



GOVERNO DO ESTADO DO CEARÁ
UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI – URCA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – CCBS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA E RECURSOS
NATURAIS - PPGDR

MARIANA DOS SANTOS SANTANA

**ECOLOGIA ALIMENTAR EM TRÊS ESPÉCIES DE ANUROS EM ÁREA DE
CAATINGA NO NORDESTE DO BRASIL**

CRATO/CE
2025

MARIANA DOS SANTOS SANTANA

ECOLOGIA ALIMENTAR EM TRÊS ESPÉCIES DE ANUROS EM ÁREA DE CAATINGA
NO NORDESTE DO BRASIL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri-URCA, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

Orientador(a): Prof(a). Dr(a). Samuel Cardozo Ribeiro

Coorientador(a): Dr(a). José Guilherme Gonçalves de Sousa

CRATO/CEARÁ
2025

Ficha Catalográfica
Serviço de Biblioteca e Documentação da URCA/Campus Pimenta Programa de Pós-Graduação em
Diversidade Biológica e Recursos Naturais - PPGDR
Dados fornecidos pelo(a) autor

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI -
URCA**

MARIANA DOS SANTOS SANTANA

**ECOLOGIA ALIMENTAR EM TRÊS ESPÉCIES DE ANUROS EM ÁREA DE
CAATINGA NO NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação do Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à
Universidade Regional do Cariri – URCA, para obtenção do título de Mestre(a) em Diversidade
Biológica e Recursos Naturais.

APROVADO(A) EM: 31 / 07 / 2025

BANCA EXAMINADORA

Prof(a). Dr(a). Samuel Cardozo Ribeiro – Orientador – UFCA

Assinatura: _____



Documento assinado digitalmente

SAMUEL CARDOZO RIBEIRO

Data: 24/09/2025 14:15:22-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(a). Dr(a). José Guilherme Gonçalves de Sousa - Coorientador – UFCA

Assinatura: _____



Documento assinado digitalmente

JOSE GUILHERME GONCALVES DE SOUSA

Data: 24/09/2025 19:52:45-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(a). Dr(a). Diego Vinícius Anjos da Silva - Membro Interno - URCA

Assinatura: _____



Documento assinado digitalmente

DIEGO VINICIUS ANJOS SILVA

Data: 24/09/2025 13:13:49-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(a). Dr(a). Cícero Ricardo de Oliveira – Membro Externo - UFCA

Assinatura: Cícero Ricardo de Oliveira.

Dedico à meus pais, por todo apoio e sustento!

AGRADECIMENTOS

Primeiramente à Deus, por todo amor incondicional, pela força e por ter me guiado sempre!

Aos meus pais Cirlene e Zilmar, que sustentaram e apoiaram todos os meus sonhos, agradeço imensamente.

Ao meu marido, João Vitor, pelo apoio físico e emocional sempre que preciso, e por tornar tudo mais leve, obrigada por existir em minha vida.

Aos meus colegas do Laboratório de Biologia e Ecologia de Animais Silvestres – LABEAS, Evelyn, Glória, Ruan, Ricardo e Hiury, por toda a ajuda no processo deste trabalho e por tornarem os dias mais agradáveis.

Aos meus colegas de turma, Adeilson, Fernanda, Thiálida e Wallas por sempre estarem dispostos a orientar e conversar sobre a vida acadêmica.

Ao meu Orientador Samuel Cardozo Ribeiro e Co-orientador José Guilherme Gonçalves Sousa, por terem dedicado tempo a este trabalho, pelos ensinamentos transmitidos e pela oportunidade.

Ao Programa de Pós Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, pela oportunidade.

E a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES pela concessão da bolsa que é de fundamental ajuda para a realização dessa pesquisa

RESUMO

Em uma comunidade, o alimento, espaço e tempo são as categorias mais partilhadas pelas populações, dito isso, as espécies podem diferir em uma ou mais dessas dimensões, sendo importante compreender como as dinâmicas da comunidade interferem nesses três aspectos do nicho ecológico. A maneira como as espécies dentro de uma comunidade ecológica compartilham a disponibilidade de recursos entre si é o principal determinante da diversidade de espécies coexistentes. Dessa forma, o estudo da sobreposição trófica ou particionamento de recursos alimentares entre os anuros é importante para compreender as interações ecológicas que ocorrem e, como as espécies compartilham os recursos alimentares, permitindo distribuição, e diversidade. As espécies *Rhinella granulosa* (Bufonidae), *Leptodactylus troglodytes* (Leptodactylidae) e *Proceratophrys cristiceps* (Odontophrynidae) são anuros abundantes, amplamente distribuídos no Brasil e compartilham o mesmo ambiente. Objetivamos analisar a dieta de três espécies de anuros terrestres, que possuem hábitos noturnos e tamanhos similares, estimando a largura de nicho trófico de cada uma delas, bem como a sobreposição trófica entre os pares e a relação da dieta com o sexo e o tamanho corporal. Foram coletados 98 indivíduos, dos quais 46 possuíam conteúdo estomacal: 26 indivíduos de *R. granulosa*, 5 de *L. troglodytes* e 15 indivíduos de *P. cristiceps*. Em geral, as espécies apresentaram comportamento alimentar especialista, apresentando uma largura de nicho mais restrita. Consideramos que a baixa sobreposição, ocorreu por dois motivos, o primeiro porque houve especialização alimentar nas espécies analisadas, e o segundo, por diferenciação no uso de microhabitat permitindo que os indivíduos explorem recursos tróficos distintos. Por fim, a relação entre tamanho *versus* dieta, não demonstrou significância para nenhuma das espécies, resultado esperado em espécies que se especializam em presas pequenas. E a relação de sexo *versus* dieta, também não demonstrou significância, demonstrando que machos e fêmeas selecionam as presas de tamanhos similares entre eles.

Palavras-chave: Sobreposição alimentar, Dieta, Microhabitat, Nicho.

ABSTRACT

In a community, food, space and time are the categories most shared by populations, however, species may differ in one or more of these dimensions, making it important to understand how community dynamics interfere in these three aspects of the ecological niche. The way in which species within an ecological community, together with the availability of resources among themselves, is the main determinant of the diversity of coexisting species. Thus, the study of trophic overlap or distribution of food resources among anurans is important to understand the ecological interactions that occur and how specific species of food resources allow distribution, diversity. The species *Rhinella granulosa* (Bufonidae), *Leptodactylus troglodytes* (Leptodactylidae) and *Proceratophrys cristiceps* (Odontophrynidae) are abundant anurans, widely distributed in Brazil and share the same environment. Resource sharing and species coexistence are aspects considered critical in anuran ecology. The study of trophic overlap between anurans is important to understand the ecological interactions that occur in an environment and how species share food resources. Our objective is to analyze the diet of three species by estimating the trophic niche width of each of them, as well as the trophic overlap between pairs, evaluating the interspecific similarity in diet. We aim to analyze the diet of three terrestrial anuran species, which have nocturnal habits and similar sizes, estimating the trophic niche width of each of them, as well as the trophic overlap between pairs and the relationship of diet with sex and body size. A total of 98 individuals were collected, of which 46 had stomach contents: 26 individuals of *R. granulosa*, 5 of *L. troglodytes* and 15 individuals of *P. cristiceps*. In general, the species presented specialized feeding behavior, presenting a more restricted niche width. We consider that the low overlap occurred for two reasons: first, because there was dietary specialization in the species analyzed, and second, due to differentiation in the use of microhabitat, allowing individuals to exploit distinct trophic resources. Finally, the relationship between size versus diet did not demonstrate significance for any of the species, a result expected in species that specialize in small prey. And the relationship between sex and diet also did not demonstrate significance, demonstrating that males and females select prey of similar sizes between them.

Keywords: Food overlap, Diet, Microhabitat, Niche.

SUMÁRIO

LISTA DE GRÁFICOS E FIGURAS.....	i
LISTA DE TABELAS.....	ii
1 INTRODUÇÃO GERAL.....	12
CAPÍTULO 1: Ecologia alimentar em três espécies de anuros em área de caatinga no nordeste do Brasil	23
2 RESUMO	23
2.1 INTRODUÇÃO.....	25
2.2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	27
2.2.1 Área de estudo	27
2.2.2 Coleta de dados.....	29
2.2.3 Análise de dados.....	29
2.2.4 Análises estatísticas	30
2.3 RESULTADOS	31
2.4 DISCUSSÃO	33
2.4.1 Sobreposição de Nicho Trofico	33
2.4.2 Relação Sexo e Tamanho Corporal x Dieta.....	36
2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	37

LISTA DE GRÁFICOS E FIGURAS

Figura 1. Espécimes de anuros coletados para o presente estudo. A) <i>Rhinella granulosa</i> , B) <i>Leptodactylus troglodytes</i> e, C) <i>Proceratophrys cristiceps</i>	15
--	----

CAPÍTULO 1: Ecologia alimentar em três espécies de anuros em área de Caatinga no Nordeste do Brasil

Figura 1. Mapa da área de estudo e pontos de coleta.	28
--	----

LISTA DE TABELAS**CAPÍTULO 1: Ecologia alimentar em três espécies de anuros em área de Caatinga no Nordeste do Brasil**

Tabela 1. Tabela das categorias encontradas na dieta e Índice de Importância Relativa (IRI) das presas encontradas na dieta de três anuros de duas localidades na Caatinga, Ceará.
..... 32

Tabela 2. Tabela de dados do CRC (comprimento rostro cloacal) de três anuros no interior da Caatinga. Legendas: N = Número de amostras com dieta.....33

1 INTRODUÇÃO GERAL

A fauna de anfíbios conhecida do Brasil compreende 1.159 espécies (SEGALLA *et al.*, 2021; FROST, 2025) em sua grande maioria composta por anuros. A ordem Anura é a mais diversa e representativa entre os anfíbios, distribuída em praticamente todos os continentes (FROST, 2025). No Brasil, são conhecidas pelo menos 1.093 espécies de anuros, representando 20 famílias e 90 gêneros, distribuídas por todos os biomas do país (Segalla *et al.*, 2021). Suas populações são altamente vulneráveis às variações do ambiente, características como dependência da água para a reprodução (com fase larval aquática, observada na maioria das espécies), tamanho corpóreo reduzido, ectotermia e alta permeabilidade cutânea, tornam os anfíbios muito sensíveis a alterações ambientais, representando assim um dos grupos mais ameaçados do planeta (Harfoot, 2021), estes fatores permitem citá-los como valiosos bioindicadores de qualidade ambiental (Cortéz-Gómez, *et al.*, 2015).

Os anuros são considerados excelentes modelos para o estudo do funcionamento de ecossistemas (Duellman & Trueb, 1994), uma vez que, desempenham um papel crucial nas teias alimentares ao atuarem como predadores, controlando populações de invertebrados e, influenciando diretamente a dinâmica dos ecossistemas, e também como presas, servindo de fonte de alimento para outros predadores, desempenhando funções fundamentais na manutenção do equilíbrio ecológico (Attademo *et al.*, 2005; Toledo, 2005; Wells, 2007; Collins & Crump, 2009; Huckembeck *et al.*, 2014). A dieta dos anuros é predominantemente composta por invertebrados, podendo variar conforme o tamanho e a espécie, revelando como os hábitos alimentares podem mudar ao longo do desenvolvimento ontogenético (Giaretta *et al.*, 1998; Silva *et al.*, 2018). Ao longo das últimas décadas, um número crescente de estudos sobre a dieta de anuros tem sido desenvolvido no Brasil em diferentes biomas, ecossistemas e habitats (Biavitti *et al.*, 2004; Almeida-Gomes, 2007; Sousa & Ávila, 2015; Leite-Filho *et al.*, 2015; Costa *et al.*, 2016; Jared *et al.*, 2019).

