de MDS mostra a relação entre vários objetos (no caso, espécies) a partir de uma matrix de distância entre eles (no caso, as sobrevivências dos 4 estágios de girinos na presença de predadores) (Manly, 1986). O índice de similaridade utilizado para criar a matriz de distância na análise de MDS foi o índice de Bray-Curtis (ver Capítulo 2). A nova variável foi criada em apenas uma dimensão, baseada em dez simulações para se encontrar a melhor configuração entre as distâncias. Para cada corpo d'água foi, então, calculado um valor de vulnerabilidade média dos girinos ali presentes, dividindo-se a soma das sobrevivências de cada espécie de girino presente pela riqueza das seis possíveis espécies presentes naquele habitat.

Apenas os habitats com presença de girinos foram incluídos nas análises (n = 28 de um total de 40; Capítulo 2).

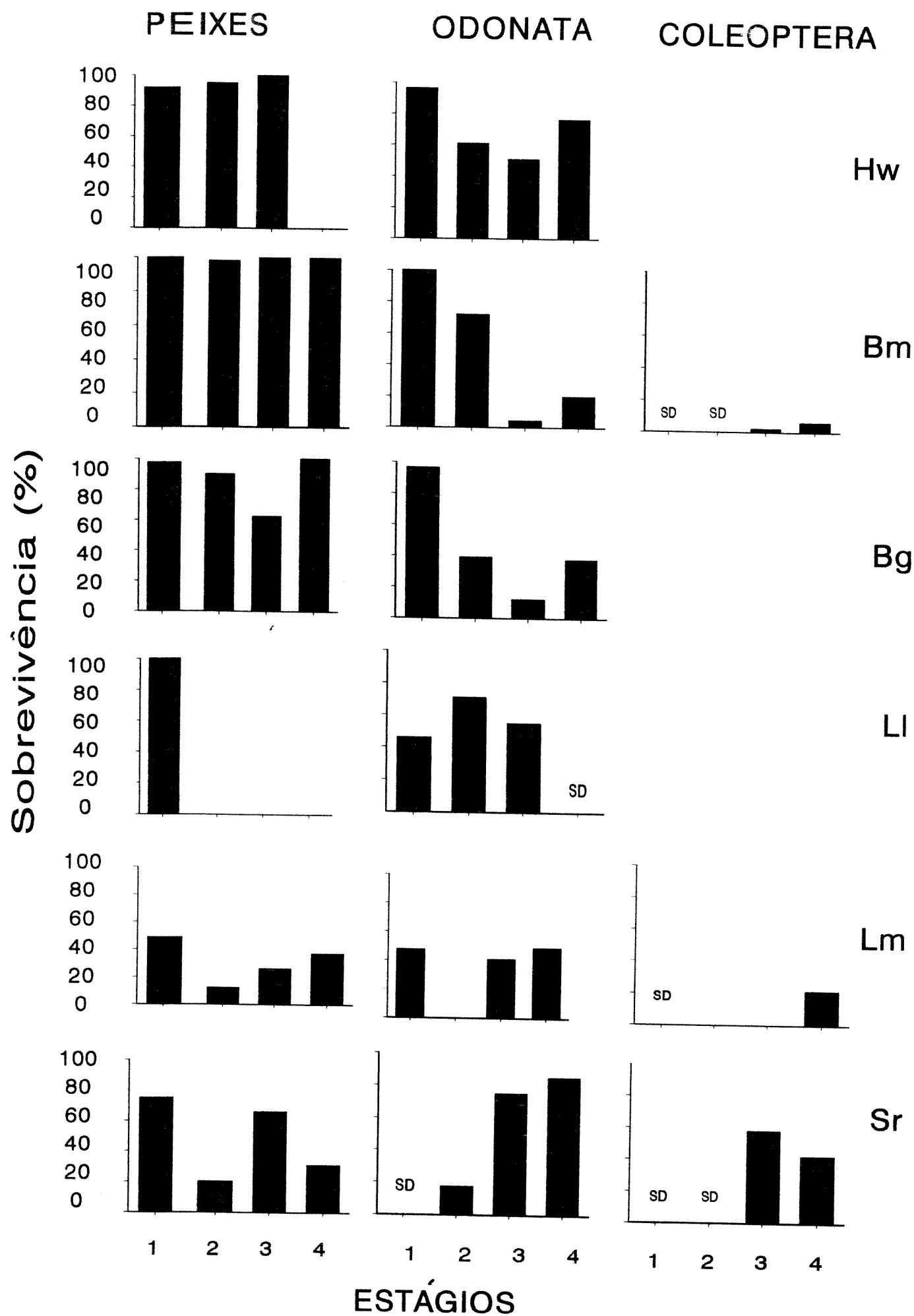
Um índice da distribuição dos predadores nos corpos d'água foi obtida através da ordenação dos habitats em uma dimensão por MDS, baseado nas densidades dos predadores (peixes, odonatas, hemipteros e coleopteros) nos corpos d'água (ver Capítulo 2 para detalhes sobre a análise). A variável composta para predadores nos corpos d'água foi, em seguida, relacionada com a variável composta para vulnerabilidade média dos girinos que ocorrem em um corpo d'água na análise de regressão simples. Um valor significativo da regressão indicaria que a distribuição dos predadores na natureza estaria relacionada com a vulnerabilidade média dos girinos nos corpos d'água, e portanto, os resultados sobre diferenças interespecíficas na vulnerabilidade dos girinos no laboratório poderiam ter relevância para explicar a distribuição dos girinos em seu ambiente natural.

III - RESULTADOS

1 - Diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade da presa

As sobrevivências médias das espécies de girinos variaram dependendo do estágio e do predador (Fig. 1). A predação de ovos foi pequena tanto por predadores vertebrados quanto por invertebrados, com excessão dos ovos de L. macrosternum onde 50 %

Figura 1: Sobrevivência média (expressa em %) de diferentes estágios de girinos quando submetidos a predação por peixes (Geophagus gr altifrons), náíades de Odonata (Pantala flavencens) e larvas de Coleoptera (Hydrophilus sp). Estágio 1 = ovos; estágio 2 = recém-eclodidos; estágio 3 = natação; estágio 4 = pré-metamórficos (ver seção de métodos para as categorias equivalentes a Gosner, 1960). SD = sem dados. Abreviações das espécies de girinos como na tabela 2. Girinos de Hyla wavrini, Bufo granulatus e Lysapsus limellus não foram testados com Coleoptera.



foram predados por peixes ao final do experimento. Nitidamente, girinos de Bufo marinus, H. wavrini e, com maior variação, B. granulatus foram pouco predados por peixes em qualquer estágio de desenvolvimento, enquanto todos os estágios de L. macrosternum e S. rubra foram comidos por esses predadores. Predadores invertebrados alimentaram-se de todas as espécies de girinos, embora larvas de coleoptero tenham causado maior mortalidade aos girinos após 24 h.

De maneira geral, a susceptibilidade dos girinos não decresceu com o aumento de seu tamanho, mas em alguns casos foi possível identificar uma predação diferencial entre estágios (Tab. 4). Quando submetidos a predação por náíades de odonata, a mortalidade dos girinos de natação e pré-metamórficos de B. marinus foi maior que os girinos recém-eclodidos, enquanto que os mesmos estágios para S. rubra e L. macrosternum apresentaram mortalidade menor que os girinos recém eclodidos (Fig. 1; Tab. 4). A mortalidade de Bufo granulatus foi maior no estágio de natação quando submetido a predação por peixes, enquanto ovos e pré-metamórficos foram pouco predados (Tab. 4). No entanto, quando submetidos a predação por náíades, não houve diferenças na predação dos estágios de girinos desta espécie, sendo todos bastante predados. Um número menor de Hyla wavrini sobreviveu com náíades do que com peixes (Fig. 1). No entanto, independente do predador, não houve diferenças na mortalidade entre os estágios (Tab. 4). Girinos recém-eclodidos de L. limellus foram menos

Tabela 4: Diferenças ontogenéticas na sobrevivência de girinos submetidos a predação por peixes, larvas de Odonata e larvas de Coleoptera. Letras iguais na horizontal correspondem a diferenças não significantes na sobrevivência em diferentes estágios pelo teste de Comparação Múltipla de Tukey. SV indica os estágios sem variância e não incluídos nas análises. Abreviações das espécies de girinos como na Tabela 2. As diferenças significantes ($P < 0,05$) foram indicados com um *.

ESPÉCIES	OVO	RECÉM ECLODIDO	NATAÇÃO	PRÉ- METAMÓRFICO	F	P
PEIXES:						
Bg	a	a,b	b	SV	3.865	0.034 *
Bm	SV	SV	SV	SV		
Hw	a	a	SV	--	0.014	0.909
Lm	a	a	a	a	2.359	0.088
Sr	a	a	a	a	3.116	0.050
LARVAS DE ODONATA:						
Bg	SV	a	a	a	2.757	0.083
Bm	SV	a	b	b	12.943	0.001 *
Hw	SV	a	a	a	1.520	0.240
Ll	a	b	a,b	--	21.774	0.001 *
Lm	a	SV	a	a	0.103	0.903
Sr	--	a	b	b	30.224	0.001 *
LARVAS DE COLEOPTERA:						
Bm	--	--	a	a	t = 1.26	0.242
Lm	--	SV	SV			
Sr	--	--	a	a	t = 0.60	0.565

predados por náíades do que ovos, porém apresentaram sobrevivência semelhante ao estágio de natação (Tab. 4).

Quando submetidos a predação por peixes, girinos de S. rubra e L. macrosternum apresentaram menor sobrevivência comparada as demais espécies (Tab. 5). No estágio de natação, B. marinus e H. wavrini não puderam ser incluídas na análise pois obtiveram 100 % de sobrevivência em todos os testes e, portanto, sem variância. No entanto, os gráficos da figura 1 não deixam dúvidas sobre a maior sobrevivência destas espécies em relação as demais. Bufo granulosus e Lysapsus limellus parecem possuir uma vulnerabilidade intermediária nos estágios de recém-eclodido e de natação comparada as outras espécies quando submetidos a predação por náíades. A sobrevivência de girinos não vulneráveis a peixes (e. g. B. marinus, H. wavrini e, em menor grau, B. granulosus) foi menor ou igual às demais espécies quando na presença de predadores invertebrados (Tab. 5).

2 - Vulnerabilidade relativa

Bufo marinus e B. granulosus foram pouco predados por peixes, independente da combinação de espécies testada com essas espécies, no entanto foram bastante vulneráveis a predação por invertebrados (Fig. 2d a p). S. rubra apresentou alta ou igual sobrevivência comparada com as demais espécies ao longo de todo o tempo de experimento, independente do predador testado (Fig. 2a a

Tabela 5: Diferenças interespecíficas na sobrevivência em um determinado estágio quando submetidos a diferentes predadores. Letras iguais na horizontal correspondem a diferenças não significantes na sobrevivência interespecífica pelo teste de Tukey. SV = sem variância. Abreviações das espécies de girinos como na Tabela 2. Diferenças significantes foram indicadas por um *.

ESPÉCIES	Bg	Bm	Hw	Ll	Lm	Sr	F	P
PEIXES:								
Ovos	a	SV	a	--	b	a	7.849	0.0001 *
Recem-eclodido	a	a	a	--	b	b	32.121	0.0001 *
Natação	a	SV	--	--	a	a	2.943	0.070
LARVAS DE ODONATA:								
Ovos	a	SV	a	b	b	--	21.886	0.0001 *
Recem-eclodido	a,b	a	a,b	a,b	SV	a,b	3.493	0.019 *
Natação	a	a	b	a,b	a,b	b	8.308	0.0001 *
LARVAS DE COLEOPTERA:								
Natação	--	a	--	--	SV	b	t = 3.453	0.009 *
Pré-metamórfico	--	a	--	--	a	a	2.438	0.123

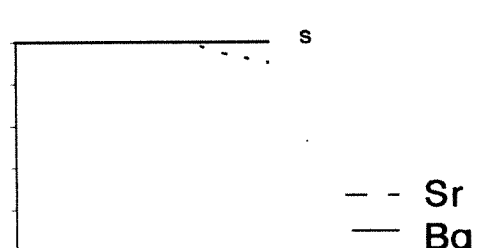
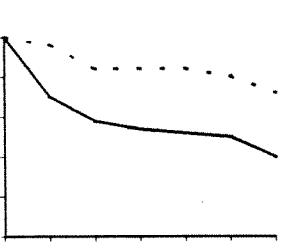
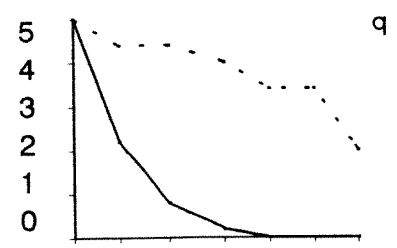
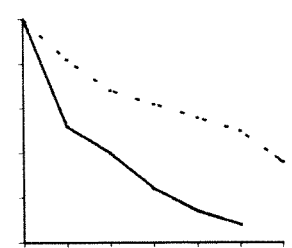
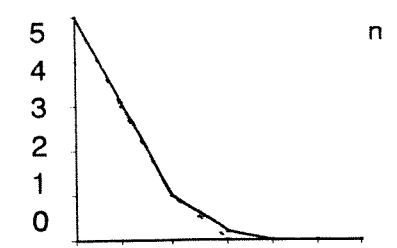
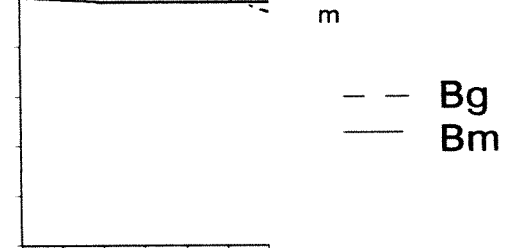
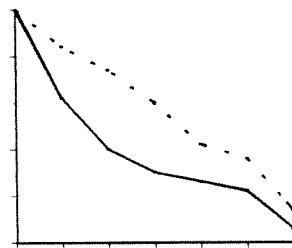
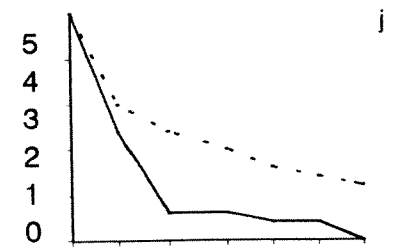
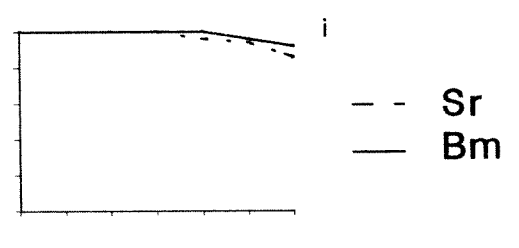
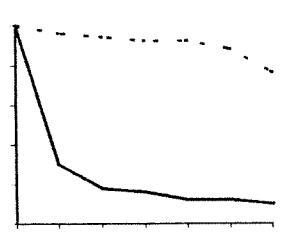
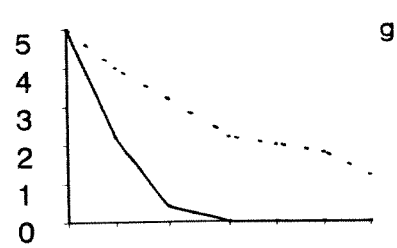
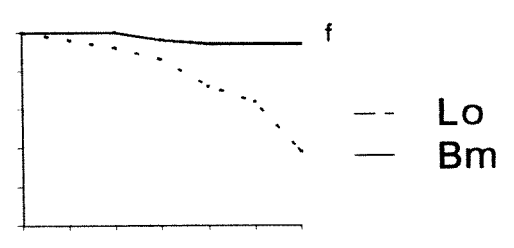
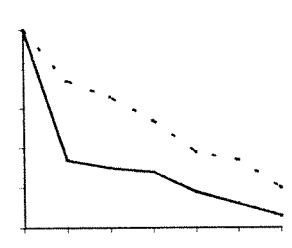
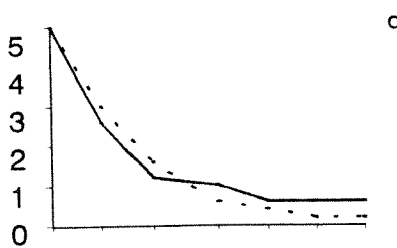
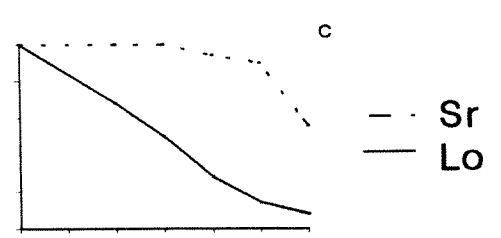
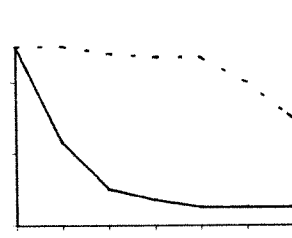
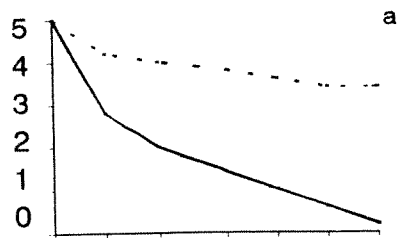
Figura 2: Sobrevivência média de diferentes pares de espécies de girinos em testes de escolha na presença de três tipos de predadores. Abreviações das espécies como na tabela 2.

COLEOPTERA

ODONATA

PEIXE

NÚMERO DE SOBREVIVENTES



0 1 3 6 9 12 24

0 1 3 6 9 12 24

0 1 3 6 9 12 24

TEMPO (H)

c;g a i; q a s; Tab. 6). L. macrosternum foi rapidamente predado por peixes, quando testado com B. granulosus e B. marinus (Fig. 2f,p; Tab. 6). No entanto, quando submetido a predação por invertebrados (Fig. 2d,e,n,o), obteve sobrevivência semelhante a essas duas espécies de presas alternativas nos testes de escolha, exceto quando na presença de B. granulosus e náíades, onde obteve maior mortalidade; Tab. 6). Bufo marinus e B. granulosus apresentaram sobrevivências médias semelhantes quando apresentados juntos a peixes e Odonatas, embora B. granulosus tenha sido menos comido quando submetido a predação por Coleoptera (Tab. 6).

Em geral, os girinos apresentaram maior sobrevivência média quando na presença de peixes (3,52) do que quando com Coleoptera (0,73) ou Odonata (1,51). Bufo granulosus e B. marinus apesar de possuírem alta sobrevivência com peixes, foram bastante susceptíveis a predação por invertebrados. Leptodactylus macrosternum foi altamente predado por todos os tipos de predadores, enquanto S. rubra foi a espécie menos consumida (Tab. 6).

3 - Comparação entre os dois tipos de testes de vulnerabilidade:

As sobrevivências médias para o estágio de natação foram utilizadas para identificar as coincidências e diferenças nos resultados dos testes de vulnerabilidade individual e relativa

Tabela 6: Vulnerabilidade de cada espécie de girino submetidos a diferentes predadores em testes de escolha. O valor de sobrevivência corresponde a primeira e a segunda espécie de girino do par testado, respectivamente. As sobrevivências médias de cada espécie de girino independente do par testado são mostradas abaixo da tabela. Abreviações das espécies de girinos como na tabela 2.

PAR TESTADO	PREDADOR	SOBREVIVÊNCIA MÉDIA	U	P
Lm x Sr	Coleoptera	0.2 / 3.4	0.0	0.007
	Odonata	0.5 / 3.1	9.5	0.001
	Peixe	0.4 / 2.8	17.0	0.008
Bm x Lm	Coleoptera	0.6 / 0.2	13.0	0.880
	Odonata	0.3 / 1.0	42.5	0.460
	Peixe	4.7 / 1.9	92.0	0.001
Bm x Sr	Coleoptera	0.0 / 1.2	2.5	0.018
	Odonata	0.5 / 3.8	3.0	< 0.001
	Peixe	4.6 / 4.3	58.0	0.154
Bg x Bm	Coleoptera	1.2 / 0.0	25.0	0.004
	Odonata	0.7 / 0.4	71.0	0.378
	Peixe	4.7 / 4.9	44.5	0.503
Lm x Bg	Coleoptera	0.0 / 0.0		
	Odonata	0.4 / 1.8	91.0	0.020
	Peixe	1.4 / 3.1	74.5	0.050
Bg x Sr	Coleoptera	0.0 / 2.0	0.0	0.005
	Odonata	2.0 / 3.6	14.0	0.054
	Peixe	5.0 / 4.5	10.0	0.317
Bg	Coleoptera	0.40		
	Odonata	1.50		
	Peixe	4.26		
Bm	Coleoptera	0.20		
	Odonata	0.40		
	Peixe	4.73		
Lm	Coleoptera	0.13		
	Odonata	0.63		
	Peixe	1.23		
Sr	Coleoptera	2.20		
	Odonata	3.50		
	Peixe	3.87		

(Tab. 7).

As relações interespecíficas na sobrevivência média dos girinos obtidas nos testes de vulnerabilidade com espécies individuais e nos testes de escolha foram semelhantes quando o predador testado foi Coleoptera. Nos testes individuais, B. granulatus e L. macrosternum apresentaram sobrevivência semelhante quando submetidos a náíades de Odonata e peixes. No entanto, quando presentes no mesmo recipiente experimental, B. granulatus apresentou maior sobrevivência com náíades do que L. macrosternum. Leptodactylus macrosternum e S. rubra apresentaram sobrevivências semelhantes com peixes e odonatas quando isoladas, mas diferentes quando juntas. Bufo granulatus apresentou menor sobrevivência do que B. marinus quando apresentados isoladamente a peixes, mas apresentaram sobrevivências semelhantes quando no mesmo recipiente.

4 - Vulnerabilidade dos girinos e a distribuição de presas e predadores no ambiente natural

A variável composta construída a partir da sobrevivência média das espécies de girinos nos quatro estágios de desenvolvimento quando submetidos a predação por náíade de Odonata e peixes, obteve um índice de estresse de 0,17 na análise de MDS. A variável composta que resume a densidade dos predadores nos corpos d'água obteve um índice de estresse de 0,28. Os

Tabela 7: Comparação simplificada entre os resultados dos testes de vulnerabilidade individual (Tabela 5) e relativa (Tabela 6) para quatro espécies de girinos no estágio de natação. Os sinais indicam as diferenças (x) ou igualdades (o) entre os resultados das sobrevivências médias de duas espécies nos experimentos de vulnerabilidade individual e relativa. Os pares de espécies não testados foram assinalados com um ".". Abreviações das espécies de girinos como na tabela 2.

PREDADOR		COMPARAÇÃO ENTRE OS TESTES DE VULNERABILIDADE INDIVIDUAL E RELATIVA		
		Bg	Bm	Lm
Peixe	Bm	x		
	Lm	o	o	
	Sr	o	x	x
		Bg	Bm	Lm
Odonata	Bm	o		
	Lm	x	o	
	Sr	o	o	x
		Bg	Bm	Lm
Coleoptera	Bm	.		
	Lm	.	o	
	Sr	.	o	o

valores encontrados para esses índices indicam que apesar de grande parte da variação dos dados ser explicada por esses componentes informações podem ser encontradas em ordenações com mais dimensões. No entanto, outras dimensões não foram analisadas para conservar a validade dos testes inferenciais usando variáveis externas. A regressão simples entre o componente para vulnerabilidade média de girinos e o componente para densidade de predadores realizada para 28 corpos d'águas foi significativa ($r^2 = 0.30$; $P = 0.003$; Fig. 3). Em termos biológicos, este resultado mostra que a composição da comunidade de girinos em termos de sua vulnerabilidade a predadores medidas no laboratório foi significativamente relacionada ao padrão de ocorrência dos predadores na natureza. Isto corrobora a hipótese de que a susceptibilidade diferencial das espécies de girinos a predadores determina a composição específica das assembléias nos lagos.

IV - DISCUSSÃO

1 - Vulnerabilidade das espécies de anuros

A susceptibilidade dos girinos aos predadores testados iniciou-se após a eclosão, uma vez que os ovos foram pouco consumidos por peixes e larvas de Odonata. Apesar de larvas de Coleoptera serem mencionadas como importantes predadores de ovos de anuros (Magnusson & Hero, 1991), este estágio não foi testado com este predador neste trabalho. Das seis espécies de girinos

testadas, as quais correspondem as mais comuns na comunidade de anuros local, apenas H. wavrini não coloca seus ovos direto na água. Considerando as treze espécies de girinos naturalmente encontradas na área de estudo (Capítulo 2), 62 % possuem oviposição aquática, enquanto apenas 31 % possuem oviposição terrestre ou semi-terrestre (obs. pes.). Estes dados são semelhantes a proporção encontrada em poças com pouca pressão de predação de ovos em uma floresta tropical (Magnusson & Hero, 1991). Possivelmente a predação de ovos não seja uma pressão seletiva forte nesta comunidade.

Não houve diferenças ontogenéticas na vulnerabilidade dos girinos a predadores vertebrados. As espécies de girinos puderam ser divididas em dois extremos de vulnerabilidade a peixes: consumidas (L. macrosternum e S. rubra) e pouco consumidas (B. granulatus, B. marinus e H. wavrini). Os testes de vulnerabilidade relativa mostraram que B. marinus e B. granulatus foram, geralmente, evitados por peixes, embora alguns foram provados e em seguida, rejeitados (causando a morte do girino de qualquer maneira). Este fato possivelmente está relacionado com a quantidade de compostos tóxicos que apresentam e, conseqüentemente, com sua palatabilidade. Outros trabalhos já tem mostrado a impalatabilidade de espécies de Bufo (Licht, 1967, 1968, 1969; Voris & Bacon, 1966; Walters, 1975; Brodie et al., 1978). A dicotomia entre grupos de espécies consumidas e não consumidas por peixes no laboratório é a mesma encontrada na

divisão das espécies que ocorrem e não ocorrem com peixes no ambiente natural (Capítulo 2). Isto indica que peixes podem afetar a distribuição das espécies de girinos palatáveis nesta área de estudo.

Por outro lado, as espécies vulneráveis a peixes foram palatáveis a predadores invertebrados. Embora larvas de Coleoptera predassem indiscriminadamente diferentes estágios de desenvolvimento, houve predação diferencial de alguns estágios por náíades de Odonata. Bufo marinus foi pouco predado no estágio recém-eclodido. Impalatabilidade deste estágio a náíades de Odonata e Hemiptera foi demonstrada também para Bufo americanus (Brodie e Formanowicz, 1987). Larvas de Odonata são predadores que mastigam a presa e não apenas sugam seus líquidos (como hemípteros aquáticos), portanto potencialmente apresentam maior capacidade de sentir toxinas na pele dos girinos (Wassersug, 1973). Se existe uma concentração de substâncias tóxicas neste estágio, talvez haja uma diminuição da susceptibilidade de B. marinus a náíades, enquanto estiver em um tamanho mais vulnerável e/ou haja uma proteção adicional de estágios mais desenvolvidos e palatáveis (e.g. Brodie & Formanowicz, 1987). Esta hipótese não foi testada aqui, no entanto, foi observado que estágios mais desenvolvidos foram consumidos sem rejeição. Em testes de escolha com esse predador, girinos de B. marinus no estágio de natação tiveram menor ou igual sobrevivência comparada a outra presa alternativa. Bufo granulosus também foi bastante predado por

náiades de Odonata. Estes resultados indicam que as Odonatas foram inafetadas pelas toxinas das duas espécies de Bufo, pelo menos nos estágios mais adiantados. Possivelmente estas espécies de girinos estariam mais protegidas contra predadores em ambientes permanentes (i.e com peixes e poucos predadores invertebrados) do que em ambientes temporários (muitos predadores invertebrados). Este fato corresponde a distribuição normalmente encontrada para esta espécie em Alter do Chão, onde prevalecem em lagos e rios (Capítulo 2). No entanto, como estas espécies de girinos são encontradas em grandes agrupamentos no ambiente natural (obs. pes.), a coexistência com invertebrados aquáticos poderia ser facilitada através da saciação do predador.

As espécies de girinos que atingem grandes tamanhos no estágio pré-metamórfico (L. macrosternum e S. rubra), não apresentaram sobrevivência neste estágio diferente do estágio bem menor de natação antecedente. Isto indica que a sobrevivência entre os estágios não estava relacionada a dificuldades na captura da presa por predadores de tamanho menor ou igual a presa. Scinax rubra possuiu alta sobrevivência nos estágios de natação e pré-metamórficos quando submetida a predação por larvas de Odonata e Coleoptera se comparada a L. macrosternum. Aquela espécie, por possuir um comportamento críptico, vantajoso na presença desses predadores, parece ser uma especialista em viver em ambientes com predadores invertebrados.

Comportamento dos girinos é outro fator que pode afetar a sobrevivência das espécies (Azevedo-Ramos *et al.*, 1991) e confundir os resultados em testes de palatabilidade (Peterson e Blaustein, 1992). *L. macrosternum*, além de ser uma espécie palatável a peixes e náíades, possui características bastante conspícuas (grande movimento quando em grupos e coloração preta) que atraem a atenção de predadores orientados visualmente. Este fato talvez explique sua baixa sobrevivência nos testes de escolha. Esta espécie não é normalmente encontrada em ambientes com peixes, mas é bastante abundante em habitats com larvas de Odonata e Coleoptera (Capítulo 2), predadores também orientados visualmente. A possibilidade de sobrevivência nesses ambientes possivelmente está relacionada a seu comportamento de formar grupos e ao rápido crescimento a tamanhos que possibilitem a rápida saciação de pequenos predadores. Da mesma forma, a alta sobrevivência de *S. rubra* nos testes de palatabilidade parecem estar mais relacionadas a sua coloração críptica e pouco movimento (Azevedo-Ramos *et al.* 1991; Capítulo 4). Estes fatores conferem maior proteção a esses girinos comparados a outras espécies, principalmente quando submetidos a predação por náíades (Azevedo-Ramos *et al.*, 1991), as quais necessitam de estímulo visual para atacarem (Pritchard, 1965). Não há motivos para acreditar na impalatabilidade de *S. rubra*, uma vez que predadores invertebrados e peixes tem sido criados no laboratório sobe esta dieta sem aparente rejeição (obs. pes.). *Hyla wavrini* também foi pouco predada por larvas de Odonata e também possui pouco

movimento. No entanto, neste caso é difícil afirmar se esses invertebrados foram sensíveis as toxinas dessa espécie ou se simplesmente tiveram dificuldade em encontrá-la.

Entre os invertebrados, as larvas de Coleoptera causaram maior taxa de mortalidade aos girinos do que as náíades de Odonata. Os primeiros são predadores procuradores ativos, enquanto os segundos são senta-espera (obs. pes.). Estas diferenças nas táticas de predação, provavelmente, são responsáveis por diferentes taxas de encontro e consequente mortalidade diferencial das presas entre tipos de predadores, especialmente em cativeiro. No entanto, no ambiente natural também se nota uma segregação temporal entre girinos e larvas de Coleoptera, uma vez que quando este predador está presente, existe pouca abundância de girinos (obs. pes.). Este fato indica que a pressão de predação por Coleoptera sobre assembléias de girinos em habitats sem peixes, pode ser relevante no ambiente natural, como também apontado por outros estudos (Formanowicz & Brodie, 1982; Formanowicz, 1986).