O hábito alimentar tem consequências importantes na ocupação de habitats, ou seja, o que um organismo come influencia diretamente onde ele pode viver (Toft, 1985). A dieta é considerada uma das dimensões mais importantes na repartição de recursos, por permitir que várias espécies compartilhem o mesmo habitat, usando recursos diferentes (Schoener, 1974). A partilha de recursos e a coexistência de espécies, são aspectos considerados críticos na ecologia dos anuros (Bertoluci, 2002). Alimento, espaço e tempo são as três categorias mais comumente partilhadas por vertebrados (Torrez-Orosco *et al.*, 2002). Pesquisas mostram que as espécies podem diferir nessas três dimensões de recursos, sendo de suma importância compreender como as dinâmicas interespecíficas interferem nesses três aspectos do nicho ecológico (Schoener, 1974; Pianka, 1975; Toft, 1980, 1981; Popielarz & Neal, 2007).

A variação nos recursos alimentares utilizados por espécies simpátricas pode não refletir

necessariamente competição, a maneira como as espécies dentro de uma comunidade ecológica usam os recursos é o principal determinante da diversidade de espécies coexistentes (Duré & Kehr, 2004). O estudo da sobreposição trófica entre os anuros é importante para compreender as interações ecológicas que ocorrem em um ambiente e, como as espécies compartilham os recursos alimentares (Pianka, 1974; Sabagh & Carvalho-E-Silva, 2008). Essa sobreposição estima a extensão em que as espécies compartilham recursos alimentares (Krebs, 1989).

A exploração de uma presa específica por uma espécie pode influenciar as interações dessa espécie em um ambiente específico (Duré & Kehr, 2001). Toft (1985) argumenta que a largura de nicho trófico afeta diretamente o grau de sobreposição com outras espécies, por exemplo, espécies com nichos alimentares mais amplos (generalistas) tendem a apresentar maior sobreposição trófica, pois consomem presas variadas, muitas das quais também consumidas por outras espécies, já espécies com nichos estreitos (especialistas ou não) tendem a ter menor sobreposição, por consumirem um número mais restrito de presas.

Um grupo de espécies com sobreposição de recursos ecológicos, independentemente da posição taxonômica, pode ser definido como uma guilda (Root, 1967). Ao ocuparem os recursos espaciais de forma semelhante, as espécies apresentadas a seguir podem ser consideradas integrantes de uma mesma guilda terrestre (Root, 1967). O estudo de guildas facilita a investigação da competição interespecífica e coexistência de espécies (Root, 1967; Kornan & Kropil, 2014).

A família de anuros Bufonidae Gray, 1825, atualmente representada por 658 espécies, apresenta distribuição geográfica cosmopolita (exceto Austrália, e ilhas em regiões oceânicas) (Frost, 2025). Conhecidos popularmente como “sapos” ou “cururus”, essa família compreende 55 gêneros vivos (Frost, 2025). Algumas espécies apresentam dimorfismo sexual (como fêmeas maiores) ou dicromatismo sexual (como machos mais coloridos durante a época de reprodução) (Iop et al., 2016). Os bufonídeos têm toxinas potentes na pele, algumas concentradas na proeminente glândula parotoide atrás dos olhos, e podem ser fatais para predadores quando ingeridos (Pough, 2015).

No Brasil, Bufonidae é representado por oito gêneros, sendo *Rhinella* o mais representativo, com 97 espécies distribuídas por todo o território nacional (Segalla et al., 2021; Frost, 2025). Este gênero, no Brasil, compreende cinco grandes complexos de espécies: *Rhinella margaritifera* Laurenti, 1768, *Rhinella granulosa* Spix, 1824, *Rhinella marina* Linnaeus, 1758, *Rhinella crucifer* Wied-Neuwied, 1821 e *Rhinella festae* Peracca, 1904 (Pereyra et al., 2021). Apesar da riqueza de estudos em diversas áreas, ainda há incertezas e inconsistências dentro desses grupos, com novas espécies sendo constantemente descritas (Pereyra et al., 2021; Murphy, 2017; Bessa-Silva, 2020; Ávila et al., 2020). É reconhecida 13 espécies que pertencem ao grupo *Rhinella granulosa*, são elas: *R. granulosa* (Figura 1a), *R. pygmaea*, *R. bergi*, *R. major*, *R. mirandaribeiroi*, *R. azarai*, *R. nattereri*, *R. fernandezae*, *R. dorbignyi*, *R. merianae*, *R. humboldti*,

R. bernardoi e *R. centralis* (Narvaes & Rodrigues, 2009; Pereyra et al., 2021). Durante o dia, costumam se esconder debaixo de troncos ou pedras, em rachaduras no chão e, principalmente, em buracos e tocas que escavam usando as patas traseiras (Carvalho & Silva, 1994; Rosset & Alcalde, 2004; Narvaes & Rodrigues, 2009; Pina et al., 2015).

A família Leptodactylidae Werner, 1896, possui 240 espécies distribuídas em três subfamílias: Leiuperinae, Leptodactylinae e Paratelmatoibiinae, (Santos-Pereira et al., 2015; Frost, 2025) amplamente distribuídas na América do Norte (sul do Texas, Flórida e Sonora, México) através das Índias Ocidentais, América Central e por toda a América do Sul (Toft & Valdujo, 2012; Frost, 2025). Esta grande e diversa família do Novo Mundo passou por uma revisão taxonômica substancial, incluindo elevações de subfamília à famílias independentes, como a família Odontophrynidae (Frost, 2006; Grant et al., 2006; Pyron & Wiens, 2011).

Os leptodactíleos são anuros de médio a grande porte, com hábitos saltadores e membros posteriores robustos que favorecem a locomoção (Frost, 2025). Apresentam girinos aquáticos de vida livre e endotróficos e, são conhecidos pela construção de ninhos de espuma para a deposição dos ovos (Heyer, 1969, 1975). Esses ninhos podem ser formados na superfície da água, em cavidades de árvores ou sobre a folhagem acima de riachos, com variação significativa entre as espécies (Haddad & Prado, 2005).

Dentro da família, 83 espécies pertencem ao gênero *Leptodactylus*, das quais 58 ocorrem no Brasil (Segalla et al., 2021). Este gênero é representado por animais terrestres, aquáticos ou semiaquáticos, com atividades noturnas ou diurnas (Grandinetti & Jacobi, 2005). *Leptodactylus troglodytes* (Figura 1b) é um anuro noturno amplamente distribuído no Nordeste do Brasil, pertencente ao grupo de espécies *L. fuscus* (Frost, 2025). Ocupa ambientes temporários em áreas abertas do complexo Caatinga/Cerrado, considerada como espécie pioneira inicia sua atividade reprodutiva antes das chuvas (Frost, 2025).

A Família Odontophrynidae Lynch, 1971, possui 54 espécies e é composta por três gêneros: *Macrogenioglottus*, *Odontophrynus* e *Proceratophrys* (Frost, 2025). A organização atual desta família foi reconhecida pela primeira vez por Pyron e Wiens (2011). São anuros de pequeno a médio porte, têm corpos robustos com cabeças arredondadas, e geralmente são terrestres, vivendo em áreas de pastagens abertas e no folhoso, mas requerem água, parada ou em movimento, para colocar ovos (Dias, 2013; Frost, 2025).

O gênero *Proceratophrys* é composto por 44 espécies, distribuídos no leste e sul do Brasil, nordeste da Argentina e Paraguai, possivelmente se estendendo até fronteira brasileira com a Bolívia (Frost, 2025). As espécies de *Proceratophrys*, reúnem-se em quatro grupos baseados nas similaridades morfológicas dos indivíduos adultos, que não são monofiléticos (Cruz et al., 2005; Prado & Pombal, 2008; Nobrega, 2016). São eles os grupos de espécies *P. boiei* e *P. appendiculata* onde há presença de apêndices cutâneos palpebrais e intumescências cutâneas pós-oculares (Giaretta et al., 2000) e os complexos de espécies *P. bigibbosa* e *P. cristiceps*

caracterizados pela ausência destes apêndices (Izecksohn et al., 1998; Prado & Pombal, 2008; Mângia et al., 2018).

O grupo de espécies de *P. cristiceps* (Giaretta et al., 2000) tem sua distribuição em ambientes abertos e sazonalmente secos, como o Cerrado e Caatinga do Brasil (Ávila et al., 2011; Brandão et al., 2013; Nobrega, 2016; Mângia et al., 2018). É incluído neste grupo taxonômico a rã estivadora *P. cristiceps* (Figura 1c) (Müller, 1884). Os machos são observados vocalizando próximos a córregos temporário, entre a serapilheira e a vegetação rasteira (Cruz, 2012). A variedade de tamanhos, padrões de pele e coloração entre os espécimes confere grande capacidade de camuflagem entre as pedras do substrato. Além disso, os indivíduos demonstram uma notável capacidade de se enterrar, com o auxílio de um par de pés queratinizadas em seus pés, à medida que escavam os animais descem verticalmente para trás até ficarem completamente submersos (Jared, 2019).

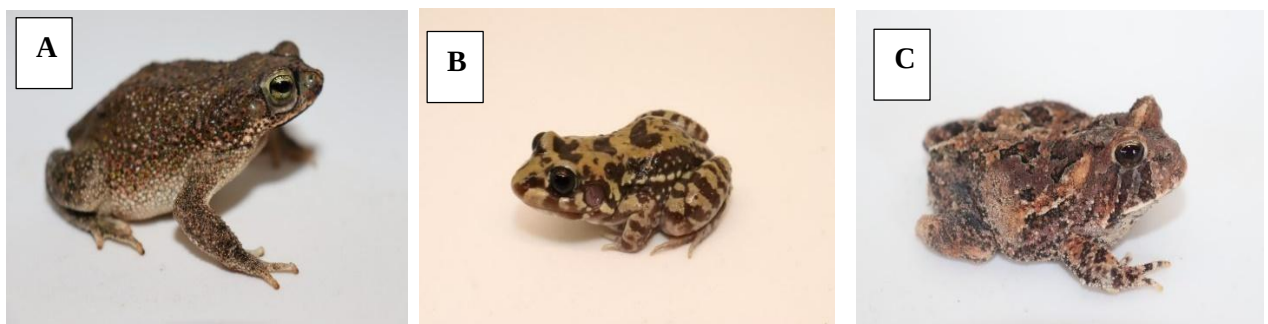


Figura 1. Espécimes de anuros coletados para o presente estudo. A) *Rhinella granulosa*, B) *Leptodactylus troglodytes* e, C) *Proceratophrys cristiceps*

Embora façam parte da mesma guilda terrestre, estas espécies podem apresentar microhabitats distintos, e este pode ser um fator chave que influencia na diversificação da dieta destes anuros. Segundo Pianka (1973), a segregação em alguma das dimensões do nicho ecológico é um dos fatores responsáveis pela coexistência de espécies. Objetivamos analisar a dieta de três espécies de anuros terrícolas (*R. granulosa*, *L. troglodytes* e *P. cristiceps*), que coexistem em um mesmo ambiente, apresentam hábitos noturnos e tamanhos corporais similares. Buscamos estimar a largura de nicho trófico de cada espécie, avaliar a sobreposição trófica entre os pares e, investigar a influência do sexo e tamanho corporal na composição da dieta.