2 - Relação entre os testes de vulnerabilidade

Algumas vezes, predadores em situação de não escolha podem se alimentar de uma espécie que geralmente rejeitam quando possuem escolha (Murdock, 1969; Colton, 1987) ou, por outro lado, não conseguem distinguir entre duas espécies semelhantes quando

juntas, apesar de rejeitar uma delas quando isolada (Blouin, 1990). Estas variações indicam que experimentos com uma espécie raramente prevêem as taxas de predação em tratamentos com espécies misturadas e, ainda, que a taxa de predação de uma espécie é dependente da presença de outra espécie (Brodie & Formanowicz, 1987; Blouin, 1990; Gascon, 1992). Neste trabalho, esta relação também pode ser verificada. Leptodactylus macrosternum foi mais predado por larvas de Odonata e peixes quando na presença de outras espécies (exceto com B. marinus) do que quando isolado. Este fato pode estar associado a sua palatabilidade e ao seu comportamento conspícuo, só semelhante a B. marinus, o qual pode facilitar a formação de uma imagem de busca pelo predador. No entanto, a relevância dos resultados entre dois testes de palatabilidade pode estar relacionada a distribuição temporal e espacial das espécies em seu meio natural. Na savana Amazônica onde foi realizado este estudo, o encontro de um predador com uma só espécie deve ser um evento mais comum do que uma situação de escolha, uma vez que a riqueza média por corpo d'água é de 1,7 espécies de girinos e a co-ocorrência entre espécies de girinos foi rara (Capítulo 2).

Enquanto testes de escolha podem revelar detalhes não óbvios nos testes individuais, eles não são eficientes para rastrear comunidades ricas como as que ocorrem na Amazônia. Para ordenar uma comunidade de N espécies baseado em testes de escolha seria necessário N (N-1) testes para cada predador. Dado as diferenças

na fenologia das espécies, isto seria impossível ou, pelo menos, inviável, para a maioria de assembléias de girinos amazônicos. O rastreamento através de testes simples de vulnerabilidade foi suficiente para ordenar 6 espécies em termos de vulnerabilidade neste estudo e mostrar que o padrão de vulnerabilidade no laboratório estava associado ao padrão de ocorrência destas espécies com predadores na natureza. Hero (1992) também mostrou uma relação entre a vulnerabilidade de espécies de girinos a peixes em testes simples no laboratório com a distribuição de predadores e girinos em uma floresta Amazônica. No caso de Hero (1992), o uso de testes de escolha teria aumentado o número de testes necessários de 19 para 342.

3 - Vulnerabilidade de girinos e distribuição de presas e predadores no ambiente natural

A vulnerabilidade das espécies de girinos, provavelmente ajuda a entender a limitação da distribuição de algumas espécies de girinos no ambiente natural. De uma forma geral, os valores de sobrevivência média determinada no laboratório dos girinos de cada corpo d'água foram relacionados com a distribuição dos predadores no ambiente natural. Nos testes de laboratório, peixes não foram os mais efetivos predadores das espécies de girinos. Este fato é contrário a noção de que esses predadores seriam os mais efetivos em ambientes tropicais (Scott & Starret, 1974; Heyer et al. 1975; Heyer & Muedeking, 1976), embora estudos

recentes já apontem para a importância de predadores invertebrados na região Amazônica (Magnusson & Hero, 1991; Gascon, 1992; esse estudo). No entanto, o fato de L. macrosternum e S. rubra não ocorrerem em habitats permanentes possivelmente estaria relacionado a sua palatabilidade a peixes. Predadores invertebrados seriam menos sujeitos a toxicidade das presas e mais eficientes que peixes, porém rapidamente saciados devido ao seu pequeno tamanho. As espécies de girinos que co-ocorrem com esses predadores possuem reprodução sincronizada ou tamanho de postura grande (obs. pes.). Assim, outras estratégias de defesa seriam mais efetivas com esses invertebrados do que toxicidade (ver capítulo 4). Os resultados indicam que, em Alter do Chão, não apenas peixes, mas também larvas de Odonata e de Coleoptera podem limitar a distribuição ou alterar abundância relativa das presas através da predação diferencial das espécies.

CAPÍTULO IV:

ESTRATÉGIAS ANTIPREDATÓRIAS EM LARVAS DE ANUROS: II - EFEITO DO COMPORTAMENTO NA SOBREVIVÊNCIA E DISTRIBUIÇÃO DE GIRINOS EM UMA SAVANA AMAZÔNICA.

RESUMO:

O objetivo deste trabalho foi analisar a influência de estratégias antipredatórias de girinos - como habilidade em detectar química e visualmente um predador, movimento, velocidade de escape e palatabilidade - sobre sua sobrevivência e distribuição no ambiente natural. Nove espécies de girinos, com distinta co-ocorrência com predadores vertebrados e invertebrados, foram testados contra peixes (Geophagus gr. altifrons; Cichlidae) e náíades de Odonata (Pantala flavescens; Libellulidae). O comportamento antipredatório das espécies de girinos e sua sobrevivência com cada tipo de predador foram determinados experimentalmente e o resultado relacionado ao padrão de distribuição dos girinos no ambiente natural. Apesar das espécies de girinos apresentarem comportamentos distintos e inerentes a cada espécie, não apresentaram habilidade em detectar química ou visualmente os predadores. A maioria das espécies permaneceu a maior parte do tempo em refúgios, demonstrando haver um comportamento de evitação fixa do predador. Espécies que utilizaram áreas abertas do recipiente experimental, em geral, eram impalatáveis a peixes. Entre as espécies de girinos, houve

uma relação inversa entre movimento e velocidade de escape. Espécies impalatáveis, em geral, apresentaram menor velocidade de escape e maior movimento que espécies palatáveis. Estágios de desenvolvimento maiores possuíram maior velocidade de escape do que estágios menores. Diferenças interespecíficas no tamanho da cauda de girinos contribuíram para esse resultado. No laboratório, não houve relação significativa entre a sobrevivência e o movimento dos girinos quando testados com peixes, mas o movimento explicou 75 % da variação na sobrevivência dos girinos com náíades. Por outro lado, no ambiente natural, a densidade de peixes em 28 corpos d'águas foi positivamente relacionada com a sobrevivência e movimento dos girinos, enquanto a densidade de náíades não foi relacionada a esses fatores. A divergência entre os resultados de laboratório e natureza possivelmente indicam a ação de efeitos indiretos em situações não controladas, como por exemplo, o efeito predatório de peixes sobre náíades. A palatabilidade da presa parece ser um fator mais importante para peixes do que o seu movimento, embora comportamentos conspícuos estejam normalmente relacionados a espécies tóxicas. Para predadores não tão sensíveis a toxinas como invertebrados, mas orientados visualmente, quanto maior o movimento da presa, menor sua sobrevivência. As estratégias antipredatórias dos girinos que normalmente co-ocorrem com cada tipo de predador estão de acordo com esses resultados. Assim, é possível prever que um maior número de espécies impalatáveis e de comportamento conspícuo ocorra com peixes, enquanto as espécies que ocorrerem com

invertebrados evoluíram para comportamentos crípticos e maior velocidade de escape. Esses resultados ajudam a entender as estratégias de co-ocorrência entre presa e predador e o padrão de distribuição das espécies de girinos encontrado no ambiente natural.

I - INTRODUÇÃO

Presas podem reduzir a pressão de predação através de estratégias que evitam o encontro com predadores ou que aumentem as chances de escape depois desse encontro. Algumas presas apresentam respostas flexíveis a predação (e.g. alteração do habitat, horário de atividade ou padrão de movimento), enquanto outras demonstram evitação fixa do predador (e.g. uso do refúgio) independente da flutuação na pressão de predação (Sih, 1987). A escolha entre uma ou outra estratégia pode estar relacionada com a relação custo/benefício na exploração do ambiente. A estratégia adotada pela presa pode garantir sua coexistência com predadores e, algumas vezes, lhe conferir vantagens adaptativas sobre outras espécies simpátricas.

Algumas espécies de girinos possuem a habilidade de detectar a química de predadores e modificam seu comportamento quando na presença deste predador, diminuindo seu movimento ou refugiando-se na vegetação (Petranka *et al.*, 1987, Kats *et al.*, 1988; Lawler, 1989; Semlitsch, 1992; Semlitsch & Reyer, 1992).

Entretanto, a habilidade visual em detectar predadores foi menos estudada (e.g. com peixes, Stauffer & Semlitsch, 1993). A capacidade de possuir respostas flexíveis a predação pode garantir maior probabilidade de sobrevivência com predadores, ao mesmo tempo que possibilita a exploração de recursos eventualmente não disponíveis em refúgios.

A habilidade em detectar ou não a aproximação de um predador pode estar associada a outras estratégias de defesa, relacionadas a diferentes atributos da presa como, por exemplo, palatabilidade. Katz *et al.* (1988) demonstraram que oito de nove espécies de girinos que viviam em habitats com peixes ou eram impalatáveis ou apresentavam adaptações comportamentais para viver com esses predadores, enquanto sete espécies de habitats temporários não possuíam defesas contra peixes. A palatabilidade por sua vez pode estar correlacionada com diferentes graus de atividade da presa (e.g. movimento e velocidade). Assim, presas tóxicas, em geral, possuem grande movimentação e comportamento conspícuo (Chovanec, 1992), o que possivelmente facilita sua identificação e a memorização daquele padrão pelo predador. Para esse tipo de presa desenvolver habilidades para detectar um predador pode representar um custo adicional e menos necessário do que para presas palatáveis. Por outro lado, presas não tóxicas, em geral, possuem comportamento críptico. Quando esse tipo de presa é detectada por um predador, sua sobrevivência pode estar relacionada a sua velocidade ou outro comportamento de

escape. O movimento e a velocidade de escape têm sido indicados como importantes estratégias antipredatórias em girinos (Wassersug & Sperry, 1977; Huey, 1980; Azevedo-Ramos *et al.*, 1991; Chovanec, 1992). Se o aumento da velocidade de escape possui um custo associado, é de se esperar que presas tóxicas possuam velocidade de escape menor que presas não tóxicas.

Tanto o movimento quanto a velocidade de escape variam com o desenvolvimento ontogenético do girino, sendo os estágios iniciais e finais da fase de vida aquática os menos habilidosos na natação (Wassersug & Sperry, 1977; Huey, 1980). No processo de predação, o pequeno movimento de algumas espécies de girinos poderia dificultar a detecção pelo predador, enquanto a alta velocidade de fuga dificultaria a captura. Portanto, essas estratégias podem ser complementares e utilizadas em momentos diferentes da interação presa-predador.

A maioria dos trabalhos que abordam comportamentos antipredatórios em girinos limitam-se ao ambiente de laboratório. A falta de ligação com a ecologia das espécies estudadas restringe os resultados apenas ao efeito potencial das estratégias de defesa sobre a distribuição dos girinos no ambiente natural, dificultando a análise da significância adaptativa dos comportamentos observados. As diferenças comportamentais e sua relação com a vulnerabilidade das espécies frente a diferentes predadores podem ajudar a entender os padrões

de separação de habitat geralmente observados no campo (McPeck, 1990).

Nesse trabalho, eu analiso as estratégias comportamentais antipredatórias de diferentes espécies de girinos amazônicos frente a predadores vertebrados e invertebrados, e relaciono-as com a distribuição de presas e predadores na natureza. Os comportamentos testados foram a habilidade da presa em detectar química ou visualmente um predador, seu movimento e a sua velocidade de escape. A palatabilidade das espécies foi verificada em outro trabalho (Capítulo 4) e a sua relação com as respostas comportamentais observadas são analisadas e discutidas neste trabalho.

Peixes são considerados predadores chaves na estruturação de comunidades de girinos (Calef, 1970; Wilbur, 1972; Heyer et al., 1975; Bradford, 1989) e, portanto, devem exercer forte pressão de seleção nas estratégias antipredatórias de girinos. Portanto, é possível dividir as espécies de girinos aqui testadas em três grupos, baseado na sua palatabilidade e co-ocorrência com peixes: (1) espécies palatáveis a peixes e que normalmente vivem em habitats sem peixes (Leptodactylus fuscus, L. macrosternum, Physalaemus ephippifer e Scinax rubra); (2) espécies impalatáveis, frequentemente encontradas em habitats com peixes (Bufo granulosus, B. marinus e Hyla wavrini); e (3) espécies palatáveis que vivem em habitats com peixes (Hyla raniceps e

Lysapsus limellus) (Capítulo 4). Náíades de Odonata parecem não distinguir entre presas palatáveis e impalatáveis a peixes (Capítulo 4). A comunidade de girinos de Alter do Chão, PA, pode ser descrita baseada na sua composição específica (Capítulo 2) e através da vulnerabilidade das espécies a predação (Capítulo 3). Aqui eu testo se a comunidade pode ser descrita em termos dos comportamentos antipredatórios das espécies.

II - MATERIAIS E MÉTODOS

1 - Amostragem de girinos e predadores no ambiente natural

As amostras de girinos e predadores foram realizadas mensalmente em Alter do Chão, Santarém, Pará, durante 28 meses (ver Capítulo 2 para descrição da área e detalhes do método). Quarenta corpos d'água (13 permanentes e 27 temporários) foram inspecionados quanto a presença de girinos e predadores utilizando uma caixa amostral de alumínio (1,0 x 0,50 x 0,50 m). As amostras foram realizadas em intervalos de 30 m ao longo de um transecto de 300 m na margem de cada corpo d'água ou com, no mínimo, duas amostragens em poças pequenas. Os girinos e predadores dentro da caixa amostral foram coletados com um puça, fixados em formol a 10 % e álcool a 70 % (respectivamente) e, posteriormente, contados e identificados no laboratório.

2 - Desenhos Experimentais

2.1 - Percepção da química do predador

A habilidade de diferentes espécies de girinos em perceber substâncias químicas liberadas por um predador, sem que haja contato visual, foi testada em um sistema de água corrente entre três diferentes recipientes (30 cm de diâmetro x 10 cm de altura) ligados por tubos plásticos de 2 mm de diâmetro (Fig. 1a). Neste sistema, a água de um recipiente contendo um predador corre para outro recipiente contendo somente um girino e é armazenada em um terceiro recipiente, inicialmente vazio. O fluxo entre os recipientes foi estabelecido através do gotejamento de uma mangueira pendente sobre o primeiro recipiente. A água utilizada foi proveniente de um poço artesiano. O recipiente contendo o girino possuía o fundo coberto com 3 cm de areia e vegetação (Ludwigia sp) ocupando 50 % do recipiente em sentido paralelo ao fluxo de água, de modo a oferecer um refúgio para o girino. Ao final de cada experimento, os recipientes foram cuidadosamente lavados com água de poço artesiano e a areia e a vegetação substituídos.