1.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Gomes, M., Hatano, FH., Van Sluys, M., & Rocha, CFD. (2007). Diet and microhabitat use by two Hylodinae species (Anura, Cycloramphidae) living in sympatry and syntopy in a Brazilian Atlantic Rainforest area. *Iheringia. Série Zoologia*, 97(1), 27–30.
- Amphibiaweb. AmphibiaWeb [online]. 2025. Disponível em: <https://amphibiaweb.org>. Acesso em: 13 mar. 2025.
- Araújo, KC. *et al.* (2020). Herpetofauna of the Environmental Protection Area Delta do Parnaíba, Northeastern Brazil. *Cuad. Herpetol.*, v.34, n.2, p.185-199.
- Attademo, AM., Peltzer, PM., Lajmanovich, RC. (2007). Feeding habits of *Physalaemus biligonigerus* (Anura, Leptodactylidae) from soybean field of Córdoba province, Argentina. *Russian Journal of Herpetology* 14:1-6.
- Ávila, RW., Kawashita–Ribeiro, RA. & Moraes, DHA. (2011). New species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from western Brazil. *Zootaxa* 2890: 20–28.
- Ávila, RW., *et al.* (2020). A new species of the *Rhinella margaritifera* (Laurenti 1768) species group (Anura, Bufonidae) from southern Brazilian Amazonia. *Zootaxa*, v. 4868, n. 3, p. 368–388.
- Bertoluci, J. (2002). Diel activity of the tadpoles of *Hyla hylax* (Anura: Hylidae) at Boracéia, Southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, v. 1, p. 41-43.
- Bessa-Silva, A. *et al.* (2020). The roles of vicariance and dispersal in the differentiation of two species of the *Rhinella marina* species complex. *Molecular phylogenetics and evolution*, v. 145, p. 106723.
- Biavati, GM., Wiederhecker, HC., Colli, GR. (2004). Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, v. 38, p. 510–518.
- Brandão, RA., Caramaschi, U., Vaz-Silva, W., Campos, LA. (2013). Three new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro 1920 from Brazilian Cerrado (Anura, Odontophrynidae). – *Zootaxa*, 3750: 321–347.
- Collins, JP., Crump, ML. (2009). Extinction in our times: global amphibian decline. London, Oxford University Press.

- Cortéz-Gómez, AM., Ruiz-Agudelo, CA., Valencia-Aguilar, A., Ladle, RJ. (2015) Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum* 20(2): 229-245 doi: 10.11144/Javeriana.SC20-2.efna
- Costa, DFS. *et al.* (2016). Dieta de *Leptodactylus macrosternum*, Amphibia Anura, Leptodactylidae, no Sertão da Paraíba, Brasil. *Rev. Verde Agroecologia. Des. Sust.*, v.11, n.4, p.123-128. doi: <https://doi.org/10.18378/rvads.v11i4.4372>
- Cruz, CAG., Prado, GM., Izecksohn, E. (2005). Nova espécie de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 do sudeste do Brasil (amphibia, anura, leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro. 63 (2): 289-295.
- Cruz, CAG., Nunes, I. & Juncá, FA. (2012). Redescription of *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1883) (Amphibia, Anura, Odontophrynidae), with Description of Two New Species without Eyelid Appendages from Northeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 7(2), 110–122. doi:10.2994/057.007.0201
- Dias, PHS., Amaro, RC., De Carvalho-E-Silva AMP., Rodrigues, TEMT. (2013). Duas novas espécies de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura; Odontophrynidae) da Mata Atlântica, com observações taxonômicas sobre o gênero. *Zootaxa* 3682: 277–304.
- Duré, MI., & Kehr, AI. (2001). Differential exploitation of trophic resources by two pseudid frogs from Corrientes, Argentina. *Journal of Herpetology* 35:340–343.
- Duré, MI., & Kehr, AI. (2004). Influence of microhabitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica*, 60(3), 295–303.
- Frost, DR. (2006). The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- Frost, DR. (2025). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.2. (Date of access). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. DOI: <https://doi.org/10.5531/db.vz.0001>.
- Gallardo, JM. (1965). The species *Bufo granulosus* Spix 1824 (Salientia: Bufonidae) and its geographic variation. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 134(4):107-138.

- Giaretta, AA., Fogolin, D., Pizzoli, M. (1998). Food habits and ontogenetic diet shifts of the litter dwelling frogs *Proceratophrys boiei* (Wied). *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 15, n. 2, p. 385-388.
- Giaretta, AA., Bernarde, PS., Kokubum, MNC. (2000). A new species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from the Amazon rain forest. *Journal of Herpetology*. 1.3 4 (2): 173-178.
- Grandinetti, L., Jacobi, CM. (2005). Distribuição estacional e especial de uma taxocenose de anuros (Amphibia) em uma área antropizada em Rio Acima - MG. *Lundiana*, v. 6, n. 1, p. 21-28.
- Grant, T., Frost, DR., Caldwell, JP., Gagliardo, R., Haddad, CFB., Kok, PJR., Means, BD., Noonan, BP., Schargel, W. & Wheeler, WC. (2006). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299, 1– 262.
- .
- Haddad, C., Prado, FB., Carlos, PA. (2005). Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience*, v. 55, n. 3, p. 207-217.
- Harfoot, MJB., Johnston, A., Balmford, A., Burgess, ND., Butchart, SHM., Dias, MP. (2021). Using the IUCN Red List to map threats to terrestrial vertebrates at global scale. *Nature Ecology & Evolution*, v. 5, p. 1510-1519. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01542-9>.
- Heyer, WR. (1969). The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, p.421-428, 1969.
- Heyer, WR. (1975). preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, v.199, p.1-55.
- Huckembeck, S., Loebmann, D., Albertoni, EF., Hefler, SM., Oliveira, MC., Garcia, AM. (2014). Feeding ecology and basal food sources that sustain the Paradoxal frog *Pseudis minuta*: a multiple approach combining stomach content, prey availability, and stable isotopes. *Hydrobiologia*, v. 740, n. 1, p. 253-264.
- Iop, S., Santos, T., & Cechin, S. (2016). Anfíbios anuros dos Campos Sulinos: espécies com ocorrência nas áreas campestres do Pampa e da Mata Atlântica. Porto Alegre: UFRGS

- Izecksohn, E., Cruz, CAG. & Peixoto, OL. (1998). Sobre *Proceratophrys appendiculata* e algumas espécies afins (Amphibia; Anura; Leptodactylidae). *Revista da Universidade Rural*, Série Ciências da Vida 20: 37–54.
- Jared, C., Mailho-Fontana, PL., Mendelson, J., And Antoniazzi, MM. (2019). "Life history of frogs of the Brazilian semi-arid (Caatinga), with emphasis in aestivation." *Acta Zoologica*, 101, 302-310.
- Korňan, M. & Kropil, R. (2014). What are ecological guilds? Dilemma of guild concepts. *Russian Journal of Ecology*, 45(5), 445–447. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1067413614050178>
- Krebs. C. J. (1989). *Ecological Methodology*. New York: Harper & Row, p. 371-387.
- Leite-Filho, E., Vieira, WLS., Santana, GG., Eloi, FJ., Mesquita, D. O. (2015). Structure of a Caatinga anuran assemblage in Northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 10: 63-73. DOI: 10.4013/nbc.2015.102.02
- Mângia, S., Koroiva, R., Nunes, PMS., Roberto, I. J., Ávila, RW., Sant'anna, AC.; Santana, DJ., Garda, AA. (2018). A New Species of *Proceratophrys* (Amphibia: Anura: Odontophrynidae) from the Araripe Plateau, Ceará State, Northeastern Brazil. *Herpetologica*. 74(3): 255–268.
- Murphy, J. C. *et al.* (2017). Toads, tall mountains and taxonomy: the *Rhinella granulosa* group (Amphibia: Anura: Bufonidae) on both sides of the Andes. *Salamandra*, v. 53, n. 2, p. 267–278.
- Narvaes, P., Rodrigues, MTU. (2009). Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia*, São Paulo, v. 40, n. 1, p. 1-73.
- Nóbrega, MM. (2016). Aspectos morfológicos, morfométricos e ecológicos de uma população de *Proceratophrys aridus* com novo registro geográfico para a espécie, em áreas de sertão paraibano. Monografia apresentado ao curso de Licenciado em Ciências Biológicas, pela Universidade Federal de Campina Grande, Centro de Saúde e Tecnologia Rural. PATOS – PB.
- Pereyra, MO. *et al.* (2016). Phylogenetic relationships of toads of the *Rhinella granulosa* group (Anura: Bufonidae): a molecular perspective with comments on hybridization and introgression. *Cladistics*, v. 32, n. 1, p. 36–53.

- Pereyra, MO., Blotto, BL., Baldo, D., Chaparro, JC., Ron Sr, Elias-Costa, AJ, Iglesias, PP., Venegas, PJ., Thomé, MT. C., Ospina-Sarria, JJ., Maciel, NM., Rada, M., Kolenc, F., Borteiro, C., Rivera-Correa, M., Rojas-Runjaic, FJM., Moravec, J., De La Riva, IW., Wheeler, C., Castroviejo-Fisher, S., Grant, T., Haddad, CFB., Faivovich, J. (2021). Evolution in the genus *Rhinella*: a total evidence phylogenetic analysis of Neotropical true toads (Anura: Bufonidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 447: 1–156. [https:// doi.org/10.1206/0003-0090.447.1.1](https://doi.org/10.1206/0003-0090.447.1.1).
- Pianka, ER. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 4, p. 53-74.
- Pianka, Eric. (1974). R. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 71, n. 5, p. 2141-2145
- Pianka, Eric. (1975). Niche relations of desert lizards. Pp. 292– 314. In M. L. Cody and J. M. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Boston, Massachusetts, U.S.A.
- Pina, LF., Morais, AR & Prado, CP. (2015). *Rhinella mirandaribeiroi* (Gallardo, 1965) (Amphibia: Anura: Bufonidae): distribution extension and new state record. *Check List* 11: 1654. <http://dx.doi.org/10.15560/11.3.1654>
- Popielarz, PA., & Neal, Z. P. (2007). The niche as a theoretical tool. *Annual Review of Sociology* 33, 65-84.
- Prado, GM., Pombal, Jr., J. P. (2008). Espécies de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 com apêndices palpebrais (Anura; Cycloramphidae). *Arquivos de Zoologia - Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo*. 39(1):1-85.
- Pyron, RA. & Wiens, JJ. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543–583.
- Pough, FH, R. M., Andrews, ML., Crump, AH., Savitzky, KD., Wells, EM., C Brandley. (2015). *Herpetologia*. Quarta edição. Massachusetts: Sinauer.
- Roberto, I. J., Ribeiro, SC., Loebmann, D. (2013). Amphibians of the state of Piauí, Northeastern Brazil: a preliminary assessment. *Biota Neotropica*., v.13, p.322-330. doi: <https://doi.org/10.1590/S1676-06032013000100031>

- Root, RB. (1967). The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher, *Ecol. Monogr*, vol. 37, pp. 317–350.
- Rosset, S. D., Alcalde, L. (2004). Distribution of the burrows of *Bufo fernandezae* (Anura, Bufonidae) outside of the breeding season. *Phyllomedusa* 3, 95–99.
- Sabagh, L.T., Carvalho-Silva, AMPT. (2008). Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 25, n. 2, p. 247-253.
- Santos-Pereira, M., Almeida-Santos, M., Oliveira, FB., Silva, AL & Rocha, CFD. (2015). Living in the same microhabitat should mean eating the same food? Diet and trophic niche of sympatric leaf-litter frogs *Ischnocnema henselii* and *Adenomera marmorata* in a forest of Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 75, p. 13-18, <https://doi.org/10.1590/1519-6984.04913>.
- Schoener, T. W. (1974). Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology*, v. 6, n. 3, p. 265-307.
- Segalla, M., B., Berneck, C., Canedo, U., Caramaschi, CAG., Cruz, PCA., Garcia, T., Grant, CFB., Haddad, AC., Lourenço, S., Mângia, T., Mott, L., Nascimento, LF., Toledo, F., Werneck, and Langone, JA. (2021). List of Brazilian Amphibians. *Herpetologia Brasileira* 10: 121–216. <http://doi.org/10.5281/zenodo.4716176>.
- Sousa, JGG. & Ávila, RW. (2015). Body size, reproduction and feeding ecology of *Pleurodema diplolister* (Amphibia: Anura: Leiuperidae) from Caatinga, Pernambuco state, Northeastern Brazil. *Acta Herpetologica* 10(2): 129-134. DOI: https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-16512
- Silva, CDS., Sousa, JGG., Lima, YF., Ávila, RW., Morais, DH. (2018). Diet and morphological aspects of a population of *Pseudopaludicola pocoto* (Anura: Leptodactylidae) from Northeast Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, v. 13, p. 313-320.
- Toft, CA. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45:131–141.
- Toft, CA. (1981). Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15:139–144.
- Toft, CA. (1985). Resource partitioning in amphibians and reptiles. *S.l : Copeia* (1): 1- 21.