Dois predadores foram utilizados nos experimentos: peixes (Geophagus gr. altifrons; Ciclidae; $x \pm DP = 78,2 \pm 13,15$ mm de comprimento corporal) e náíades de Odonata (Pantala flavescens; Libellulidae; $x \pm DP = 21,6 \pm 1,28$ mm). Ambos predadores são

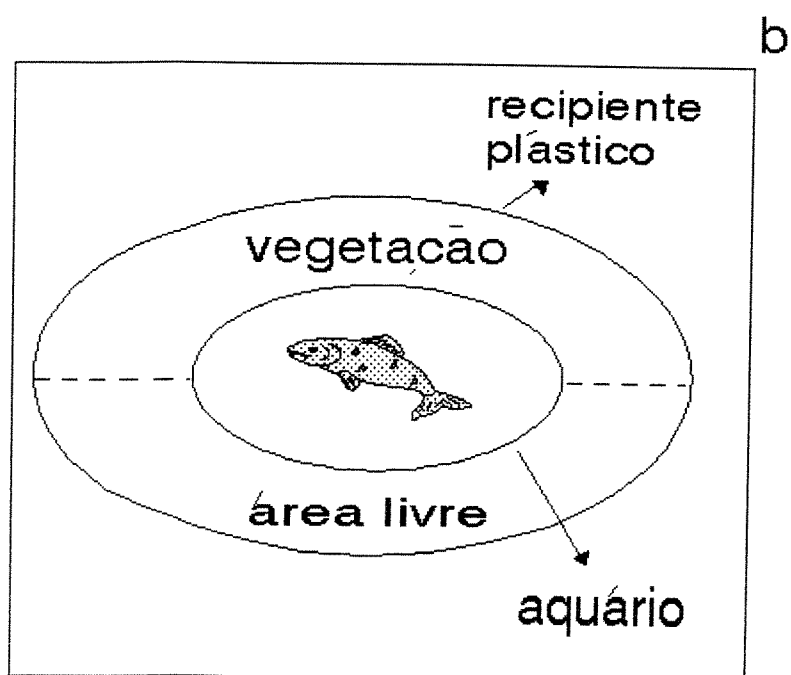
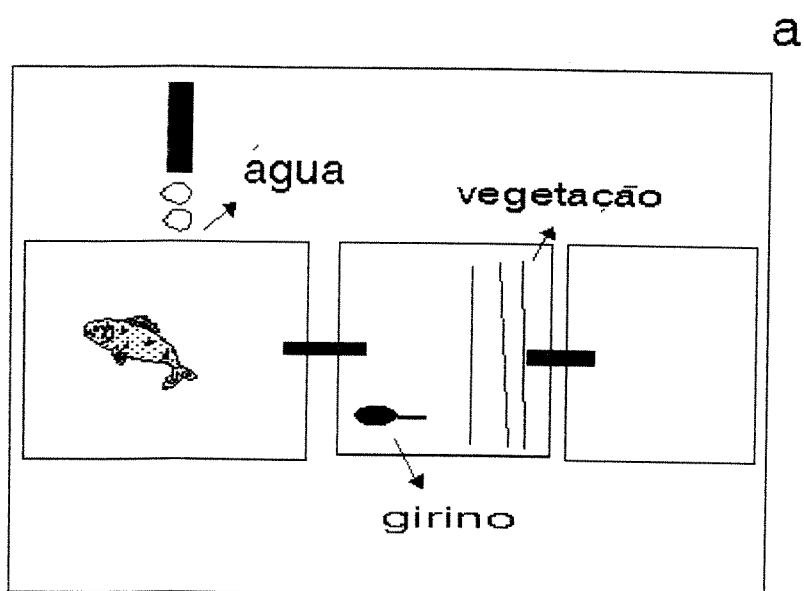


Figura 1: (a) Diagrama do sistema de água corrente utilizado nos testes de percepção da química de predadores vertebrados e invertebrados por girinos (localização da vegetação representada parcialmente para não comprometer visualização do esquema). (b) Diagrama do recipiente experimental usado nos testes de percepção visual de peixes por girinos. Ver texto para detalhes.

comuns no ambiente natural. Nove espécies de girinos foram utilizadas nos experimentos com peixe: Bufo granulosus; B. marinus (Bufonidae); Hyla raniceps; H. wavrini; Scinax rubra (Hylidae); Leptodactylus macrosternum; L. fuscus; Physalaemus ephippifer (Leptodactylidae) e Lysapsus limellus (Pseudidae). Nos experimentos com predadores invertebrados, foram testadas as mesmas espécies de girinos que foram testadas com peixes, com exceção de L. fuscus e P. ephippifer.

Um predador e um girino foram colocados em seus respectivos recipientes 30 min antes do início do experimento. Eu iniciei o registro do comportamento do girino três minutos após estabelecer um fluxo de água contínuo entre os recipientes. O experimento controle foi realizado da mesma maneira, com a exceção de não haver predador no primeiro recipiente. Todos os girinos foram testados no estágio 25 - 30 (Gosner, 1960) e possuíam tamanhos semelhantes entre tratamentos e controles (Teste t; $P > 0,05$). Para esse e para os testes seguintes, girinos e predadores foram coletados 24 - 48 h antes de cada experimento. Como os experimentos foram realizados ao longo de duas estações reprodutivas (1993/94), girinos provenientes de diferentes posturas foram testados.

O comportamento do girino foi avaliado com relação a atividade, seguindo uma adaptação das categorias de Lawler (1989): (1) nadando (deslocamento com movimento de corpo e

cauda); (2) raspando (raspando uma superfície com o aparelho bucal); (3) escondido (mais de 50 % do corpo sob a vegetação); (4) imóvel; (5) levantando (corpo ascendendo sem movimentação da cauda); e (6) respirando (bicando a superfície da água). Assim, as categorias foram determinadas a priori, sem prévio conhecimento do comportamento particular de cada espécie de girino. A frequência de ocorrência de determinada atividade foi registrada em intervalos de 15 segundos durante 10 minutos. Para cada espécie foram feitas oito replicatas (com exceção de seis para L. fuscus), utilizando predadores e girinos diferentes. A resposta comportamental de cada espécie de girino aos predadores foi calculada como a proporção média de tempo gasto em cada atividade.

Neste trabalho, movimento foi definido como percentagem do tempo gasto por um girino em atividade de natação. Os dados para cada espécie foram provenientes dos experimentos controle.

2.2 - Percepção visual do predador

Este teste foi realizado para se avaliar a resposta comportamental da presa ao contato visual com o predador, sem interferência de substâncias químicas liberadas na água pelo predador. O único predador utilizado neste caso foi peixes da espécie Geophagus altifrons ($x \pm DP = 82,4 \pm 8,99$ mm de comprimento corporal). Quatro espécies de girinos foram testadas:

Bufo granulosus; B. marinus; Leptodactylus macrosternum e Scinax rubra. Todos os girinos estavam no estágio 25 (Gosner, 1960).

No centro de um recipiente experimental (30 cm de diâmetro x 10 cm de altura) contendo 3 cm de areia e 50 % de vegetação (Ludwigia sp), foi adicionado um aquário de vidro redondo (10 cm de diâmetro e 20 cm de altura), contendo água a 10 cm e um peixe (Fig. 1b). Não havia possibilidade de troca de água entre o recipiente e o aquário.

Um girino foi adicionado ao recipiente e após 30 min, sua atividade foi registrada como no experimento anterior. No experimento controle, uma pedra de tamanho semelhante ao peixe foi adicionada ao aquário no lugar do peixe. Para cada espécie de girino foram feitas oito replicatas, utilizando girinos e peixes diferentes.

2.3 - Velocidade de escape

A velocidade de escape de um girino foi definida como a velocidade de natação (cm/seg) desenvolvida por um indivíduo após simulação de um ataque por um predador.

Oito espécies de girinos foram testadas com relação a sua velocidade de escape a um potencial predador: Bufo granulosus, Bufo marinus, Hyla raniceps, Hyla wavrini, Leptodactylus macrosternum, Lysapsus limellus, Physalaemus ephippifer e Scinax rubra. Duas classes de estágios de desenvolvimento foram testados: 25 - 30 e 31 - 40 (Gosner, 1960), denominadas estágio 1 e 2 daqui por diante. As oito espécies de girinos foram testadas no estágio 1, e seis espécies no estágio 2 (exceto H. wavrini e L. limellus). O comprimento corporal e da cauda de cada girino

foi medido com um paquímetro de metal (precisão de 0,01 cm) para verificar sua relação com a velocidade de escape.

Os experimentos foram realizados em um aquário de 80 x 40 x 40 cm, com água até 3 cm. Esse aquário foi subdividido em raia de 80 x 4 cm com ripas de madeira. Devido a pequena profundidade e largura estabelecidas para o recipiente experimental, o girino foi obrigado a nadar em linha reta.

Um minuto após um girino ser introduzido em uma raia, o ataque de um predador foi simulado a partir de um leve aperto na cauda do girino com uma pinça. Para estimar a velocidade de escape (cm/seg), a distância e o tempo de deslocamento do girino após o estímulo foram registrados. Cada girino foi estimulado três vezes em intervalos de um minuto e a média dos registros utilizada como estimativa de sua velocidade. Dez girinos foram utilizados por espécie e por estágio.

2.4 - Vulnerabilidade a predação

A vulnerabilidade das espécies de girinos a náíades de Odonata e a peixes foi determinada em testes de predação simples descritos no Capítulo 4 e aqui apenas os métodos gerais são descritos. Dez girinos no estágio 25 de uma mesma espécie foram oferecidos a peixes (Geophagus gr. altifrons) e a náíades de odonata (Pantala flavencens) em recipientes plásticos (30 cm de diâmetro x 10 cm de altura). O número de girinos sobreviventes foram registrados após 24 hs e a média das repetições dos experimentos foi utilizada como uma estimativa da susceptibilidade de uma espécie de girino a um determinado predador.

Os resultados desses testes foram utilizados posteriormente para determinar o efeito do comportamento (velocidade de escape e movimento) na sobrevivência dos girinos no laboratório e como uma

estimativa de sua sobrevivência no ambiente natural. A relação entre as diferenças interespecíficas na sobrevivência dos girinos e a distribuição dos predadores nos corpos d'água foram analisadas para se determinar potenciais efeitos da predação no padrão de distribuição dos girinos (ver seção 3.3).

3 - Análise estatística

3.1 - Percepção química e visual do predador

As respostas comportamentais dos girinos nos testes químicos e visuais foram analisadas com ANOVA de dois fatores (espécies de girinos, exposição ao predador e a interação entre os fatores). Os experimentos com predadores vertebrados e invertebrados foram analisados separadamente devido ao diferente número de espécies de girinos envolvidos em cada experimento. As hipóteses nulas testadas foram (a) espécies não diferem em atividade; (b) girinos não modificam o comportamento na presença de predadores; (c) a resposta das espécies de girinos foi independente do tratamento (isto é, interação entre a x b). Resultados significantes foram analisados por Teste de Comparação Múltipla de Tukey (Zar, 1984) para determinar as diferenças entre os pares de espécies.

Apenas as categorias comportamentais apresentadas por mais de três girinos por espécie foram utilizadas para assegurar alguma representatividade das respostas. Espécies que não apresentaram variância nos comportamentos foram retiradas das análises. As frequências de ocorrência de cada comportamento foram transformadas em arcoseno de sua raiz quadrada antes de analisadas (Zar, 1984).

3.2 - Velocidade de escape

Diferenças intraespecíficas na velocidade de escape entre os estágios 1 e 2 foram testadas com Teste t. Diferenças

interespecíficas na velocidade em cada estágio e no movimento dos girinos foram analisadas por Análise de Variância (ANOVA) e os resultados significantes foram analisados por Teste de Comparação Múltipla de Tukey (Zar, 1984). A normalidade e a homoscedasticidade dos dados foram verificados por análise de t de Student (Wilkinson, 1990). Variáveis com distribuições não normais ou com variâncias heterogêneas foram transformadas logaritmicamente.

3.3 - Comportamento e sobrevivência dos girinos no laboratório e no ambiente natural

O comportamento das espécies de girinos foram estimados aqui através do movimento e velocidade de escape interespecíficos. O efeito do movimento e da velocidade de escape de cada espécie de girino sobre sua sobrevivência média com predadores foram analisados independentemente através de regressão linear simples para vertebrados e invertebrados.

Para verificar a consistência dos resultados de laboratório com o que ocorre na natureza, eu relacionei a densidade média de predadores (peixes e náíades de Odonata) de cada corpo d'água com as estimativas de movimento e sobrevivência para as espécies de girinos presentes em cada habitat. Para esta análise, eu utilizei análise de regressão múltipla. Peixes e Odonatas foram analisados separadamente. Apenas os corpos d'água contendo girinos ($n = 28$) foram utilizados nesta análise, uma vez que a não ocorrência de girinos em um habitat pode ser devido a outros fatores não correlacionados a predação.

III - RESULTADOS

1 - Percepção da química do predador

As categorias comportamentais analisadas para atividade dos

girinos foram nadar, esconder e imóvel, uma vez que as demais foram pouco representadas. Lysapsus limellus foi excluído das análises com peixes e náíades de Odonata para as três categorias comportamentais e S. rubra das análises com vertebrados para a categoria nadando, por não apresentarem variância nas respostas.

Tanto nos experimentos com os peixes quanto com as náíades, as espécies de girinos apresentaram diferenças interespecíficas nas categorias comportamentais analisadas, mas não responderam a presença de predadores modificando sua atividade e nem houve interação entre espécies e tratamentos (Tab. 1).

Como não houve diferenças entre controle e tratamento, os dados foram agrupados para se identificar diferenças interspecíficas no comportamento dos girinos. Nos experimentos com peixes, H. raniceps, L. limellus, L. fuscus, L. macrosternum, P. ephippifer e S. rubra passaram a maior parte do tempo escondido na vegetação (Fig. 2a). Hyla wavrini e B. granulatus dividiram seu tempo entre estar escondido na vegetação ou imóvel na área livre. B. marinus passou mais tempo nadando do que qualquer outra espécie (Teste de Tukey, $P < 0.0001$).

Nos experimentos com larvas de Odonata, a maioria das espécies também permaneceu escondida na vegetação (Fig. 2b). O tempo dispendido em cada atividade na presença de náíades não foi significativamente diferente do realizado na presença de peixes (Teste t, $P > 0,05$), exceto para S. rubra. Esta espécie permaneceu mais tempo escondida na presença de peixes e mais tempo imóvel na área livre quando testada com náíades (Teste t; $P < 0,02$).

2 - Percepção visual do predador

As categorias comportamentais analisadas foram as mesmas do teste de percepção da química do predador, pois as demais foram

Tabela 1: Resumo da ANOVA para os testes de percepção da química de predadores vertebrados e invertebrados por diferentes espécies de girinos. Os resultados significantes foram evidenciados por um asterísco.