Toft, CA., Valdujo, PH., Silvano, DL., Colli, G., Martins, M. (2012). Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, *a neotropical hotspot*. S. A. J. H. 7(2):63-78. <http://dx.doi.org/10.2994/057.007.0209>.

Toledo, L. F. (2005). Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: current knowledge and perspectives. *Herpetological Review* 36:395-400.

Torres-Orozco, R., Ramírez-Bautista, A., & Moreno, CE. (2002). Uso de recursos y coexistencia de tres especies simpátricas de lagartijas (*Sceloporus*) en un bosque templado de Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 73(1), 33–42.

Wells, K. D. (2007). The ecology and behavior of amphibians. USA, The University of Chicago Press.

CAPÍTULO 1: Ecologia alimentar em três espécies de anuros em área de caatinga no nordeste do Brasil

Mariana dos Santos Santana^{1, 2*}, José Guilherme Gonçalves de Sousa^{1,2}, Samuel Cardozo Ribeiro^{1,2}.

¹Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais, Universidade Regional do Cariri, Rua Coronel Antônio Luiz, 1161, Campus do Pimenta, 63105-000, Crato, CE, Brazil.

²Instituto de Formação de Educadores, Laboratório de Biologia e Ecologia de Animais Silvestres - LABEAS, Universidade Federal do Cariri, Rua Olegário Emídio de Araújo, Aldeota, 63260-000, Brejo Santo, CE, Brazil.

Submetido à: Journal Herpetological

Acesso em: <https://ojs.thebhs.org/index.php/HJ/authorDashboard/submission/752>

2 RESUMO

O nicho ecológico representa todas as condições possíveis que permite a existência de uma espécie. Estudos de sobreposição de nicho analisam o uso compartilhado de recursos no mesmo ambiente, sendo essenciais para entender os mecanismos de coexistência. A sobreposição de nicho trófico ocorre quando duas ou mais espécies compartilham os mesmos recursos alimentares dentro de um habitat. Anfíbios, como predadores generalistas, desempenham papel crucial na dinâmica dos ecossistemas, entre os anuros encontrados no Brasil, *Rhinella granulosa*, *Leptodactylus troglodytes* e *Proceratophrys cristiceps* são espécies distribuídas na Caatinga. Embora compartilhem o mesmo ambiente, e hábito noturno, estas espécies utilizam microhabitats distintos, o que pode influenciar na diversificação da dieta destes anuros. A segregação em alguma das dimensões do nicho ecológico é um dos fatores responsáveis pela coexistência de espécies. Este estudo analisou a dieta dessas três espécies, estimando a largura de nicho trófico (Índice de Levins) e a sobreposição trófica entre os pares (Índice de Pianka), avaliando a similaridade interespecífica e a relação da dieta com sexo e tamanho corporal. Para quantificar a magnitude de cada item alimentar, calculamos o Índice de Importância Relativa. Foram coletados 98 indivíduos, dos quais 46 possuíam conteúdo estomacal: 26 indivíduos de *R. granulosa*, 5 de *L. troglodytes* e 15 indivíduos de *P. cristiceps*. Em geral, as espécies apresentaram comportamento alimentar especialista, apresentando uma largura de nicho mais restrita e baixa sobreposição de nicho trófico entre espécies. Consideramos que a baixa

sobreposição, está relacionada à especialização alimentar e à diferenciação no uso de microhabitats, permitindo exploração de recursos distintos. Por fim, a relação entre dieta e sexo ou tamanho, não demonstrou significância para as espécies, sugerindo ausência de variação trófica entre machos e fêmeas e, demonstrando que as espécies selecionam as presas de tamanhos similares. O estudo fornece dados sobre a ecologia trófica das espécies avaliadas.

Palavras-chave: Sobreposição alimentar, Microhabitat, Nicho.

ABSTRACT

The ecological niche represents all possible conditions that allow the existence of a species. Studies on niche overlap analyse the shared use of resources within the same environment and are essential for understanding mechanisms of coexistence. Trophic niche overlap occurs when two or more species share the same food resources within a habitat. Amphibians, as generalist predators, play a crucial role in ecosystem dynamics. Among the anurans found in Brazil, *Rhinella granulosa*, *Leptodactylus troglodytes* and *Proceratophrys cristiceps* are species distributed in the Caatinga. Although they share the same environment and nocturnal habits, these species utilise distinct microhabitats, which may influence dietary diversification in these anurans. Segregation along one of the dimensions of the ecological niche is one of the factors responsible for species coexistence. This study analysed the diet of these three species, estimating trophic niche breadth (Levins' Index) and trophic overlap between pairs (Pianka's Index), assessing interspecific similarity and the relationship of diet with sex and body size. To quantify the magnitude of each food item, we calculated the Index of Relative Importance. A total of 98 individuals were collected, of which 46 contained stomach contents: 26 individuals of *R. granulosa*, 5 of *L. troglodytes*, and 15 individuals of *P. cristiceps*. In general, the species exhibited specialist feeding behaviour, presenting a narrower niche breadth and low trophic niche overlap between species. We consider that the low overlap is related to dietary specialisation and differentiation in microhabitat use, allowing the exploitation of distinct resources. Finally, the relationship between diet and sex or body size did not show significance for the species, suggesting an absence of trophic variation between males and females and demonstrating that the species select prey of similar sizes. This study provides data on the trophic ecology of the evaluated species.

Keywords: Food overlap, Microhabitat, Niche.

2.1 INTRODUÇÃO

O nicho ecológico representa todas aquelas condições ótimas no hipervolume n -dimensional (condições bióticas e abióticas) que permite a existência de uma espécie (Hutchinson, 1957). No entanto, relações ecológicas como predação, e competição podem limitar a ocupação desses nichos pelas espécies (Vitt & Caldwell, 2009). Estudos de sobreposição de nicho investigam a forma como as espécies exploram recursos similares em ambiente compartilhado, sendo relevantes para compreender a competição por recursos entre os organismos (Pianka, 1973, 1974; Schoener, 1974).

A coexistência entre espécies que compartilham um mesmo ambiente pode ser influenciada por dimensões do nicho ecológico, como o uso diferenciado do espaço (nicho espacial), do tempo (nicho temporal) e dos recursos alimentares (nicho trófico) (Pianka, 1973). Quando há uma grande sobreposição em uma ou mais dessas dimensões do nicho ecológico, a competição pode se intensificar, interferindo no uso dos recursos entre as espécies e restringindo a coexistência entre os indivíduos (Schoener, 1973; Pianka, 2017).

A sobreposição de nicho trófico é um fenômeno ecológico que ocorre quando duas ou mais espécies compartilham os mesmos recursos alimentares dentro de um hábitat (Pianka, 1994). No entanto, essa sobreposição raramente é completa, pois diversos fatores influenciam a diferenciação no uso dos recursos (Pianka, 1973; 1994). Diferenças na história evolutiva das espécies, padrões específicos de uso do microhábitat e variações no tamanho corporal são alguns dos principais fatores que determinam a seleção de presas e estratégias de forrageamento em vertebrados (Rabosky et al., 2008; Sabagh et al., 2010; Gonçalves-Sousa et al., 2019).

A exploração de uma presa específica por uma espécie pode influenciar as interações dessa espécie em um ambiente específico (Duré & Kehr, 2001). Toft (1985) argumenta que a largura de nicho trófico afeta diretamente o grau de sobreposição com outras espécies, por exemplo, espécies com nichos amplos consomem presas variadas, são chamadas de generalistas e tendem a apresentar maior sobreposição trófica com pares de espécies coexistentes. Ao contrário, espécies com nichos mais estreitos consomem um número mais restrito de presas e tendem a apresentar menor sobreposição com pares de espécies coexistentes, e são mais vulneráveis (Pianka, 1993).

A largura de nicho estima a extensão do consumo de presas por uma espécie (MacArthur & Pianka, 1966; Levins, 1968; Schoener, 1974). Esse parâmetro serve como indicador de nichos tróficos permitindo avaliar as relações de diversas espécies no mesmo ambiente, particularmente, quanto ao grau de sobreposição de recursos alimentares (Abrams, 1980;

Oliveira & Isaac, 2013; Odum & Barret, 2015).

Os anfíbios são um dos grupos de vertebrados mais diversos e fundamentais para o equilíbrio ecológico, desempenhando um papel fundamental na dinâmica dos ecossistemas, controlando populações de invertebrados (Vitt & Caldwell, 2014; Huckembeck et al., 2014) e atuando como predador ou presa em diferentes redes alimentares (Pough et al., 2008). Em geral, esses animais são considerados predadores generalistas com comportamentos oportunistas (Duellman & Trueb, 1994; Solé & Rodder, 2010) e a composição da dieta reflete o tipo da estratégia de forrageamento utilizada (Dodd, 2010).

A composição alimentar dos anuros pode ser influenciada por diversos fatores, como a disponibilidade sazonal de alimentos, interações bióticas, tamanho corporal, história evolutiva das espécies (Duellman & Trueb, 1994; Silva et al., 2018; Araújo et al. (no prelo) e até pelo sexo, onde fêmeas e machos podem ter hábitos alimentares distintos (Toft, 1980). Dessa forma, estudar a composição da dieta permite compreender informações sobre história natural, dinâmica populacional e interações entre espécies e destas com o ambiente que habitam (Anderson et al., 1999; Dietl et al., 2009; Le et al., 2019).

Entre os anuros encontrados no Brasil, *Rhinella granulosa* (Spix, 1824), *Leptodactylus troglodytes* (Lutz, 1926) e *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1884) são espécies distribuídas na Caatinga e outros biomas (Narvaes & Rodrigues; Almeida & Azarbe, 1997; Carnaval & Borges-Nojosa, 2004). *Rhinella granulosa*, um sapo da família Bufonidae, ocorre desde a América Central, no Panamá, até o sul da América do Sul, abrangendo países como Argentina, Uruguai e Brasil com ampla distribuição no nordeste e sudeste do Brasil (Narvaes & Rodrigues, 2009). *Leptodactylus troglodytes*, pertence a família Leptodactylidae, é um anuro endêmico do Brasil e distribuído no nordeste do país (Almeida & Azarbe, 1997; Frost, 2025). Esta espécie possui hábitos noturnos, vocaliza perto de riachos ou em cavidades rochosas e põe seus ovos em um ninho de espuma em câmaras subterrâneas (Kokubum et al., 2009). *Proceratophrys cristiceps* pertence a família Odontophrynidae e é amplamente distribuído em ambientes de Caatinga e de Cerrado, possui hábito noturno, ocorrendo em ambientes abertos, e sazonalmente secos, utilizando tocas e corpos d'água para sua reprodução (Ávila et al., 2011; Brandão et al., 2013; Mângia et al, 2018).