FONTE DE VARIACAO	GL	QM	F	P
VERTEBRADOS :				
NADANDO				
Espécies	6	1.088	17.589	< 0.001 *
Tratamento	1	0.066	1.068	0.304
Esp*tratam.	6	0.025	0.402	0.876
Resíduo	94	0.062		
ESCONDIDO				
Espécies	7	1.738	9.065	< 0.001 *
Tratamento	1	0.001	0.001	0.974
Esp*tratam.	7	0.134	0.700	0.672
Resíduo	108	0.192		
IMOVEL				
Espécies	7	0.616	4.949	< 0.001 *
Tratamento	1	0.016	0.132	0.717
Esp*tratam.	7	0.104	0.836	0.559
Resíduo	108	0.124		
INVERTEBRADOS:				
NADANDO				
Espécies	5	1.308	22.015	< 0.001 *
Tratamento	1	0.001	0.001	0.984
Esp*tratam.	5	0.007	0.117	0.988
Resíduo	84	0.059		
ESCONDIDO				
Espécies	5	2.123	13.647	< 0.001 *
Tratamento	1	0.012	0.076	0.783
Esp*tratam.	5	0.076	0.490	0.783
Resíduo	84	0.156		
IMOVEL				
Espécies	5	0.721	7.533	< 0.001 *
Tratamento	1	0.001	0.002	0.963
Esp*tratam.	5	0.075	0.783	0.565
Resíduo	84	0.096		

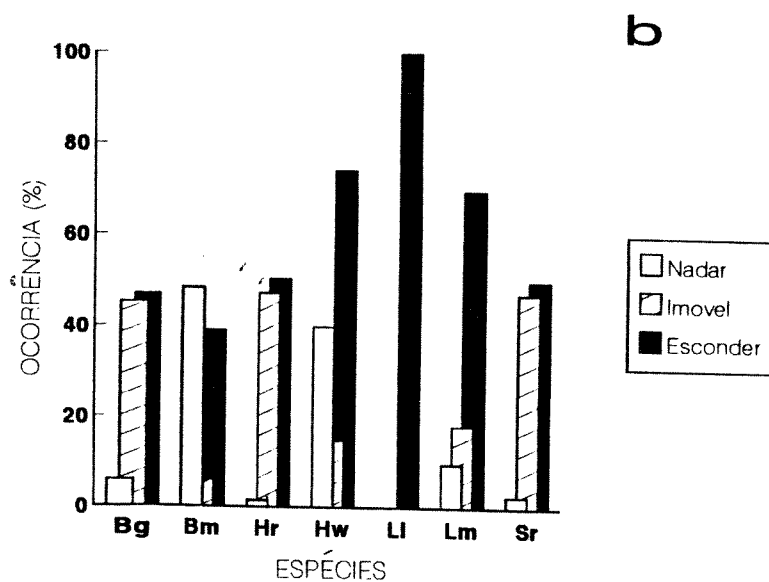
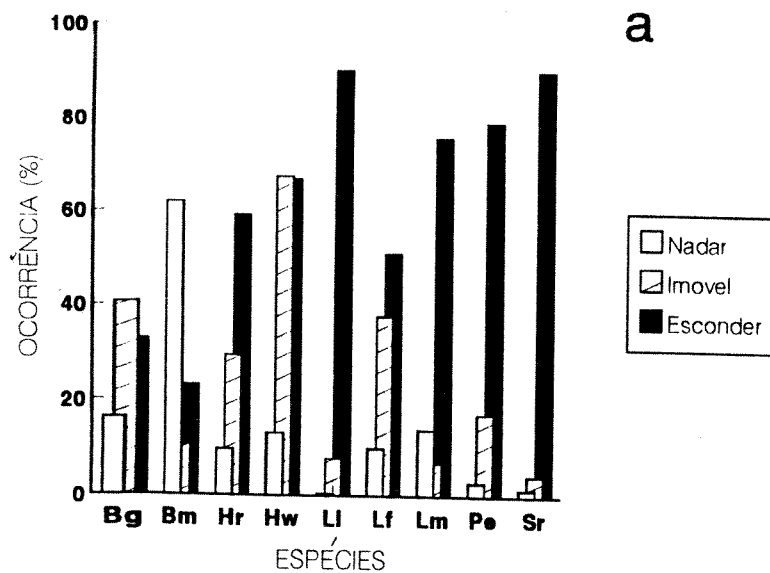


Figura 2: Respostas comportamentais de diferentes espécies de girinos em experimentos de percepção da química de (a) peixes e de (b) náíades de Odonata. Dados dos experimentos controle e tratamento agrupados (ver texto). Abreviações das espécies: Bg = Bufo granulosus, Bm = Bufo marinus, Hr = Hyla raniceps, Hw = Hyla wavrini, Lf = Leptodactylus fuscus, Lm = Leptodactylus macrosternum, Ll = Lysapsus limellus, Pe = Physalaemus ephippifer e Sr = Scinax rubra.

também pouco representadas. Scinax rubra não apresentou variância nas respostas, portanto as análises incluem apenas as três espécies restantes. As espécies de girinos testadas quanto a sua habilidade em detectar visualmente um predador diferiram no tempo gasto em cada comportamento, mas não responderam a presença de predadores modificando seu comportamento (Tab. 2). A interação entre espécies de girinos e tratamentos afetou significativamente o tempo gasto nadando pelos girinos, mas não o tempo escondido ou imóvel (Tab. 2). Isto significaria que a frequência do tempo nadando por algumas espécies foi dependente do tratamento e não do resultado de diferenças inerentes as espécies. No entanto, a análise individual das espécies não mostrou efeito significativo do predador na resposta comportamental de nenhuma espécie. Se existe um efeito na resposta, este é sutil o suficiente para não aparecer nas análises individuais.

As diferenças interespecíficas em atividade são mostradas com os dados agrupados, uma vez que não houve diferenças entre controle e tratamento (Fig. 3). Bufo granulosus utilizou tanto a área aberta quanto o refúgio, porém quando exposto permanecia mais tempo imóvel. Bufo marinus passou maior tempo nadando, enquanto L. macrosternum e S. rubra utilizaram mais o refúgio em comparação com as demais espécies (Teste de Tukey, $P < 0,05$).

3 - Velocidade de escape

Todas as espécies apresentaram diferenças significativas no tamanho corporal e da cauda entre estágios (Tab. 3). A velocidade média de escape de cada espécie também diferiu entre estágios, com exceção de B. marinus e H. raniceps (Teste t; $P < 0,05$; Fig. 4). Houve diferenças interespecíficas na velocidade de escape tanto no estágio 1 (ANOVA, $F_{6,1} = 14,542$; $P < 0,0001$; Fig. 4a) quanto no estágio 2 (ANOVA, $F_{4,8} = 9,174$; $P < 0,0001$; Fig. 4b). No menor estágio, B. granulosus, B. marinus e L. macrosternum apresentaram velocidades de escape semelhantes entre si e menores

Tabela 2: Resumo da ANOVA para os testes de percepção visual de peixes por diferentes espécies de girinos. Os efeitos significantes foram evidenciados com um asterísco.

FONTE DE VARIACAO	GL	QM	F	P
NADANDO				
Espécies	2	1.060	14.453	< 0.001 *
Tratamento	1	0.099	1.343	0.253
Esp*tratam.	2	0.727	9.913	< 0.001
Resíduo	42	0.073		
SECONDIDO				
Espécies	2	2.128	7.918	< 0.001 *
Tratamento	1	0.152	0.565	0.456
Esp*tratam.	2	0.242	0.902	0.414
Resíduo	42	0.269		
IMOVEL				
Espécies	2	1.607	12.937	< 0.001 *
Tratamento	1	0.162	1.330	0.255
Esp*tratam.	2	0.027	0.219	0.804
Resíduo	42	0.124		

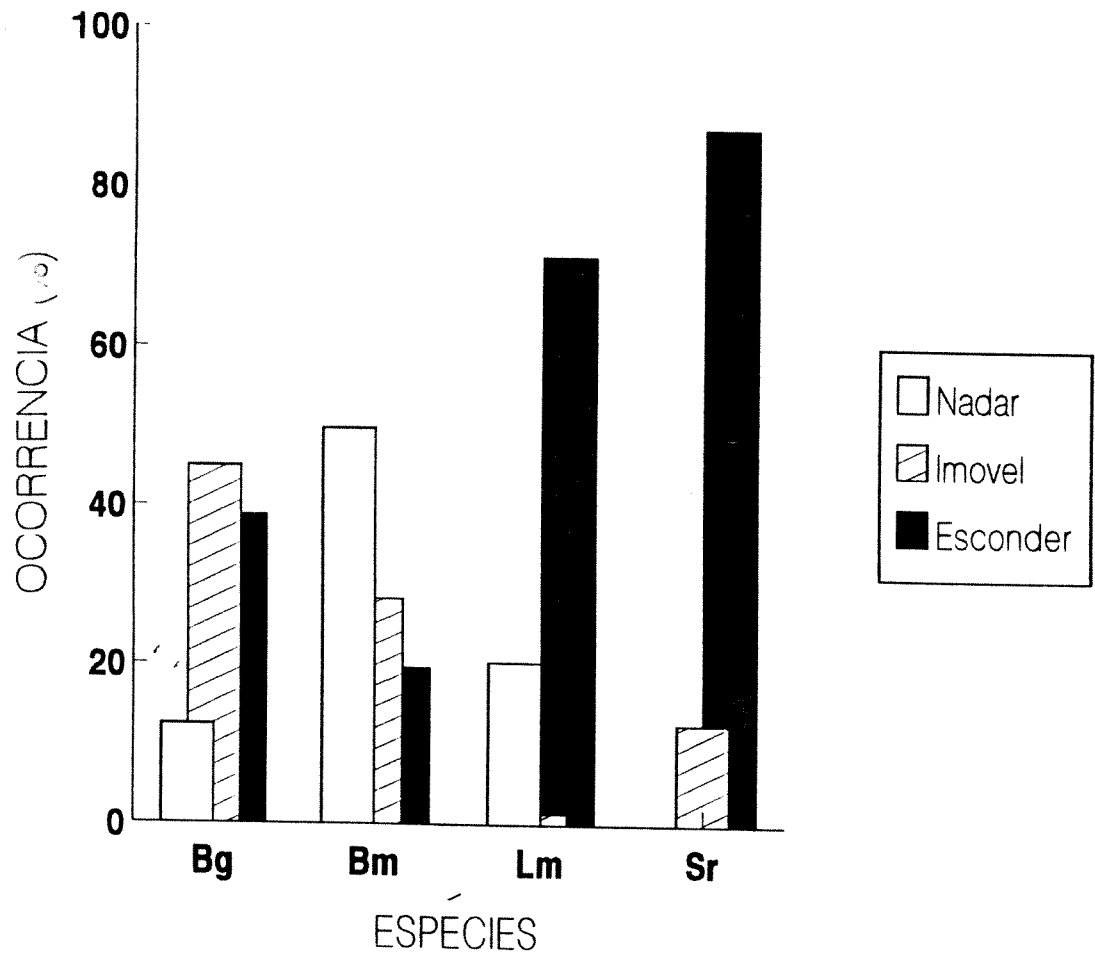


Figura 3: Respostas Comportamentais de diferentes espécies de girinos em experimentos de percepção visual de peixes. Abreviações das espécies como na figura 2.

Tabela 3: Diferenças entre o tamanho corporal médio ($\pm$ desvio padrão) e o tamanho médio da cauda ($\pm$ DP) para espécies de girinos nos estágios 25 - 30 (Est. 1) e 30 - 40 (Est. 2). Estágio segundo Gosner (1960). * = $P < 0,0001$.

ESPÉCIE	TAMANHO CORPORAL			TAMANHO DA CAUDA		
	EST. 1	EST. 2	t	EST. 1	EST. 2	t
<u>Bufo</u> <u>maruloides</u>	3.9 ± 0.56	8.5 ± 0.62	- 17.524 *	7.4 ± 0.45	20.0 ± 1.69	- 22.749 *
<u>Scinax</u>	5.1 ± 0.62	8.8 ± 0.77	- 12.039 *	11.4 ± 0.71	19.4 ± 1.04	- 20.196 *
<u>Hyla</u> <u>raniceps</u>	7.9 ± 0.62	13.8 ± 0.55	- 14.436 *	25.2 ± 2.29	45.9 ± 4.98	- 7.916 *
<u>Hyla</u> <u>wavrini</u>	3.5 ± 0.31	---		9.1 ± 0.50	---	
<u>Leptodactylus</u> <u>macrosternum</u>	4.7 ± 0.34	7.9 ± 0.43	17.891 *	11.3 ± 1.39	22.1 ± 1.77	17.802 *
<u>Lysapsus</u> <u>limellus</u>	4.97 ± 0.435	---		13.6 ± 0.97	---	
<u>Physalaemus</u> <u>ephippifer</u>	4.5 ± 0.42	9.1 ± 0.48	- 22.467 *	14.9 ± 1.28	24.6 ± 2.92	9.654 *
<u>Scinax</u> <u>rubra</u>	5.1 ± 0.54	8.9 ± 0.78	12.679 *	15.0 ± 1.61	28.0 ± 2.76	12.172 *

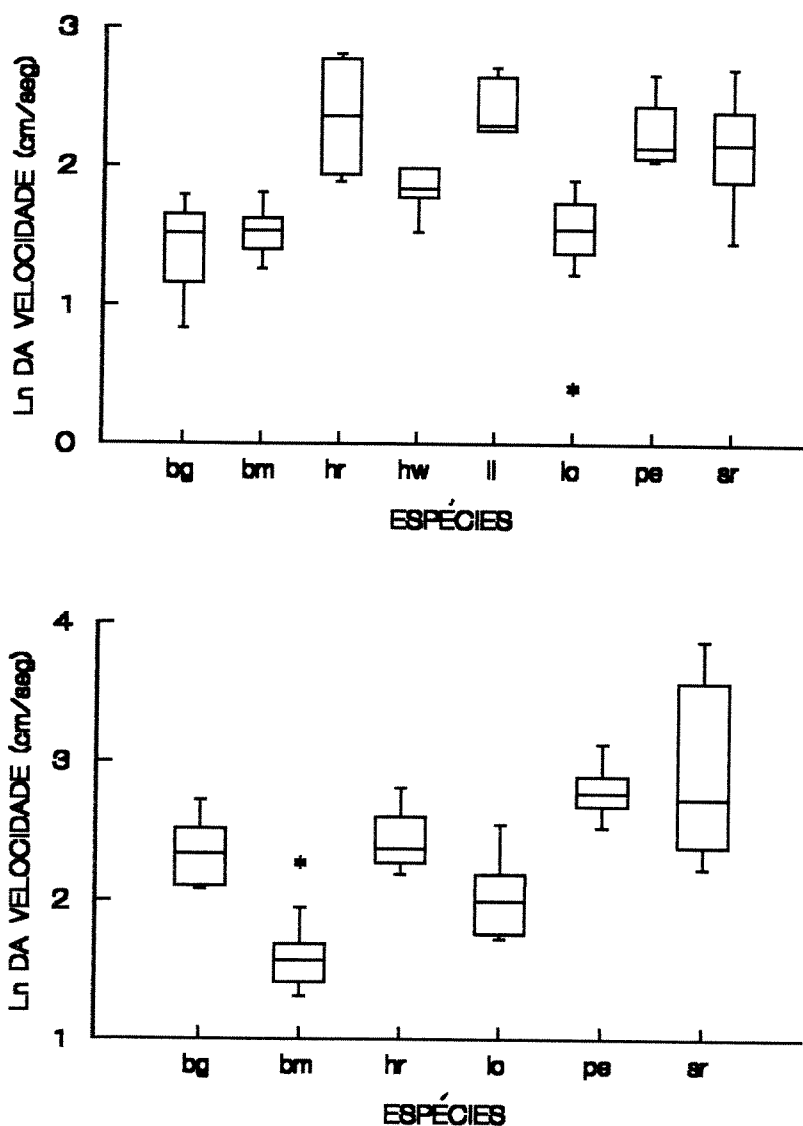


Figura 4: Diferenças interespecíficas na velocidade de escape de girinos no estágios de desenvolvimento 1 (acima) e 2 (abaixo) (ver texto para correspondência com estágios de Gosner, 1960). Em cada símbolo, a linha horizontal representa a média, o retângulo, o desvio padrão e a linha vertical, o intervalo dos dados. Abreviações das espécies como na figura 2.

que as de H. raniceps, L. limellus e P. ephippifer, enquanto H. wavrini e S. rubra apresentaram velocidades intermediárias entre esses dois grupos (Teste de Tukey; $P < 0,05$). Em estágios mais desenvolvidos, B. marinus apresentou a menor velocidade de escape e S. rubra a maior (Teste de Tukey; $P < 0,05$). As diferenças entre as demais espécies não foram significativas.

A relação entre velocidade de escape e caracteres

Pológicos dos girinos indicou que, nos estágios menores, o tamanho da cauda contribuiu mais para explicar a variação na velocidade dos girinos ($r^2 = 0,40$; $F_{66} = 41,697$; $P = 0,0001$; Fig. 5a) do que o tamanho corporal ($r^2 = 0,10$; $F_{66} = 6,676$; $P = 0,012$; Fig. 5b), embora ambos foram significativos. No estágio 2, a velocidade de escape não foi significativamente relacionada ao tamanho do corpo ($r^2 = 0,02$; $F_{51} = 0,925$; $P = 0,341$; Fig. 5c) e, embora significativamente relacionada ao tamanho da cauda, explicou apenas 12% da variação dos resultados ($r^2 = 0,12$; $F_{51} = 6,715$; $P = 0,012$; Fig. 5d).

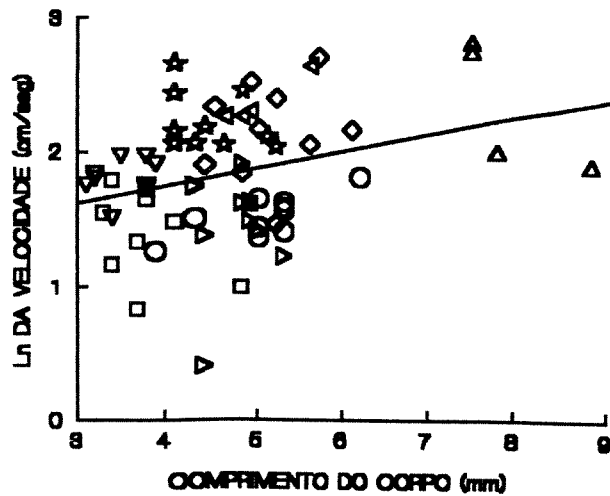
4 - Comportamento e sobrevivência dos girinos no laboratório e no ambiente natural

O movimento e a velocidade de escape dos girinos foram marginalmente correlacionados ($r^2 = 0,50$; $F_6 = 6,043$; $P = 0,049$;

considerando-se todas as espécies de girinos (Fig. 6). No entanto retirando-se B. marinus, que foi apontado como um "outlier" na análise de resíduos, a relação torna-se significativa ($r^2 = 0,60$; $F_5 = 7,524$; $P = 0,041$), mostrando a tendência geral da relação de que quanto maior o movimento de um girino menor sua velocidade de escape. As espécies que normalmente possuem comportamento conspícuo (e.g. L. macrosternum) e/ou são tóxicas (e.g. B. granulatus, B. marinus e H. wavrini) possuíram menor velocidade de escape.

Devido a correlação entre movimento e velocidade de escape,

ESTÁGIO 1



ESTÁGIO 2

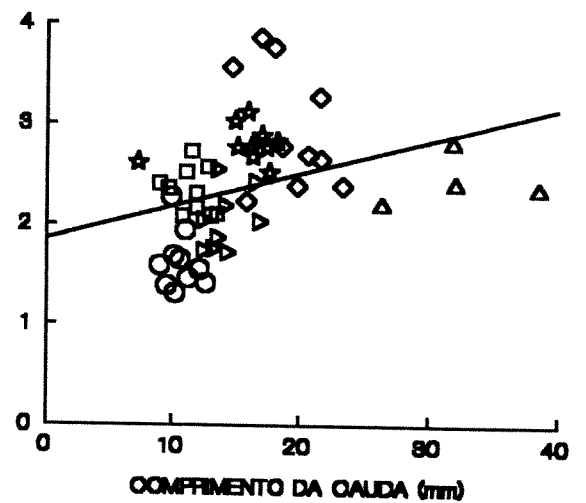
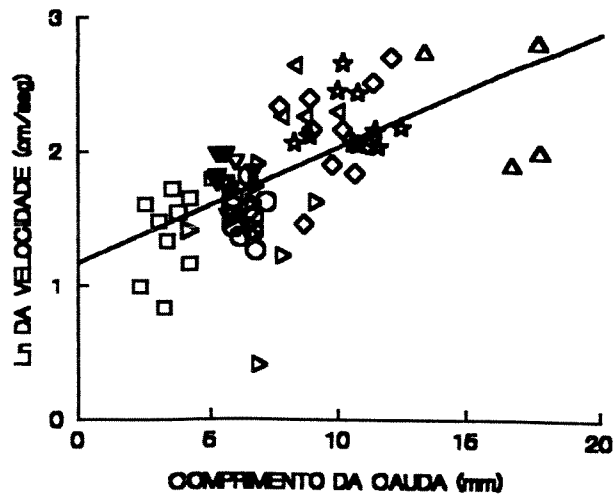
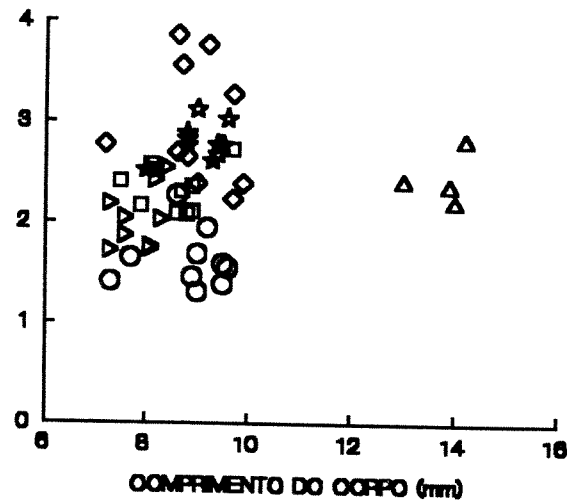


Figura 5: Relação entre a velocidade de escape e as características morfológicas de diferentes espécies de girinos em duas classes de estágios de desenvolvimento. ($\square$) Bufo granulosus, ($\circ$) Bufo marinus, (Δ) Hyla raniceps, (∇) Hyla wavrini, (*) Leptodactylus fuscus, ($\triangleright$) Leptodactylus macrosternum, ($\triangleleft$) Lysapsus limellus, ($\diamond$) Physalaemus ephippifer e (*) Scinax rubra.

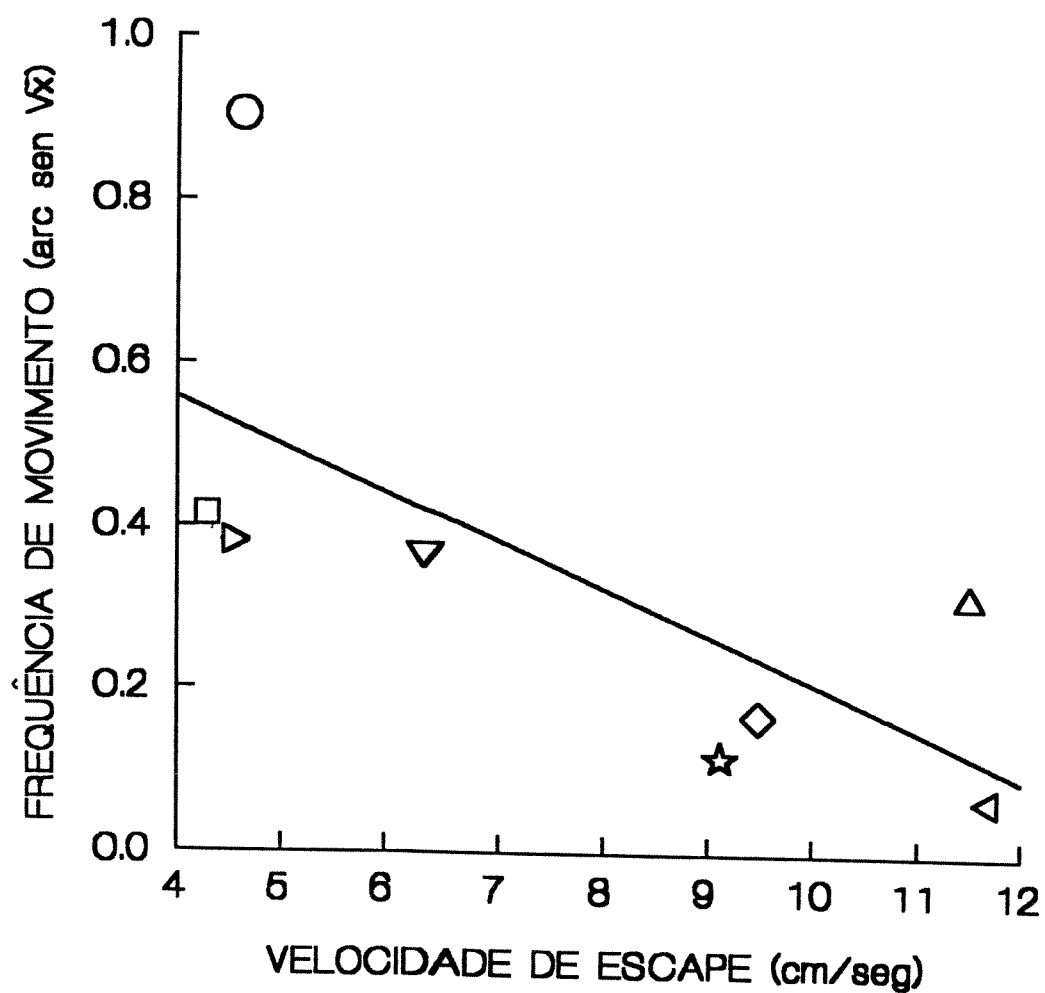


Figura 6: Relação entre o movimento (% do tempo nadando, transformada em arcoseno da sua raiz quadrada) e a velocidade de escape de diferentes espécies de girinos. Símbolos como na figura 5.

a inclusão desses dois fatores em uma análise de regressão múltipla foi descartada e apenas o efeito do movimento sobre a sobrevivência dos girinos foi analisado, pois possivelmente seria o fator que poderia desencadear um ataque em predadores visualmente orientados. Não houve relação significativa entre a sobrevivência e o movimento dos girinos com peixes, embora seja possível visualizar uma tendência positiva para a relação (Fig. 7a). No entanto, o movimento explicou 75 % da variação na sobrevivência dos girinos com náíades de Odonata no laboratório (Fig. 7b).

No ambiente natural, a densidade de peixes nos corpos d'água foi positivamente relacionada com a sobrevivência e o movimento estimados no laboratório das espécies de girinos que ocorrem no mesmo habitat (Tab. 4). Na análise com invertebrados, a regressão parcial indicou uma relação entre a densidade de náíades nos corpos d'água e o movimento médio das espécies de girinos naquele habitat, mas a regressão geral somente se aproximou do nível arbitrário de significância (Tab. 4).

III - DISCUSSÃO

A comunidade de girinos de Alter do Chão apresentou apenas respostas fixas a predação, isto é, ou os girinos permanecem em refúgio ou são impalatáveis. Os resultados indicam que apesar de existirem variações interespecíficas no comportamento das espécies de girinos, nenhuma espécie apresentou modificações adaptativas no comportamento baseado na percepção da química ou no encontro visual de predadores.

O uso da visão sozinho ou associado a outras sensações, como as táteis, também não produziram respostas significantes em girinos de Rana lessonae e R. esculenta na presença de peixes (Stauffer & Semlitsch, 1993). Talvez girinos não possuam boa habilidade visual ou o uso da visão teria vantagens limitadas em

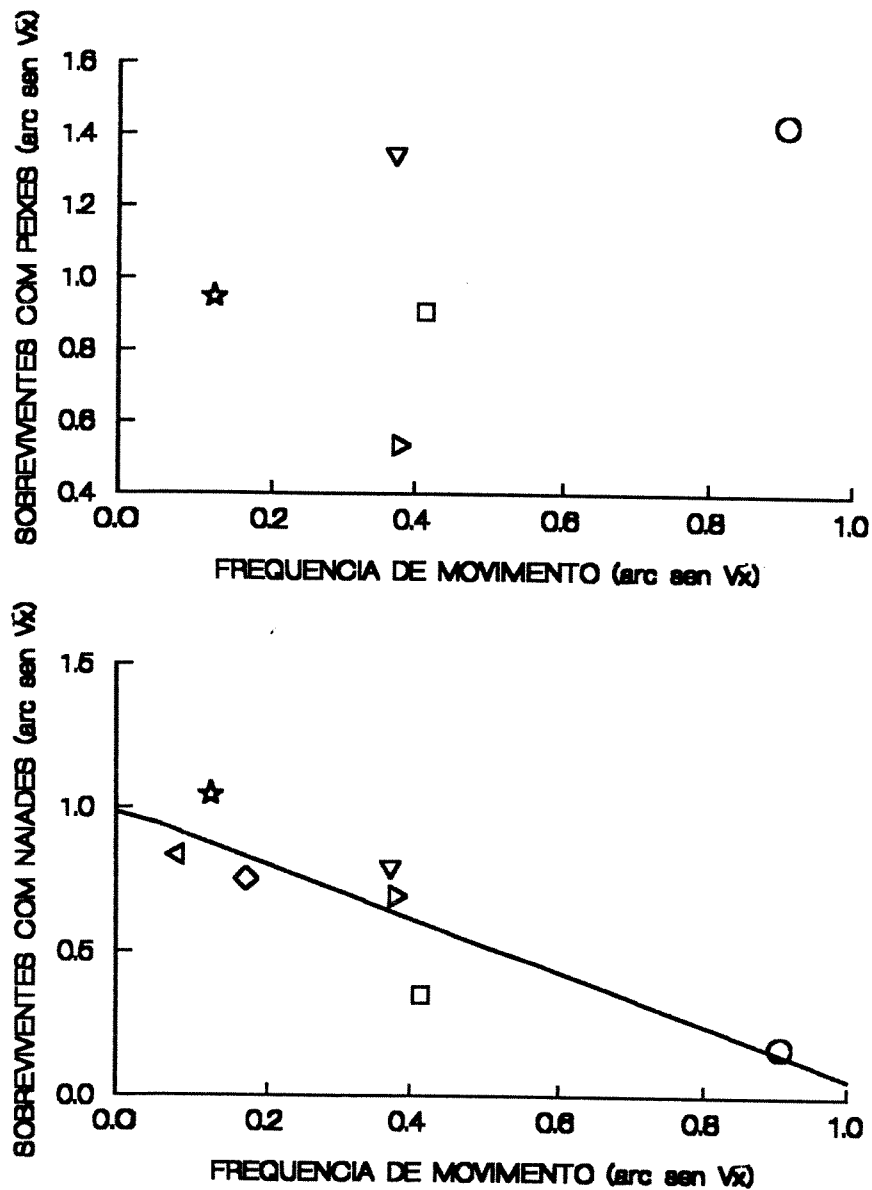


Figura 7: Relação entre a percentagem de girinos vivos (sobrevivência) e diferenças interespecíficas no movimento de girinos em experimentos com peixes ($r^2 = 0,28$; $F = 1,196$; $P = 0,35$; $n = 5$; acima); e náíades de Odonata ($r^2 = 0,75$; $F = 15,339$; $P = 0,011$; $n = 8$; abaixo). Dados transformados para arco seno de sua raiz quadrada. Símbolos como na figura 5.

Tabela 4: Resumo da relação entre a distribuição de predadores em Alter do Chão, Santarém, PA, e as estimativas de movimento e sobrevivência para cada espécie de girino.

VARIÁVEIS	COEFICIENTE	t	P parcial	F	P
PEIXES:					
Constante	- 0.164	- 1.236	0.228	10.495	0.001
Sobrevivência	0.263	2.547	0.018		
Movimento	2.118	3.779	0.001		
ADONATA					
Constante	1.558	6.684	0.000	3.225	0.057
Sobrevivência	- 0.016	- 0.091	0.928		
Movimento	- 2.493	- 2.537	0.018		

ambientes com grande quantidade de vegetação ou sedimentos em suspensão (Stauffer & Semlitsch, 1993).