Ao explorarem os recursos de forma semelhante, as espécies apresentadas podem ser consideradas integrantes de uma mesma guilda, independentemente de sua posição taxonômica (Root, 1967), dessa forma, estas espécies compõem uma guilda espacial/terrestre, conceito que agrupa espécies que ocupam espaços semelhantes. As três espécies de anuros analisadas possuem hábitos terrícolas e noturnos, ocorrem em simpatria, e apresentam tamanhos similares. Dentro da mesma guilda terrestre, as espécies podem apresentar microhábitats distintos, e este

pode ser um fator chave que influencia na diversificação da dieta destes anuros. Segundo Pianka (1973), a segregação em alguma das dimensões do nicho ecológico é um dos fatores responsáveis pela coexistência de espécies.

Este estudo teve como objetivo analisar os padrões alimentares de três espécies de anuros (*R. granulosa*, *L. troglodytes* e *P. cristiceps*), estimando a largura de nicho trófico de cada uma delas, bem como a sobreposição trófica entre os pares, avaliando a similaridade interespecífica na dieta, e o grau de compartilhamento de recursos alimentares, a fim de compreender os padrões de uso de recursos e possíveis mecanismos de coexistência entre essas espécies. Além disso, iremos investigar a influência do sexo e tamanho corporal na composição da dieta. Nosso trabalho busca complementar o conhecimento disponível.

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma área de Caatinga no município de Mauriti (coordenada 1: 7°22'35.5"S, 38°47'07.0"W; coordenada 2: 7°21'34"S, 38°37'26.2"W), Estado do Ceará, Brasil (Figura 1). As coletas foram realizadas durante o mês de abril de 2024, numa expedição que durou 14 dias. O clima de Mauriti é classificado como tropical quente semiárido, caracterizado por temperaturas médias anuais entre 24°C e 26°C. A estação chuvosa ocorre principalmente de fevereiro a abril, com uma precipitação média anual de 872,3 mm (Ipece, 2018). A vegetação predominante é a floresta caducifólia espinhosa, conhecida como caatinga arbórea, e a floresta subcaducifólia tropical pluvial. O relevo do município inclui a Chapada do Araripe e depressões sertanejas, com solos como areias quartzosas distróficas, solos litólicos, podzólico vermelho-amarelo e vertissolos (Ipece, 2018).

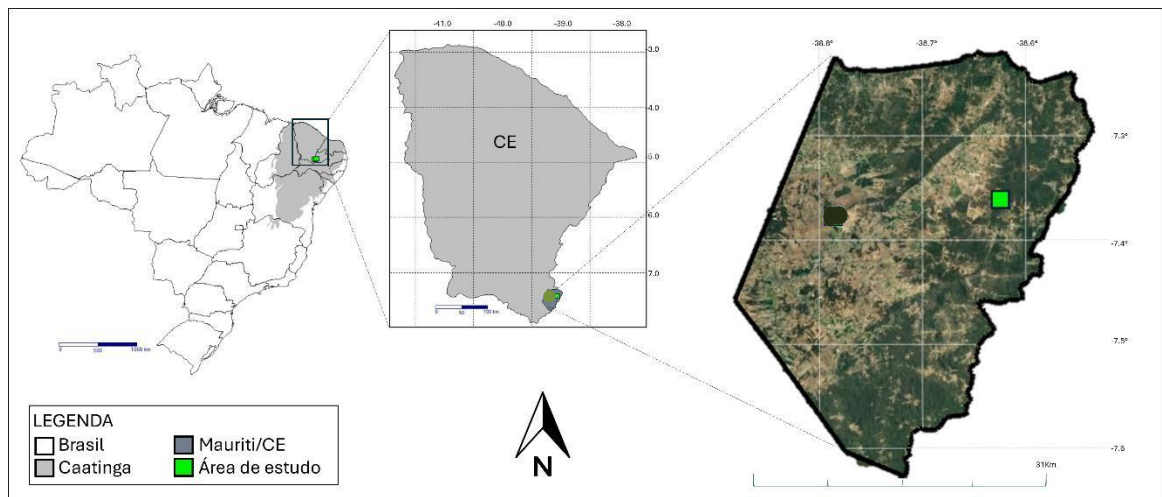


Figura 1. Mapa da área de estudo e ponto de coleta.

2.2.2 Coleta de dados

Os espécimes foram capturados utilizando o método de busca ativa (visual e acústica) (Bernarde, 2012) e, armadilhas pitfalls traps divididos em vinte estações, totalizando 20 conjuntos, 4 baldes de 50L em cada, em formato de Y (Cechin & Martins, 2000). Coletamos os anuros em apenas uma área da cidade de Mauriti, e o esforço de amostragem foi de, aproximadamente, 630 horas, numa expedição que durou 14 dias. Seguido da coleta, foram mantidos em recipientes plásticos individualizados para posterior eutanásia imediata com injeção letal de cloridrato de lidocaína (2%). Em seguida foi aferido o peso com balança pesola (precisão $\pm 0,1$ g) e medido o comprimento rostro-cloacal (CRC) em milímetros (mm) com paquímetro digital. Os espécimes de *R. granulosa*, *L. troglodytes* e *P. cristiceps*, foram fixados em formaldeído a 10% e conservados em álcool etílico 70% até o momento de dissecação, e posteriormente, depositados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Cariri, Brejo Santo, Ceará. A nomenclatura dos anuros segue Frost (2025).

2.2.3 Análise de dados

Os anuros capturados foram dissecados e todo aparelho gastrointestinal fora retirado e analisado com o auxílio de lupa estereoscópica. Em seguida, todos os itens da dieta remanescente foram conservados em álcool a 70%. Os itens presentes foram identificados ao menor nível taxonômico possível, utilizando a literatura especializada (Leite & Sá, 2010; Constatino, 2024). Posteriormente, foram quantificados e aferidos o comprimento e a largura tanto dos itens inteiros, como dos fragmentos encontrados nos estômagos com o auxílio de um paquímetro digital, e estimamos seus respectivos volumes através da fórmula elipsóide:

$$V = \frac{4}{3} \pi \left(\frac{l}{2} \right) \times \left(\frac{w}{2} \right)^2$$

onde, V = volume, L = comprimento e W = largura. Os fragmentos que não foram identificados devido ao avançado nível de digestão foram agrupados na categoria “artrópodes não identificados” (ANI). Para quantificar a magnitude de cada item alimentar na dieta de cada espécie, calculamos o Índice de Importância Relativa (IRI) de todos os itens entre as três espécies de anuros:

$$IRI = \frac{F\% + N\% + V\%}{3}$$

onde, F% é a frequência de ocorrência relativa de cada categoria alimentar (percentual de anuros que consumiram o item), V% é o volume relativo do item alimentar na dieta (percentual do volume total de alimento consumido), e N% o número relativo de itens alimentares consumidos (percentual do número total de presas ingeridas) (Powell et al., 1990).

2.2.4 Análises estatísticas

Os dados morfométricos das presas foram log-transformados para padronização. A largura de nicho trófico foi avaliada utilizando o índice de Levins a partir do volume das presas, que estima a amplitude do nicho alimentar de cada espécie, para isto foi utilizada a função “niche.width” do pacote spaa (Zhang, 2025).

A sobreposição de nicho trófico entre as espécies foi avaliada usando o índice de sobreposição de Pianka (Pianka, 1973):

$$\phi_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{ij}P_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (P_{ij}^2)(P_{ik}^2)}}$$

onde, p representa a proporção da categoria de recurso alimentar, e i e k representam as espécies comparadas. Os dados foram avaliados com uso da função ‘niche.overlap’ do pacote spaa (ZHANG, 2025). As sobreposições (jk) podem variar de 0 (sem sobreposição) a 1 (sobreposição completa). Por fim, foi avaliado através de modelos nulos se a sobreposição, na dimensão trófica do nicho ecológico, entre as três espécies difere do esperado ao acaso. Esses modelos foram executados a função “niche_null_model” do pacote EcoSimR (Gotelli et al., 2015), configurados com 10.000 aleatorizações de Monte Carlo, algoritmo RA2 e método de Pianka.

Para avaliar a dissimilaridade na composição da dieta entre as espécies, utilizamos o índice de dissimilaridade de Jaccard, em seguida, testamos se as dietas das espécies diferem significativamente, aplicamos a Análise de Similaridades (ANOSIM), que compara a variabilidade entre grupos (espécies) com a variabilidade dentro de cada grupo. Por fim, para identificar quais itens alimentares mais contribuem para as diferenças na dieta entre as espécies, realizamos uma Análise de Percentagem de Similaridade (SIMPER). O índice de similaridade de Jaccard e as análises: ANOSIM, SIMPER; foram conduzidos no pacote vegan (Oksanen et al., 2022), e os resultados foram plotados para facilitar a interpretação.

As diferenças em número e volume de presas entre machos e fêmeas de cada espécie de anuro foram avaliadas utilizando o teste não-paramétrico de Mann-Whitney U, utilizando a função “wilcox.test”. Além disso, foi utilizada uma regressão linear simples, com a função “lm”, para avaliar se o tamanho do corpo do anuro influencia o número e o volume das presas (soma do volume total das presas para cada indivíduo). Para cada espécie, os modelos foram construídos tendo como variável resposta o número de presas ou o volume de presas, com o tamanho do corpo sendo utilizado como variável preditora ou explicativa (x). Todas as análises estatísticas foram realizadas com o software R (R Core Team 2023).

2.3 RESULTADOS

Foram analisados 98 indivíduos, sendo 30 exemplares de *R. granulosa* (12 machos e 18 fêmeas), 35 de *L. troglodytes* (21 machos e 14 fêmeas) e 33 de *P. cristiceps* (23 machos e 10 fêmeas). Vinte e seis indivíduos de *R. granulosa* apresentaram dieta, cinco de *L. troglodytes*, e quinze indivíduos de *P. cristiceps*. Foi identificado no total, oito categorias de presas, sendo quatro para *R. granulosa*, quatro categorias para *L. troglodytes* e sete para *P. cristiceps* (Tabela 1). Hymenoptera (formicidae) teve maior importância relativa para *R. granulosa*, enquanto Coleoptera foi o item alimentar mais importante para *L. troglodytes*, e para *P. cristiceps* as categorias mais importantes foram Scolopendromorpha e Coleoptera. O consumo de Material Vegetal foi registrado em todas as espécies, embora, provavelmente, tenha ocorrido por ingestão acidental.

Com relação a largura de nicho trófico, as três espécies apresentaram uma largura de nicho estreita *R. granulosa* ($B = 2,120$), *L. troglodytes* ($B = 2,48$) e, *P. cristiceps* ($B = 1,704$).

As espécies analisadas mostraram sobreposição trófica relativamente baixa entre *R. granulosa* e *P. cristiceps* (0,045). Não testamos a espécie *L. troglodytes* nas análises entre pares devido ao seu baixo número amostral.

Os resultados da ANOSIM, baseados na dissimilaridade de Jaccard, indicaram diferenças significativas na composição alimentar entre *P. cristiceps* e *R. granulosa* ($R = 0,4031$; $p = 0,001$). Esse resultado reforça a evidência de particionamento trófico entre as espécies. Por fim, o SIMPER identificou que os principais itens alimentares responsáveis pela dissimilaridade entre as espécies foram Hymenoptera (contribuindo com 38,3% da dissimilaridade total) e Isoptera (19,4%), que juntos explicaram aproximadamente 79% da dissimilaridade observada entre as dietas de ambas as espécies.

O teste de Mann-Whitney U não indicou diferenças significativas entre os sexos para o número ou volume de presas consumidas em nenhuma das espécies analisadas ($p > 0,05$). Para *R. granulosa*, os valores obtidos quanto ao número e volume, respectivamente, foram $U = 84$, $P = 0,339$ e $U = 83$, $P = 0,379$, e para *P. cristiceps* $U = 12,5$, $P = 0,711$ e $U = 20$; $P = 0,429$.