Espécies palatáveis encontradas com peixes e que possivelmente poderiam obter vantagens adaptativas na exploração de microhabitats adjacentes a refúgios ao detectarem a ausência de peixes (Semlitsch & Reyer, 1992), parecem não apresentar esta adaptação na comunidade estudada. No ambiente natural, L. limellus e H. raniceps foram geralmente encontradas em áreas com densa vegetação e nunca em áreas abertas. No laboratório, essas espécies também permaneceram a maior parte do tempo em refúgios. Em habitats com grande densidade de predadores, onde explorar o ambiente pode significar a morte dos girinos, permanecer constantemente no refúgio pode ser vantajoso. Espécies impalatáveis, como B. granulatus, B. marinus e H. wavrini, também não apresentaram modificação de seu comportamento na presença de um predador. A explicação pode estar relacionada ao fato de girinos impalatáveis a peixes não sofrerem pressões seletivas que levem ao desenvolvimento de habilidades especiais para detectar um predador, uma vez que a toxidade já deve ser um mecanismo eficiente para deter a predação. Até o momento, as espécies de anfíbios onde a habilidade em detectar um predador através de percepções sensoriais foi verificada são espécies palatáveis a predadores (Petranska *et al.*, 1989; Lawler, 1989; Katz *et al.*, 1988; Semlitsch & Reyer, 1992).

Leptodactylus fuscus, L. macrosternum, P. ephippifer e S. rubra, espécies palatáveis que vivem em habitats temporários, geralmente associados a altas densidades de náíades de Odonata, mas sem peixes, também não mostraram respostas comportamentais a predadores vertebrados ou invertebrados. Duas explicações podem estar relacionadas a esses resultados. Primeiro, a habilidade em detectar peixes provavelmente não seria uma característica selecionada evolutivamente, uma vez que normalmente não ocorrem com esses predadores. Segundo, a co-ocorrência com invertebrados,

poderia estar mais relacionada a comportamentos crípticos, uma vez que imobilidade pode aumentar as chances de sobrevivência com náíades de Odonata (Azevedo-Ramos et al. 1991; Chovanec, 1992). Mesmo dentro de refúgios de vegetação, pouco movimento da presa pode ser importante, pois predadores invertebrados, em geral, estão associados a estes habitats.

Leptodactylus macrosternum permaneceu a maior parte do tempo em refúgio no laboratório, porém, no ambiente natural, esta espécie pode ser encontrada em grupos em áreas abertas, embora próximos a vegetação (obs. pes.). O hábito gregário de L. macrosternum deve conceder a esta espécie alguma vantagem que possibilite eventualmente a exploração de áreas abertas, como a modificação da atividade em cardumes ou o efeito de confusão do predador (Wassersug, 1973; Waldman, 1982).

Os resultados deste trabalho indicam a importância da imobilidade na convivência com náíades. Espécies de girinos que apresentaram pouco movimento (e.g. L. limellus, P. ephippifer e S. rubra), tiveram maior sobrevivência com náíades de Odonata nos testes de laboratório. Estas espécies também apresentaram maior velocidade de escape. As duas características associadas possivelmente aumentam as chances de sobrevivência com náíades, possibilitando a coexistência com este tipo de predador. Resultados semelhantes foram encontrados para girinos de áreas temperadas (Chovanec, 1992) e para outras espécies de girinos Amazônicos (Azevedo-Ramos et al., 1991). Crescimento rápido a tamanhos menos susceptíveis a predação também tem sido verificado como um mecanismo deterrente de predação em Anfíbios (Brodie & Formanowicz, 1983; Cronin & Travis, 1986; Formanowicz, 1986). Neste trabalho, foi verificado que girinos em estágios mais avançados apresentaram maior velocidade de escape. Tamanhos maiores associados a maior habilidade de escape possivelmente diminuem a susceptibilidade a predação.

Espécies impalatáveis a peixes (e.g. B. granulosus, B. marinus e H. wavrini) apresentaram menor comprimento de cauda e consequentemente menor velocidade de escape. Estas espécies também apresentaram movimentos mais conspícuos. A relação inversa entre movimento e velocidade de escape, as torna uma presa fácil para náíades de Odonata, como foi determinado pela baixa sobrevivência destas espécies na presença deste predador. Provavelmente, girinos impalatáveis a peixes não evoluíram tamanhos de cauda grande comparados a girinos que normalmente ocorrem com predadores invertebrados, porque os peixes excluem os invertebrados destes habitats. Em ambientes sem peixes e com altas densidades de predadores invertebrados, ter grande velocidade de escape pode ser essencial a sobrevivência dos girinos.

O movimento não afetou a sobrevivência dos girinos com peixes no laboratório, mas a densidade de peixes foi positivamente relacionada a sobrevivência e ao movimento dos girinos no ambiente natural. Para esses predadores, a palatabilidade da presa parece ser a característica mais importante na escolha da presa (Capítulo 3). Assim, quanto maior a impalatabilidade da presa, maior a sobrevivência com peixes. O maior movimento da presa certamente está relacionado com as características conspícuas de girinos tóxicos, como visto acima. Portanto, em áreas de grandes densidades de peixes espera-se que ocorram espécies de girinos impalatáveis e de maior movimento.

No laboratório, houve um efeito negativo do movimento sobre a sobrevivência dos girinos na presença de náíades de Odonata. No ambiente natural, a susceptibilidade e o movimento das espécies de girinos medidos no laboratório não foram relacionados com a densidade de náíades com que eles ocorrem nos corpos d'água. No entanto, o nível de significância do modelo foi próximo de significativo e a correlação parcial para movimento foi significativa, o que sugere cautela na análise. A não

significância da relação pode estar associada aos efeitos indiretos da predação de peixes sobre náíades no ambiente natural, o qual poderia afetar os resultados. Como invertebrados possuem menor sensibilidade a toxina de girinos do que peixes, a sobrevivência das espécies de girinos em habitats com muitas náíades, possivelmente, estaria mais relacionada a outras estratégias de defesa que não a impalatabilidade. Como esses predadores são orientados visualmente, a alta mobilidade de alguns girinos tóxicos poderia chamar mais atenção e diminuir suas chances de sobrevivência nesses habitats. Girinos de comportamento crípticos, no entanto, teriam suas chances de sobrevivência aumentadas. Esses resultados concordam com a distribuição espacial natural das espécies de girinos aqui testadas.

Em resumo, já foi mostrado anteriormente que a distribuição dos girinos de Alter do Chão estava altamente associada a distribuição de seus predadores (Capítulo 2). Este trabalho demonstra que as estratégias antipredatórias encontradas em grupos de espécies de girinos são, em geral, fixas e direcionadas a predadores específicos de determinado habitat. A eficácia de uma estratégia, portanto, determina a co-ocorrência com determinado predador e ajuda a entender os padrões de distribuição observados no ambiente natural.

CAPÍTULO V

CONCLUSÕES GERAIS

I - PRINCIPAIS RESULTADOS E CONCLUSÕES

A comunidade de girinos de Alter do Chão, Santarém, Pará, na margem do rio Tapajós numa área de savana amazônica, foi

constituída principalmente por treze espécies, subdivididas em quatro famílias: Bufonidae (Bufo granulosus e Bufo marinus), Hylidae (Hyla boans, H. wavrini, H. raniceps, H. sp1, H. sp2 e Scinax rubra), Leptodactylidae (Leptodactylus knudseni, L. fuscus, L. macrosternum e Physalaemus ephippifer) e Pseudidae (Lysapsus limellus). A riqueza de espécies desta área corresponde a menos da metade encontrada em áreas florestadas em semelhantes latitudes na Amazônia, representando um decréscimo acentuado na diversidade de anuros em uma região de clima mais seco.

Distintas assembléias de girinos foram características de habitats permanentes e temporários. Habitats temporários, em geral, possuíram maior abundância de predadores invertebrados enquanto habitats permanentes apresentaram grandes quantidades de peixes. No entanto, esta dicotomia entre habitats mostrou-se simplista e uma melhor visualização dos padrões de distribuição das espécies de girinos pode ser feita ao longo de um gradiente.

A maioria das espécies de girinos ocorreu durante as estações de chuvas, principalmente nos meses de maior precipitação. Este fato possivelmente indica que as espécies de anuros reproduzem-se quando a quantidade de chuva, e a consequente durabilidade dos corpos d'água, é mais previsível.

As espécies de girinos apresentaram segregação espacial, indicando que, pelo menos no presente, a competição interespecífica não parece ser um fator importante nas interações entre as espécies.

Fatores abióticos não foram significativamente relacionados com o padrão de distribuição das espécies de girinos. A predação teve um efeito significativo na estruturação das assembléias de um corpo d'água, apesar de não ser o fator determinante da riqueza de espécies entre habitats.

Espécies de girinos impalatáveis a peixes foram palatáveis a predadores invertebrados. Em geral, a distribuição de predadores no ambiente natural foi relacionada a sobrevivência média dos girinos nos corpos d'água. A maioria das espécies de girinos que ocorrem em habitats com peixes foram impalatáveis ou permaneceram constantemente em refúgios. Isto indica que peixes podem afetar a distribuição de espécies palatáveis. Por outro lado, espécies normalmente encontradas com peixes apresentaram maior susceptibilidade a predação por náíades de odonata. Desse modo,

a vulnerabilidade diferencial de cada espécie de girino a diferentes predadores pode determinar a composição específica de uma assembléia. A convivência com predadores invertebrados pode estar relacionada a outras estratégias, como rápida saciação do predador e defesas comportamentais.

As espécies de girinos não apresentaram habilidades em detectar quimica ou visualmente os predadores. No entanto, apresentaram diferenças interespecíficas no comportamento, principalmente com relação ao tempo que permanecem em movimento e na sua velocidade de escape. Espécies com maior movimento, em geral, apresentaram menor velocidade de escape. Em testes de laboratório, quanto maior o movimento, menor a sobrevivência dos girinos com náíades de Odonata. No entanto, o movimento dos girinos não foi relacionado a sobrevivência com peixes. Na natureza, a densidade de peixes foi positivamente relacionada ao movimento e sobrevivência dos girinos, enquanto a densidade de náíades não foi relacionada a esses fatores, embora a correlação parcial para movimento tenha sido altamente significativa no modelo de regressão múltipla. A divergência entre os resultados de laboratório e natureza podem indicar a existência dos efeitos indiretos da predação de peixes sobre náíades. Para peixes, a palatabilidade das espécies de girinos, possivelmente, é a característica mais importante para determinar a predação, enquanto que para náíades, comportamentos conspícuos chamam a atenção do predador, diminuindo as chances de sobrevivência dos

girinos. Os resultados indicam que há uma associação entre toxicidade e movimento. Assim, espécies impalatáveis apresentaram movimentos conspícuos, enquanto espécies palatáveis foram mais crípticas e possuíram maior velocidade de escape. As estratégias antipredatórias de diferentes espécies de girinos estão de acordo com sua distribuição no ambiente natural e com os predadores mais comuns de cada habitat.

Em resumo, os predadores foram o principal agente estruturador da comunidade de girinos desta área de savana amazônica. A comunidade de girinos pode ser descrita em termos de sua composição específica, vulnerabilidade das espécies a diferentes predadores ou através de estratégias antipredatórias das espécies. Como as defesas dos girinos parecem estratégias fixas, o efeito dos predadores é possivelmente evolucionário e não simplesmente um efeito fenotípico na comunidade. Os predadores podem, através da predação diferencial, determinar a abundância relativa das espécies de girinos e explicar o padrão de distribuição observado na natureza.

II - LITERATURA CITADA:

- Alford, R. A. 1986. Habitat use and positional behavior of Anuran larvae in a northern Florida temporary pond. *Copeia* 2: 408-423.
- Alford, R. A. 1989. Variation in predator phenology affects predator performance and prey community composition. *Ecology* 70(1): 206-219.
- Alford, R. A. 1995. Tadpole ecology: resource use, competition, and predation. in R. Altig, R. W. McDiarmid (eds). *Biology of anuran larvae*. University of Chicago Press. Chicago.
- Alford, R. A.; H. M. Wilbur. 1985. Priority effects in experimental pond communities: competition between Bufo and Rana. *Ecology* 66(4): 1097-1105.
- Azevedo-Ramos, C.; M. Van Sluys; J-M. Hero; W. E. Magnusson. 1991. Influence of tadpole velocity on predation by odonate naiads. *J. Herpetol.* 26(3): 335-338.
- Ayres, J. M. 1993. As matas de varzea do Mamirauá. Sociedade Civil do Mamirauá e Programa Trópico Umido - CNPq
- Beals, E. W. 1960. Forest bird communities in the Apostle Islands of Wisconsin. *Wilson Bulletin* 72: 156-81.
- Belbin, L. 1992a. Users guide PATN. CSIRO Canberra: 99 pp.
- Belbin, L. 1992b. Technical reference PATN. CSIRO Canberra: 244 pp.
- Blair, W. F. 1961. Calling and spawning seasons in a mixed

- population of anurans. *Ecology* 42(1): 99-110.
- Blouin, M. S. 1990. Evolution of palatability differences between closely-related treefrogs. *J. Herpetol.* 24(3): 309-311.
- Bradford, D. F. 1984. Temperature modulation in a high elevation amphibian. *Copeia* 1984: 966-975.
- Bradford, D. F. 1989. Allotropic distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: Implications of the negative effect of fish introductions. *Copeia* 1989: 775-778.
- Brodie Jr., E. D.; D. R. Formanowicz Jr.; E. D. Brodie III. 1978. The development of noxiousness of Bufo americanus tadpoles to aquatic insect predators. *Herpetologica* 34(3): 302-306.
- Brodie, E. D., Jr; D. R. Jr, Formanowicz. 1983. Prey size preference of predators: differential vulnerability of larval anurans. *Herpetologica* 39(1): 67-75.
- Brodie Jr., E. D.; D. R. Formanowicz Jr. 1987. Antipredator mechanisms of larval anurans: protection of palatable individuals. *Herpetologica* 43(3): 369-373.
- Brown, D. G. 1984. Beetle folivory increases resource availability and alters plant invasion in monocultures of goldrenrod. *Ecology* 75(6): 1673-1683.
- Brown, J. H. 1987. Variation in desert rodent guilds: patterns, process and scales. in Gee, J. H. R. and Giller, P. S.. *Organization of Communities: Past and Present*. Blackwell

Scientific Publications, London.

- Buskirk, J. V. 1988. Interactive effects of dragonfly predation in experimental pond communities. *Ecology* 69(3): 857-867.
- Calef, G. W. 1973. Natural mortality of tadpoles in a population of Rana aurora. *Ecology* 54(2): 741-758.
- Case, T. J.; D. J. Bolger and A. D. Richman. 1992. Reptilian extinctions: the last ten thousand years. in P. L. Field and S. K. Jain (eds). *Conservation Biology*. Chapman and Hall. NY.
- Chovanec, A. 1992. The influence of tadpole swimming behaviour on predation by dragonfly nymphs. *Amphibia-Reptilia* 13: 341-349.
- Connor, E. F.; D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology* 60(6): 1132-1140.
- Cortwright, S. A.; C. E. Nelson. 1990. An examination of multiple factors affecting community structure in an aquatic amphibian community. *Oecologia* 83: 132-131.
- Cronin, J. T.; J. Travis. 1986. Size-limited predation on larval Rana areolata (Anura: Ranidae) by the two backswimmer (Insecta: Hemiptera: Notonectidae). *Herpetologica* 42(2): 171-174.
- Crump, M. L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 3: 1-62.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran

- community. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Pub. 61: 1-68.
- Crump, M. L. 1991. Choice of oviposition site and egg load assessment by a treefrog. *Herpetologica* 47: 308-315.
- DeBenedictis, P. A. 1974. Interspecific competition between tadpoles of Rana pipiens and Rana sylvatica: an experimental field study. *Ecol. Monos.* 44: 129-151.
- Diaz-Paniagua, C. 1986. Reproductive period of amphibians in the biological reserve of Donaşa (SW Spain). in Z. Rocek (ed.). *Studies in Herpetology*. Prague.
- Diaz-Paniagua, C. 1987. Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetol. J.* 1: 167- 169.
- Diaz-Paniagua, C. 1988. Temporal segregation in larval amphibian communities in temporary ponds at a locality in SW Spain. *Amphibia-Reptilia* 9:15-26.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Univ. Kansas Mus. Natur. Hist. Misc. Publ. 65: 1-352.
- Dupré R. K.; J. W. Petranka. 1985. Ontogeny of temperature selection in larval amphibians. *Copeia* 2: 462-467.
- Faith, D. P.; P. R. Minchin; L. Belbin. 1987. Composition dissimilarity as a robust measure of ecological distance: a theoretical model and computer simulations. *Vegetatio* 69: 57-58.
- Falesi, I. C.; T. E. Rodrigues; R. S. Reis. 1971. Solos do

- distrito agropecuário de SUFRAMA (trecho km 30-km 79, Rad. BR- 174). Instituto de Pesquisa e Experimentação Agropecuária da Amazônia Ocidental (IPEAAOC), Série Solos: 99 pp.
- Floyd, R. B. 1985. Effects of photoperiod and starvation on the temperature tolerance of larvae of the giant toad, Bufo marinus. Copeia 3: 625-631.
- Formanowicz, D. R., Jr. 1986. Anuran tadpole/aquatic insect predator-prey interactions: tadpole size and predator capture success. Herpetologica 42(3): 367-373.
- Formanowicz, D. R., Jr; E. D. Brodie, Jr. 1982. Relative palatabilities of members of a larval amphibian community. Copeia 1: 91-97.
- Freda, J.; W.A. Dunson. 1986. Effects of low pH and other chemical variables on the local distribution of amphibians. Copeia 1986(2): 454-466.
- Gascon, C. 1991. Population and community level analyses of species occurrence of central amazonian rain forest tadpoles. Ecology 72(5): 1731-1746.
- Gascon, C. 1992 a. The effects of reproductive phenology on larval performance traits in a three-species assemblage of central amazonian tadpoles. Oikos 65: 307-313.
- Gascon, C. 1992 b. Aquatic predators and tadpole prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. Ecology 73(3): 971-980.
- Gascon, C. 1995. Habitat effects on tropical larval anuran

fitness in the absence of direct effects of predation and competition. Ecology (no prelo).

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

Grubb, J. C. 1972. Differential predation by Gambusia affinis on the eggs of seven species of anuran amphibians. Am. Midl. Nat. 88(1): 102-108.

Marshall, C. 1990. An illustrated key to tadpoles occurring in the central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. Amazoniana 11(2): 201-262.

Hero, J-M. 1992. Predation, palatability and the distribution of tadpoles in the Amazon forest. Tese de Doutorado. Griffith University. Brisbane. Australia.

Heyer, W. R. 1973 a. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. J. Herpetol. 7(4): 337- 361.

Heyer, W. R. 1973 b. Systematics of the Marmoratus group of the frog genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Nat. Hist. Mus. Los Angeles Country. Contributions in Science 251: 1-49.

Heyer, W. R. 1974. Niche measurements of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. Ecology 55: 651-656.

Heyer, W. R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smithson. Contrib. Zool. 242: 1-27.

- Heyer, W. R.; R.W. McDiarmid; D.L. Weigmann. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7(2): 100- 111.
- Heyer, W. R.; M.H. Muedeking. 1976. Notes on tadpoles as prey for naiads and turtles. *J. Wash. Acad. Sci.* 66(4): 235-239.
- Huey, R. B. 1980. Sprint velocity of tadpoles (Bufo boreas) through metamorphosis. *Copeia* 1980(3): 537-540.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, U.K. : 681 pp.
- Hutchison, V. H.; C. G. Hill. 1978. Thermal acclimatation of bullfrog tadpoles (Rana catesbeiana) at different stages of development and acclimatation temperatures. *J. Thermal Biol.* 3: 57-60.
- Inger, R. F. 1969. Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. *J. Anim. Ecol.* 38: 123-148.
- Inger, R. F.; H.K. Voris; P. Walker. 1986. Larval transport in a Bornean ranid frog. *Copeia* 1986(2): 523-525.
- Inger, R. F.; R.K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Mono.* 47: 229-253.
- Kats, L. B.; J. W. Petranksa; A. Sih. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecology* 69(6): 1865-1870.
- King, R. B. 1993. Determinants of offspring number and size in

- the brown snake, Storeria dekayi. Journal of Herpetology 27(2): 175-185.
- Lack, D. 1971. Ecological isolation in birds. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Lawler, S. P. 1989. Behavioural responses to predators and predation risks in four species of larval anurans. Anim. Behav. 38: 1039-1047.
- Licht, L. E. 1967. Death following possible ingestion of toad eggs. Toxicon 5: 141-142.
- Licht, L. E. 1968. Unpalatability and toxicity of toad eggs. Herpetologica 24(2): 93-98.
- Licht, L. E. 1969. Palatability of Rana and Hyla eggs. Amer. Midl. Nat. 82(1): 296-298.
- Licht, L. E. 1971. Breeding habitats and embryonic thermal requirements of the frogs, Rana aurora and Rana pretiosa pretiosa in the Pacific Northwest. Ecology 74:174-182.
- Loschenkohl, A. 1986. Niche partitioning and competition in tadpoles. Stud. Herpetol., Prague: 399-402.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. American Naturalist 112: 23-39.
- MacArthur, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599-619.
- Magnusson, W. E.; T. M. Sanaiotti. 1987. Dispersal of Miconia seeds by the rat Bolomys lasiurus. J. Tropical Ecology 3:

277- 278.

- Magnusson, W. E.; J. Windle. 1988. Marathon swimming to egg-laying sites by *Bufo granulosus*. *J. Herpetol.* 22(2): 235-236.
- Magnusson, W. E.; J-M. Hero. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia* 86: 310-318.
- Marly, B. J. 1986. *Multivariate Statistical Methods: a primer*. Chapman and Hall, NY. : 156 pp.
- Marshall, E.; G.C Grigg. Acclimation of CTM, LD50 and rapid loss of acclimation of thermal preferendum in tadpoles of *Limnodynastes peronii* (Anura: Myobatrachidae). *The Australian Zoologist* XX (part III): 447-445.
- McCormick, P. V.; R. J. Stevenson. 1989. Effects os snail grazing on benthic algal community structure in different environments. *Journal of the Noth American Benthological Society* 8: 162-172.
- McPeck, M. A. 1990. Determination of species composition in the *Enallagma* Damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology* 71(1): 83-98.
- Morawetz, W. 1992. Habitats and vegetational zones. in Amazon Wildlife. H-U. Bernard (ed)(APA publications): 33-41.
- Morin, P. J. 1981. Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science* 212: 1284-1286.
- Morin, P. J. 1983. Competitive and predatory interactions in

- natural and experimental populations of *Notophthalmus viridescens dorsalis* and *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 1983(3): 628-639.
- Morin, P. J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. *Ecology* 67(3): 713-720.
- Murdock, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.* 39: 335-354.
- Odendaal, F. J.; C.M. Bull; R.C. Nias. 1982. Habitat selection in tadpoles of *Ranidella signifera* and *R. riparia* (Anura: Leptodactylidae). *Oecologia* 52: 411-414.
- Paine, R. T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.
- Peterson, H. P.; P. E. Renaud. 1989. Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* 80: 82-86.
- Peterson, J. A.; A. R. Blaustein. 1992. Relative palatabilities of anuran larvae to natural aquatic insect predators. *Copeia* 1992(2): 577-584.
- Petranka, J. W.; A. Sih. 1986. Environmental instability, competition, and density-dependent growth and survivorship of a stream-dwelling salamander. *Ecology* 67(3): 729-736.
- Petranka, J. W.; A. Sih. 1987. Habitat duration, length of larval period, and the evolution of a complex life cycle of a salamander, *Ambystoma texanum*. *Evolution* 41(6):

1347-1356.

- Petranka, J. W.; L. B. Kats; A. Sih. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Anim. Behav.* 35: 420-425.
- Pierce, B. A.; J. B. Hoskins and E. Epstein. 1984. Acid tolerance in Connecticut wood frog (Rana sylvatica). *J. Herpetol.* 18:159-167.
- Pires, J. M. 1973. Tipos de vegetação da Amazônia. *Publ. Avul. Mus. Goeldi (Belém)* 20: 179-202.
- Pires, J. M.; G. T. Prance. 1985. The vegetation types of Brazilian Amazon. in Amazonia. G. T. Prance and T. E. Lovejoy (eds). Pergamon Press, Oxford: 109-145.
- Prance, G. T. 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia* 3: 26-38.
- Pritchard, G. 1965. Prey capture by dragonfly larvae (Odonata; Anisoptera). *Can. J. Zool.* 43: 271-289.
- Resettarits, W. J. Jr. 1991. Ecological interactions among predators in experimental stream communities. *Ecology* 72(5): 1782-1793.
- Resettarits, W. J. Jr; H. M. Wilbur. 1989. Choice of oviposition site by Hyla chrysoscelis: role of predators and competitors. *Ecology* 70(1): 220-228.
- Ricklefs, R. E.; D. Schluter. 1993. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press. USA : 414

- Roth, A. H.; J.F. Jackson. 1987. The effect of pool size on recruitment of predatory insects and on mortality in a larval anuran. *Herpetologica* 43(2): 224-232.
- Salati, E. 1985. The climatology and hidrology of Amazonia. in Amazonia G.T. Prance and T. E. Lovejoy (eds). Pergamon Press, Oxford: 106-45.
- Savage, R. M. 1952. Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. *Proc. Zool. Soc. London* 122: 467-514.
- Scott, N. J. Jr; A. Starrett. 1974. An unusual breeding aggregation of frogs, with notes on the ecology of Agalychnis spurrelli (Anura: Hylidae). *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.* 73(2): 86-94.
- Seale, D. B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. *Ecology* 61(6): 1531-1550.
- Semlitsch, R. D. 1992. Behavioral responses of Bufo bufo and B. calamita tadpoles to chemical cues of vertebrate and invertebrate predator. *Ethol. Ecol. Evol.* 4: 165-173.
- Semlitsch, R. D.; H. U. Reyer. 1992. Modification of anti-predator behaviour in tadpoles by environmental conditioning. *Journal of Animal Ecology* 61: 353-360.
- Sexton, O. J.; C. Phillips. 1986. A quantitative study of fish-amphibian interactions in 3 Missouri ponds. *Trans. Missouri Acad. Sci.* 20: 25-35.
- Sih, A.. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary

- and ecological overview. in Sih, A. (ed.). Predation: direct and indirect effects on aquatic communities. University Press of New England. Hanover, N.H. 203-224.
- Sih, A.; P. Crowley; M. McPeck; J. Petranka; K. Strohmeier. 1985. Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Sioli, H. 1975. Tropical river: the Amazon. in River Ecology. B. Whitton (ed). Blackwell Sci. Publ. Cambridge: 461-488.
- Smith, D. C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale. *Ecology* 64(3): 501-510.
- Southwood, T. R. E. 1987. The concept and nature of the community. in J. H. R. Gee and P. S. Giller (eds). Organization of Communities: Past and Present. Blackwell Scientific Publications, London.
- Spiller, D. A.; T. W. Schoener. 1988. An experimental study of the effect of lizards on web-spider communities. *Ecol. Monogr.* 58: 57-77.
- Sterner, H. P.; R. D. Semlitsch, R. D. 1993. Effects of visual, chemical and tactile cues on fish on the behavioral responses of tadpoles. *Animal Behaviour* 46(2): 355-364.
- Steiger, J. H. 1989. Causal modeling: a supplementary module for Systat and Sygraph. Systat, Inc. Illinois, USA
- Steinwascher, K. 1978. Interference and exploitation competition among tadpoles of Rana utricularia. *Ecology* 59(5):

1039-1046.

Steinwascher, K. 1979. Competitive interactions among tadpoles as a potential population-regulation mechanism. *Ecology* 60:884-890.

Sterner, R. N. 1989. Resource competition during seasonal succession toward dominance by cyanobacteria. *Ecology* 70: 229-245.

Toft, C. A. 1982. Community structure of litter anurans in a primary forest, Makokov, Gabon: a preliminary analysis in the minor dry season. *Terre et Vie* 36: 223-232.

Toft, C. A.; W. E. Duellman. 1979. Anurans of the lower Rio Llullapichis, Amazonian Peru: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* 35: 71-77.

Travis, J. 1980. Genetic variation for larval specific growth rate in the frog *Hyla gratiosa*. *Growth* 44: 167-181.

Voris, H. K.; J.P. Bacon. 1966. Differential predation on tadpoles. *Copeia* 1966(3): 594-598.

Waldman, B. 1982. Sibling association among schooling toad tadpoles: field evidence and implications. *Anim. Behav.* 30: 700-713.

Walters, B. 1975. Studies of interspecific predation within an amphibian community. *J. Herpetol.* 9(3): 267-279.

Warner, S. C.; J. Travis; W. A. Dunson. 1993. Effect of pH variation on interspecific competition between two species of hylid tadpoles. *Ecology* 74(1): 183-194.

Wassersug, R. J.. 1973. Aspects of social behaviour in anuran

- larvae. in Wassersug, R. J. (ed) Evolutionary biology of amphibians. Columbia. : Univ. Missouri Press. 273-297.
- Wassersug, R. J.; E. A. Seibert. 1975. Behavioural responses of amphibian larvae to variation in dissolved oxygen. *Copeia* 1975: 86-103.
- Wassersug, R. J.; D. G. Sperry. 1977. The relationship of locomotion to differential predation on Pseudacris triseriata (Anura: Hylidae). *Ecology* 58: 830-839.
- Werner, E. E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *The Amer. Nat.* 128(3): 319-341.
- Werner, E. E. 1991. Nonlethal effects of a predator on competitive interactions between two anuran larvae. *Ecology* 72: 1709-1720.
- Wilbur, H. M. 1972. Competition, predation and structure of the Ambystoma - Rana sylvatica community. *Ecology* 53: 3-21.
- Wilbur, H. M. 1976. Density-dependent aspects of metamorphosis in Ambystoma and Rana sylvatica. *Ecology* 57:1289-1296.
- Wilbur, H. M. 1977. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in Bufo americanus. *Ecology* 58: 196-200.
- Wilbur, H. M. 1980. Complex life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 67-93.
- Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68(5): 1437- 1452.
- Wilbur, H. M. and J. P. Collins. 1973. Ecological aspects of

- amphibian metamorphosis. Science 182:1305-1314.
- Wilbur, H. M.; P. J. Morin and R. N. Harris. 1983. Salamander predation and the structure of experimental communities: anuran responses. Ecology 64:1423-1429.
- Wilbur, H. M.; R.A. Alford. 1985. Priority effects in experimental pond communities: responses of *Hyla* to *Bufo* and *Rana*. Ecology 66(4): 1106-1114.
- Wilkinson, L. 1990. SYSTAT: the system for statistics. SYSTAT. Evanston, IL. Inc.
- Wiltshire, D. J.; C. M. Bull. 1977. Potential competitive interactions between larvae of *Pseudophryne bibroni* and *P. semimarmorata* (Anura: Leptodactylidae). Aust. J. Zool. 25: 449- 454.
- Woodward, B. D. 1982. Tadpole competition in a desert anuran community. Oecologia 54: 96-100.
- Woodward, B. D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. Ecology 64(6): 1549-1555.
- Box, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs, NJ.
- Zeevalking, H. J.; L.F.M. Fresco. 1977. Rabbit grazing and diversity in a dune area. Vegetatio 35: 193-196.
- Zimmerman, B. L.; M.T. Rodrigues. 1988. Frogs, snakes, and lizards of the INPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. in Zimmerman, B. L.; M.T. Rodrigues (eds). Four neotropical forests. Yale Univ. Press. USA.