A relação entre o tamanho corporal (tabela 2) e os parâmetros alimentares (número e volume de presas) em *R. granulosa*, não foi significativa para o número ($R^2 = -0,04$, $P = 0,872$) ou volume de presas ($R^2 = -0,02$; $P = 0,546$). Em *P. cristiceps*, também não foi observada uma relação significativa entre o tamanho corporal e o número de presas ($R^2 = -0,03$; $P = 0,424$) ou o volume consumido ($R^2 = 0,07$, $P = 0,217$), ou seja, nenhuma das espécies analisadas apresentou significância estatística.

Tabela 1. Tabela do Índice de Importância Relativa (IRI) das presas encontradas na dieta de três anuros em área de Caatinga, Ceará. V%= Volume, F%= Frequência, N%= Número.

[illegible]

Tabela 2. Tabela de dados do CRC (comprimento rostro cloacal) de três anuros no interior da Caatinga. Legendas: N = Número de amostras com dieta.

	<i>L. troglodytes</i>	<i>P. cristiceps</i>	<i>R. granulosa</i>
N	5	15	26
Mín	35.4	19.8	37
Máx	48.5	60.7	53.5
Média	41.4	34.2	44.5
Desvio Padrão	5.46	11.9	4.05

2.4 DISCUSSÃO

2.4.1 Sobreposição de Nicho Trofíco

Nossos resultados para largura de nicho, caracteriza *R. granulosa* como uma espécie especialista, indicando uma maior seleção por presas da ordem Hymenoptera (IRI), o que está de acordo com estudos para *R. granulosa* Spix, 1824, *R. crucifer* Wied-Neuwied, 1821 e *R. scitula* Caramaschu & Niemeyer, 2003 (Damasceno, 2005; Santana & Juncá, 2007; Ferreira & Teixeira, 2009; Sousa, 2011). Muitas espécies do gênero *Rhinella* são consideradas generalistas, como *R. japonica* Yasuda, 1981 *R. schneideri* Ribeiro, 1912 *R. icterica* Spix, 1824, e *R. proboscidea* Spix, 1824 (Lima & Costa, 2006; Santana & Juncá, 2007; Borges et al., 2019). Porém, estudos têm relatado alguma especialização alimentar em bufonídeos (Toft, 1980, 1981) que se alimentam preferencialmente de formigas (Isacch & Barg 2002, Solé et al., 2017; Flynn, 2020) como demonstrado na espécie *R. marina* Linnaeus, 1758, *R. castaneotica* Caldwell, 1991, *R. arenarum* Hensel, 1867 e *R. dorbignyi* Duméril & Bibron, 1841 e, até mesmo *R. granulosa* (Isacch & Barg, 2002; Duré, 2009; Figueiredo et al., 2021; Sant’anna & Braga, 2023).

Damasceno (2005), estudando *R. granulosa* na Caatinga, encontrou eletividade positiva para formigas e inferiu que essa preferência poderia estar associada à síntese de toxinas, uma relação aceita para dendrobatídeos (Caldwell, 1996). Além disso, a pele espessa (Brito-Gitirana & Azevedo, 2005) proporciona maior resistência a picadas e ferroadas de formigas, permitindo que este gênero se alimente desses insetos por períodos mais longos (Sabagh & Carvalho-e-Silva, 2008). Outro fator importante, sugerido pelos autores Vences et al. (1998) e Isacch e Barg (2002) são as características ecológicas na dieta dos bufonídeos, fortemente marcadas por traços filogenéticos, em que a ausência de dentes é uma limitação morfológica que converge à alimentação preferencialmente por formigas.

A largura de nicho de *L. troglodytes* revelou hábito especialista no consumo de presas.

Em nosso estudo, *L. troglodytes* não seguiu o padrão geralmente observado em outros leptodactilídeos, que atuam como forrageadores generalistas, consumindo uma grande quantidade de presas pequenas, quitinosas e sedentárias, como os besouros (De-Carvalho et al., 2008; Junqueira et al., 2016). Todavia, a categoria de maior importância indicado no Índice de Importância Relativa (IRI) foram os Coleoptera. Coleópteros são um grupo de animais com hábitos solitários e bastante diverso que ocupam a maioria dos espaços terrestres, possuem maior volume e preenchem maior espaço dentro do estômago, fazendo com que apresentem maior importância significativa nos resultados (Iannuzzi et al., 2003).

Os leptodactilídeos, no entanto, parecem apresentar variações na estratégia de forrageamento, atuando como especialistas somente na presença de competição, o que evidencia uma elevada plasticidade trófica (Ribeiro, 2006; Oliveira et al., 2021). Esse padrão foi observado em *Leptodactylus* cf. *marmoratus* Steindachner, 1867, *L. latinasus* Jiménez de la Espada, 1875, *L. bufonius* Boulenger, 1894 e *L. marmoratus* Steindachner, 1867 (Dure & Kehr, 2004; Ribeiro, 2006; Almeida-Gomes et al., 2007). Apesar dos resultados indicarem um comportamento especialista, devido ao baixo número amostral, é necessário mais estudos sobre.

Nossos resultados para a largura de nicho para *P. cristiceps* indicaram um hábito alimentar especialista. Como a categoria Scolopendromorpha teve um volume elevado e maior IRI, acreditamos que esta categoria pode ter influenciado significativamente esse resultado nos testes estatísticos. Coleoptera foi o segundo item mais importante, o que está em consonância com a pesquisa de Brito et al., (2012). Os besouros também foram importantes na dieta de outros anuros, como *P. boiei* Wied-Neuwied, 1824, *P. ararype*, *Proceratophrys* sp., *P. mantiqueira* Mângia, Santana, Cruz & Feio, 2014, *R. marina*, *R. icterica*, e *Leptodactylus* spp. (Moreira & Barreto, 1996; Evans & Lampo, 1996; Boquimpani-Freitas, Rocha & Van Sluys, 2002; Sabagh & Carvalho-e-Silva, 2008; Almeida-Santos, 2017, Mascarenhas, et al., 2021). Os ácaros encontrados na dieta, já foram relatados como itens importantes na dieta de pequenas espécies que se alimentam na serapilheira (Martins et al., 2010; Almeida-Santos et al., 2011; Santos-Pereira et al., 2015).

O particionamento de nicho ocorre quando espécies diferenciam o uso dos recursos disponíveis no ambiente (Pianka, 1973). Esse processo minimiza a sobreposição de nichos e favorece a biodiversidade (Hutchinson, 1957; Pianka, 1974). A sobreposição observada nas análises foi significativamente menor do que a esperada ao acaso, sugerindo mecanismos ecológicos e/ou filogenéticos que reduzem a competição direta por recursos. Quando as espécies exploram diferentes itens a competição interespecífica diminui, favorecendo a coexistência de espécies ecologicamente similares (Cogalniceanu et al., 2000; Hero et al., 2001) Consideramos que a baixa sobreposição, ocorreu por dois fatores. O primeiro refere-se a especialização alimentar pelas espécies analisadas, sugerindo que à especialização por diferentes tipos de presas contribuiu para a redução da sobreposição trófica (Narvaes, 2014), e o segundo fator, está relacionado à diferenciação no uso do microhabitat permitindo que os indivíduos explorassem

recursos alimentares distintos (Toft, 1980; Pianka, 1973).

As diferenças na ocupação do espaço entre as espécies analisadas podem ter contribuído para a baixa sobreposição em suas dietas, ao possibilitar o acesso a diferentes recursos alimentares em distintos microhabitats (Silva, 2014). Embora pertençam a mesma guilda terrestre, é observado um particionamento em seus microhabitats, estudos anteriores relatam que *R. granulosa* costuma habitar áreas abertas e utilizar tocas naturais durante o dia (Narvaes & Rodrigues, 2009; Nunes, 2011; Barbosa *et al.*, 2020), e *P. cristiceps* tende a permanecer camuflado sob o folhiço na serapilheira (Carnaval & Borges-Nojosa, 2004). Esses dados sugerem que as espécies analisadas exploram microhabitats distintos, e assim evitam a competição por espaço e consequentemente por alimento, influenciando diretamente na seleção das presas, corroborando com o estudo de Tohé *et al.*, (2015). A distinção no uso do espaço pode, portanto, favorecer a coexistência e reduzir pressões competitivas (Kopp *et al.*, 2010; Cunha & Vieira, 2004).

Pyron & Wiens (2011) evidenciam que estas espécies não estão próximas filogeneticamente, dessa forma, ocupando o mesmo ambiente, elas só poderiam coexistir se evoluíssem nichos distintos. É esperado que espécies da mesma linhagem filogenética apresentem traços ecológicos e evolutivos similares, contrariamente, espécies de linhagens distantes devem apresentar maior divergência em seus nichos (Eterovick *et al.*, 2010; Mesquita *et al.*, 2006; Losos, 2008). Dessa forma, é preciso considerar também a pressão seletiva exercida no passado sobre o nicho das espécies (Zimmerman & Simberloff, 1996; Protázio, 2012). Estudos indicam que, diante da partilha de um recurso limitante, espécies simpátricas tendem a ajustar seu uso do habitat (habitat shift), para minimizar os efeitos negativos da competição, esse processo evidencia a forte influência das interações ecológicas na organização dos organismos no ambiente (Schoener, 1974; Cadi & Joly, 2003; Polo-Cavia *et al.*, 2009).

O deslocamento espacial, aliado à especialização trófica, corrobora o princípio da exclusão competitiva (Gause, 1934), segundo o qual duas espécies ecologicamente semelhantes não podem coexistir se explorarem os mesmos recursos de maneira idêntica. A exclusão competitiva tem sido considerada por muitos pesquisadores, como um dos processos capazes de explicar a “opção” por diferentes estratégias de vida e consequente divergência de nicho entre espécies de uma mesma guilda (Zaret; Rand, 1971). Protázio (2012) em seu estudo, apresentou as espécies *Phyllomedusa nordestina* (Caramaschi, 2006) e *Leptodactylus cf. macrosternum* com um alto nível de sobreposição trófica, mas sem competições observadas, havendo segregação de nicho espacial para evitar eventos competitivos. O mesmo resultado foi encontrado em uma guilda terrestre no estudo de Ferreira-Silva (2025), apresentando diferentes espécies que coexistem diferenciando-se em seu microhabitat.

Isto concorda com a ideia de que há não é apenas um, mas uma interação de vários mecanismos que permite a coexistência entre espécies (Toft, 1985). Este estudo demonstra que espécies pertencentes a famílias diferentes podem apresentar baixa sobreposição trófica, não

apenas porque evoluíram dietas diferentes, mas também devido a divergência em seus microhábitats ao longo do tempo, influenciados pela história filogenética e/ou fatores ecológicos, sugerindo que, a dimensão espacial é o principal fator que desempenha um papel fundamental para a partição dos recursos tróficos.

2.4.2 Relação Sexo e Tamanho Corporal x Dieta

Os resultados indicam que não há diferenças significativas entre os sexos no número ou volume de presas consumidas em ambas espécies analisadas, sugerindo que machos e fêmeas apresentam estratégias alimentares semelhantes e selecionam as presas de maneira semelhante. Dietas similares entre fêmeas e machos parece ser o mais comum dentre as espécies de anuros (Maneyro et al., 2004; Sugai et al., 2012), provavelmente por apresentarem requerimentos metabólicos similares. Dessa forma, o sexo parece não ser um fator importante no consumo de alimentos nas espécies de anuros analisados (Lima & Moreira, 1993; Biavati et al., 2004), resultado que também foi observado em outras espécies, como *R. arenarum*, *L. fuscus* Schneider, 1799, *L. gracilis* Duméril e Bibron, 1841 e *L. latinasus*, nas quais não foram encontradas diferenças significativas entre sexos nem entre tamanhos (Cuevas & Martori, 2007; Quiroga, 2009; Sugai, 2012).

Além disso, a ausência de relação significativa entre o tamanho corporal e os parâmetros alimentares sugere que a dieta dessas espécies não é determinada pelo tamanho do indivíduo, mas possivelmente por outros fatores, como preferências alimentares. Aparentemente, o tamanho do corpo, não é um parâmetro importante para determinar os tipos de alimentos consumidos nas espécies estudadas. Essa falta de relacionamento é para ser esperado em espécies que se especializam em pequenas presas que possuem variação de tamanho reduzida e são facilmente consumidos por indivíduos de diferentes tamanhos dentro de uma população (Teixeira-Filho, Rocha & Ribas, 2003).

A ausência de uma relação significativa entre o tamanho da presa ingerida e o tamanho corporal pode ser resultado do alto consumo de presas de pequeno porte e com pouca variação de tamanho (o que reduz o volume total de presas na dieta dos sapos) (Sabagh, 2012). Isso explicaria a presença de Hymenoptera (formigas) e Isoptera (cupins) com grande frequência na dieta de *R. granulosa* e Coleoptera (besouros) nas dietas de *L. troglodytes* e *P. cristiceps*. A importância destas presas na dieta entre os indivíduos estudados torna esta explicação plausível. Essa tendência também foi encontrada em *Leptodactylus marmoratus* (Almeida-Gomes et al. 2007)

A ausência de relação entre tamanho corporal e dieta já foi observada em *P. cristiceps*, *R. granulosa*, *P. boiei* (Wied, 1825), *L. fuscus* (Schneider, 1799), *Dendropsophus minutus* (Peters, 1872), *Physalaemus cuvieri* (Tschudi, 1838), *Pseudopaludicola pocoto* (Ceil, 1980), *Pleurodema*

diplolister Peters, 1870, *Leptodacylus ocellatu*, *L. gracilis* e *L. latinasus* (Lima, 1998; Teixeira & Coutinho, 2002; Cuevas & Martori, 2007; Solé et al., 2010; Sabagh et al., 2010; Brito, et al., 2012; Santos-Pereira et al., 2015; Sousa & Ávila, 2015; Silva et al., 2018). Estudos com espécies ecologicamente similares, reforçam essa hipótese, mostrando que dietas dominadas por presas pequenas inibem a expressão de padrões morfológicos nas relações tróficas.

Mesmo indivíduos grandes podem consumir presas pequenas se estas forem mais abundantes ou de fácil captura, diminuindo a relação esperada entre tamanho corporal e tamanho das presas. Se um anuro apresenta uma dieta generalista, pode consumir presas de diversos tamanhos, independentemente de seu próprio tamanho corporal (Solé & Rodder, 2010).

2.5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em geral, as três espécies apresentaram comportamento alimentar especialista, apresentando larguras de nicho estreitas, igual o esperado. A baixa sobreposição trófica observada entre as duas espécies (*R. granulosa* e *P. cristiceps*) ocorreu tanto devido a especialização de cada espécie em uma presa diferente, quanto ao uso distinto de microhabitat entre elas, concordando com a ideia de que há não é apenas um, mas uma interação de vários mecanismos que permite a coexistência entre espécies. Por fim, a influência do tamanho na dieta das espécies não apresentou significância demonstrando que pode ser resultado do alto consumo de presas de pequeno porte e com pouca variação de tamanho. O sexo também não influenciou a composição da dieta, para nenhuma das espécies, apontando mecanismos similares no consumo de presas. O presente trabalho contribui com novas informações sobre a ecologia trófica das espécies avaliadas. Neste estudo, consideramos os aspectos da dieta, fornecendo informações valiosas sobre os grupos funcionais e a dinâmica dentro de uma guilda.

2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrams, P. (1980). “Some Comments on Measuring Niche Overlap.” *Ecology*, p. 44–49, JSTOR, <https://doi.org/10.2307/1937153>.

Almeida, ACC & Arzabe, C. (1997) Life history notes on *Leptodactylus troglodytes* (Anura, Leptodactylidae) in northeastern Brazil. *Amphib-Reptil.*, v.18, n.2, p.211-215, doi: <https://doi.org/10.1163/156853897X00080>

Almeida-Santos, M., Siqueira, CC., Anjos, LA., Sluys, MN & Rocha, CFD. (2017). Ecological aspects of the horned leaf frog *Proceratophrys mantiqueira* (Odontophrynidae) in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Salamandra*, v. 53, p. 413-422,

Almeida-Gomes, M., Hatano, FH., Van Sluys, M & Rocha, CFD. (2007). Diet and microhabitat use by two Hylodinae species (Anura, Cycloramphidae) living in sympatry and syntopy in a Brazilian Atlantic Rainforest area. *Iheringia. Série Zoologia*, 97(1), 27–30.

Anderson, AN., Haukos, DA & Anderson, JT. (1999) Diet composition of three anurans from the playa wetlands of northwest Texas. *Copeia*, v. 1999, n. 2, p. 380-385.

Araújo, KC., Benicio, RA., Gonçalves-Sousa, JG., Flores, LMA & Ávila, RW. Unveiling the role of altitude on the diversity and distribution of mountain frogs. *South American Journal of Herpetology*. No prelo.

Ávila, RW., Kawashita-Ribeiro, RA & Morais, DH. (2011) A new species of *Proceratophrys* (Anura: Cycloramphidae) from western Brazil. *Zootaxa* 2890: 20–28.

Barbosa, GG., De Oliveira, CN., De Oliveira, UDR & Rodrigues, GG. (2020). Anurofauna of a remnant of Atlantic Forest in northeast Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 15(4): 415–425. <https://doi.org/10.3897/neotropical.15.e49656>

Biavati, GM., Wiederhecker, HC & Colli, GR. (2004). Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*, v. 38, p. 510–518.

Borges, ACR., Santos, TF., Dos, Frazão, L., Marques-Souza, S & Menin, M. (2019). Food habits of *Rhinella proboscidea* (Anura: Bufonidae) in terra firme forests of central Amazonia. *Phyllomedusa. Journal of Herpetology*. 18(1), 37–46. doi:10.11606/issn.2316-9079.v18i1p37-46

Boquimpani-Freitas, L., Rocha, CFD., Van Sluys, M. (2002). Ecology of the Horned Leaf-Frog

- Proceratophrys appendiculata* (Leptodactylidae), in an insular Atlantic Rain-Forest Area of Southeastern Brazil. *J. Herpetol.* 36(2): 318-322.
- Brandão, RA., Caramaschi, U., Vaz-Silva, W & Campos, LA. (2013). Three new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro 1920 from Brazilian Cerrado (Anura, Odontophrynidae). *Zootaxa*, 3750 (4), 32–347. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3750.4.2>
- Brito, L., Telles, F., Roberto, I., Ribeiro, S & Cascon, P. (2012) Different foraging strategies within congeners? The diet of *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1883) from a Dry Forest in Northeast Brazil. *Herpetology Notes*, 5:85–89.
- Brito-Gitirana & Azevedo, RA. (2005). Morphology of *Bufo ictericus* integument (Amphibia, Bufonidae). *Micron* 36: 532–538.
- Cadi, A & Joly, P. (2003). Competition for basking places between the endangered European pond turtle (*Emys orbicularis galloitalica*) and the introduced red-eared slider (*Trachemys scripta elegans*). *Canadian Journal of Zoology*, v. 81, n. 8, p. 1392-1398.
- Caldwell, JP. (1996). The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, Saint Louis, v. 240, p. 75-101.
- Caldwell, JP & Vitt, LJ. (1999). Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards in a transitional northern Amazonian rainforest. *Oikos*, v. 84, n. 3, p. 383-397.
- Carnaval, AC & Borges-Nojosa, D. (2004). *Proceratophrys cristiceps*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species.
- Cechin, S. Z & Martins, M. (2000). Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 17, n. 3, p. 729-740.
- Clarke, RD. (1974). Food habits of toads, genus *Bufo* (Amphibia: Bufonidae). *American Midland Naturalist* 91:140-147.
- Cogalniceanu, D., Palmer, MW & Ciubuc, C. (2000). Feeding in anuran communities on islands in the Danube floodplain. *Amphibia-Reptilia*, 22: 1-19.
- Constantino, R. (2024). Cap. 8, Chave para ordens de insetos (adultos), pp. 137-140. In: Rafael, J.A.; Melo, G.A.R.; Carvalho, C.J.B. de; Casari, S. & Constantino, R. (eds). Insetos do Brasil: diversidade e T]taxonomia. 2ª ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 880 pp.

- Cuevas, MF. & Martori, R. (2007). Diversidad trófica de dos especies sintópicas del género *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae) del sudeste de la Provincia de Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, Tucuman, 21(1): 7-19.
- Cunha, AA & Vieira, MV. (2004). Two bodies cannot occupy the same place at the same time, or the importance of space in the ecological niche. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 85:25–26.
- Damasceno, R. (2005). Uso de recursos alimentares e eletividades na dieta de uma assembléia de anuros terrícolas das dunas do médio Rio São Francisco, Bahia. *Biota Neotropica*, 5(1).
- De-Carvalho, CB., Freitas, EB., Faria, RG., Batista, RC., Batista, CC., Coelho, WA & Bocchiglieri, A. (2008). Natural history of *Leptodactylus mystacinus* and *Leptodactylus fuscus* (Anura: *Leptodactylidae*) in the Cerrado of Central Brazil. *Biota Neotropica*, v. 8, n. 3.
- Dietl, J., Engels, W & Solé, M. (2009). Diet and feeding behaviour of the leaf-litter frog *Ischnocnema henselii* (Anura: Brachycephalidae) in Araucariarain forests on the Serra Geral of Rio Grande do Sul, Brazil†. *Journal of Natural History*, 43(23-24), 1473–1483.
doi:10.1080/00222930902898709
- Dias, PHS., Amaro, RC., Carvalho-e-Silva, AMPT & Rodrigues, MT. (2013). Duas novas espécies de *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura; Odontophrynidae) da Mata Atlântica, com observações taxonômicas sobre o gênero. *Zootaxa* 3682: 277–304.
- Dodd, CKJ. (2010). Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques. Oxford: *Oxford University Press*, 529 p., 2
- Duellman, WE & Trueb, L. (1994). Biology of Amphibians. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Duré, MI., & Kehr. AI. (2001). Differential exploitation of trophic resources by two pseudid frogs from Corrientes, Argentina. *Journal of Herpetology* 35:340–343. 2001.
- Duré, MI., & Kehr. AI. (2004). Influence of microhabitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica*, 60(3), 295–303.
- Duré, MI., & Kehr. AI. & Schaefer, EF. (2009) Niche overlap and resource partitioning among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from northeastern Argentina. *Phyllomedusa*:

Eterovick, PC., CR. Rievers., K. Kopp., M. Wachlevski., BP. Franco., CJ. Dias., IM. Barata., ADM. Ferreira & ELG. Afonso. (2010). Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology* 24:1- 24.

Evans, M & Lampo, M. (1996). Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *Journal of Herpetology*, v. 30, n. 1, p. 73-76,

Faivovich, J. Haddad, CF., Garcia, PC., Frost, DR., Campbell, JA., & Wheeler, WC. (2005). Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hyalinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin American Museum of Natural History* 294.

Ferreira-Silva, SK., Alexandre, RJR., Pena SA., Lucena, MDL., Vieira, TB. and Gomes, FBR. (2025). Associations between morphological attributes and food resources in anurans from the Middle Xingu region. *Brazil. Brazilian Journal of Biology*, vol. 85, e274592 <https://doi.org/10.1590/1519-6984.274592>

Ferreira, RB., & Teixeira, RL. (2009). Feeding pattern and use of reproductive habitat of the Striped toad *Rhinella crucifer* (Anura: Bufonidae) from Southeastern Brazil. *Acta Herpetologica*. 4(2):125-134.

Figueiredo, VAMB., De Santos, EM., Pedroso-Santos, F., Sanches, PR & Costa-Campos, CE. (2021). Diet and clutch size of *Rhinella castaneotica* (Anura: Bufonidae) from a forest area in Serra do Navio, Amapá, Brazil. *North-Western Journal of Zoology*, e211508. 2021.

Flynn, CN., Araújo, PG & Rocha, CFD. (2022). Diet and microhabitat use by juveniles *Rhinella ornata* (Anura, Bufonidae) in an insular Brazilian Atlantic Rainforest area. *Brazilian Journal of Biology*, [S. l.], v. 82, n. 1, p. 1–5, DOI: [10.1590/1519-6984.236597](https://doi.org/10.1590/1519-6984.236597).

Frost, DR. (2025). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.2. (Date of access). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. DOI: <https://doi.org/10.5531/db.vz.0001>.

Frost, DR., Grant, T., Faivovich, J., Bain, RH., Haas, A., Haddad, CFB., De Sá, RO., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, SC., Raxworthy, CJ., Campbell, JA., Blotto, BL., Moler, P., Drewes, RC., Nussbaum, RA., Lynch, JD., Green, DM & Wheeler WC. (2006). The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.

Gause, Gf. (1934). *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins. 163 p.

- Gonçalves-Sousa, JG., Mesquita, DO & Ávila, RW. (2019). Structure of a lizard assemblage in a semiarid habitat of the Brazilian Caatinga. *Herpetologica*, v. 75, n. 4, p. 301-314.
- Gotelli, NJ., Hart, EM & Ellison, AM. (2015). EcoSimR: Null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0.
- Hayden, B., Palomares, MLD., Smith, BE & Poelen, JH. (2019). Biological and environmental drivers of trophic ecology in marine fishes - a global perspective. *Scientific Reports Nature Research* 9:11415.
- Hero, JM., Magnusson, WE., Rocha, CFD & Catterall, CP. (2001). Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the central Amazon rain forest. *Biotropica*, 33(1):131–141.
- Huckembeck, S., Loebmann, D., Albertoni, EF., Hefer, SM., Oliveira, MCLM & Garcia, AM. (2014). Feeding ecology and basal food sources that sustain the Paradoxal Frog *Pseudis minuta*: a multiple approach combining stomach content, prey availability, and stable isotopes. *Hydrobiologia*, 740: 253–264.
- Hutchinson, GE. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, p. 415-427.
- Iannuzzi, L., Maia, ACD., Nobre, CEB., Suzuki, DK. & Muniz, FDA. (2003). Padrões locais de diversidade de Coleoptera (Insecta) em vegetação de Caatinga. In: Leal, I.R.; Tabarelli, M. & Silva, J.D. (Eds.) *Ecologia e conservação da caatinga: uma introdução ao desafio*. Editora Universitária da Universidade Federal do Pernambuco, Recife, 822p.
- Isacch, JP & Barg, M. (2002). Are bufonid toads specialized ant-feeders? A case test from the Argentinian flooding pampa. *Journal of Natural History*, London, v. 36, p. 2005-2012.
- Junqueira, RM. (2016). Dieta e padrões de forrageamento de anuros da família Leptodactylidae no estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 33, p. 1-8.
- Klaion T., Almeida-Gomes, M., Tavares, LER., Rocha, CFD & Sluys, MV. (2011). Diet and nematode infection in *Proceratophrys boiei* (Anura: Cycloramphidae) from two Atlantic rainforest remnants in Southeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc*, v. 83, p. 1303-1312, DOI: <https://doi.org/10.1590/S0001-37652011000400017>.
- Kokubum, MNC., Giaretta, AA & Maciel, NM. (2009). Reproductive biology of the Brazilian sibilator frog *Leptodactylus troglodytes*. *Herpetological Journal*, v. 19, n. 2, p. 119-126.

- Kopp, K., Signorelli, L & Bastos, RP. (2010). Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, Estado de Goiás, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 100, 192-200.
- Korňan, M. & Kropil, R. (2014). What are ecological guilds? Dilemma of guild concepts. *Russian Journal of Ecology*, 45(5), 445–447. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1067413614050178>
- Le, D. T.; Rowley, J., Tran, D. T. A., Vo, T. N & Hoang, H. D. (2019). Diet Composition and Overlap in a Montane Frog Community in Vietnam. *Herpetol Conserv Biol* 13: 205-215.
- Leite-Filho, E., Vieira, WLS., Santana, GG., Eloi, FJ & Mesquita, DO. (2015). Structure of a Caatinga anuran assemblage in Northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 10: 63-73. DOI: 10.4013/nbc.2015.102.02
- Leite, GLD & Sá, VGM. (2010). Taxonomia, Nomenclatura e Identificação de Espécies.
- Lima, AP & Costa, GC. (2006). Ecological and behavioral patterns of amphibian assemblages in a tropical savanna. *Biotropica*, v. 38, n. 2, p. 231-237.
- Lima, AP & Moreira, G. (1993). Effects of prey size and foraging mode on the ontogenic change in feeding niche of *Colostethus stepheni* (Anura, Dendrobatidae). *Oecologia*, v. 95, p. 93-102.
- Lima, AP & Magnusson, WE. (1998). Modulation of predation pressure in tadpoles of the Amazonian frog *Leptodactylus fuscus*. *Copeia*, v. 1998, n. 1, p. 169-172.
- Losos, JB. (1996). Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology* 77: 1344-1334.
- Losos, JB. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11:995-1007.
- Maneyro, R., Naya, DE., Rosa, I., Canavero, A & Camargo, A.: Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia, Sér. Zool.* 94, 57-61.
- Mângia, SS., Koroiva, R., Nunes, I., Roberto, I., Ávila, PC., Sant'anna, F., Santana, D & Garda, AL. (2018). *Proceratophrys ararype*, a new species of Odontophrynidae from northeastern Brazil. *Zootaxa*, v. 4450, n. 1, p. 1-20.

- Maragno, FP & Franco L. (2011). Souza. Diet of *Rhinella scitula* (Anura, Bufonidae) in the Cerrado, Brazil: the importance of seasons and body size. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 879-886, <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.3.693>
- Mascarenhas, W., Oliveira, CR., Benício, RA., Ávila, RW., & Ribeiro, SC. (2021). Nematodes of *Proceratophrys ararype* (Anura: Odontophrynidae), an endemic frog from the Araripe Plateau, northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 21, e20201164.
- Matsui, M & Yashiro, T. (2015). The ecology and distribution of the Japanese toad, *Rhinella japonica*. *Herpetological Review*, v. 46, n. 4, p. 515-520.
- Mesquita, DO., GR. Colli, FGR & França, ELJ. (2006). Vitt. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia*, 2006:460-471.
- Moreira, G., Barreto, L. (1996): Alimentação e variação sazonal da frequência de capturas de anuros em duas localidades do Brasil Central. *Rev. Bras. Zool.* 13(2): 313-320.
- Narvaes, P & Rodrigues, MTU. (2009). Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia*, São Paulo, v. 40, n. 1, p. 1-73.
- Narváez, JM., Sarria, OJJ & Bolívar, GW. (2014). Diet and trophic ecology of *Leptodactylus fragilis* (Leptodactylidae) and *Dendropsophus columbianus* (Anura: Hylidae) in a disturbed area in southwestern Colombia. *Herpetology Notes*, 7: 299-305.
- Nunes, I & Costa, FR. (2011). Hide and seek”: diurnal refuge and camouflage of two anurans from the Atlantic Forest of Northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, v. 4, p. 431-433.
- Odum, PE & Barrett, GW. (2015). Fundamentos de ecologia. Tradução da 5ª edição norteamericana. São Paulo, Cengage Learning.
- Oliveira, JCS & Isaac, VJ. (2013). Diet breadth and niche overlap between *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus, 1758) and *Hypostomus emarginatus* (Valenciennes, 1840) (Siluriformes) in the Coaracy Nunes hydroelectric reservoir, Ferreira Gomes, AmapáBrazil. *Biota Amazônica*, v. 3, n. 2, p. 116-125.
- Parmelee, JR. (1999). Trophic ecology of a tropical anuran assemblage.
- Pianka, ER. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 4, p. 53-74.

- Pianka, ER. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 71, n. 5, p. 2141-2145.
- Pianka, E. R. (1993). The many dimensions of a lizard's ecological niche. In: Seigel, RA., Collins, JT. (Eds.). *Snakes: Ecology and Behavior*. New York: McGraw-Hill, p. 121-154.
- Pianka, ER & Vitt, LJ. (2017). Toward a periodic table of niches, or exploring the lizard niche hypervolume. *American Naturalist*, v. 189, n. 6, p. 000–000. <https://doi.org/10.1086/693781>
- Pina, LF., Morais, AR & Prado, CP. (2015). *Rhinella mirandaribeiroi* (Gallardo, 1965) (Amphibia: Anura: Bufonidae): distribution extension and new state record. *Check List* 11: 1654. <http://dx.doi.org/10.15560/11.3.1654>
- Polo-Cavia, N., López, P & Martín, J. (2009). Interspecific differences in chemosensory responses of freshwater turtles: consequences for competition between native and invasive species. *Biological Invasions*, v. 2, p. 431-440.
- Pombal-Jr., JP. (2010). O espaço acústico em uma taxocenose de anuros (Amphibia) do sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, v. 68, n. 1-2, p. 135-144.
- Pyron, RA & Wiens, JJ. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- Pough, FH., Janis, CM & Heiser, JB. (2008). *Vertebrate Life*. 8. ed. San Francisco: Benjamin Cummings.
- Protázio, AS. (2012). Ecologia de taxocenose de anfíbios anuros em poças temporárias na caatinga. Dissertação/Departamento de sistemática e ecologia. João Pessoa.
- Quiroga, LB., Sanabria, EA & Acosta, JC. (2009). Size- and Sex-Dependent Variation in Diet of *Rhinella arenarum* (Anura: Bufonidae) in a Wetland of San Juan, Argentina. *Journal of Herpetology*, 43(2), 311–317. doi:10.1670/07-117r2.1.
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2023.
- Rabosky, DL & Lovette, IJ. (2008). Explosive evolutionary radiations: decreasing speciation or increasing extinction through time? *Evolution*, 62(8), 1866–1875. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00409.

- Ribeiro, RDS. (2006). Ecologia alimentar das quatro espécies dominantes da anurofauna de serapilheira em um gradiente altitudinal na ilha de São Sebastião, SP.
- Root, RB. (1967). The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher, *Ecol. Monogr*, vol. 37, pp. 317–350.
- Rosset, SD & Alcalde, L. (2004). Distribution of the burrows of *Bufo fernandezae* (Anura, Bufonidae) outside of the breeding season. *Phyllomedusa*, 3, 95–99.
- Sabagh, LT & Carvalho-Silva, AMPT. (2008). Feeding overlap in two sympatric species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 25, n. 2, p. 247-253.
- Sabagh, LT; Ferreira, VL & Rocha, CFD. (2010). Living together, sometimes feeding in a similar way: the case of the syntopic hylid frogs *Hypsiboas raniceps* and *Scinax acuminatus* (Anura: Hylidae) in the Pantanal of Miranda, Mato Grosso do Sul State, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70: 955–959, doi: 10.1590/S1519-69842010000500006
- Sabagh, LT., Carvalho-e-Silva, AMPT & Rocha, CFD. (2012). Dieta do sapo *Rhinella icterica* (Anura: Bufonidae) em altitudes elevadas na Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 12(4), 258–262. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032012000400027>
- Santana, AS & Juncá, FA. (2007). Diet of *Physalaemus cf. cicada* (Leptodactylidae) and *Bufo granulosus* (Bufonidae) in a semideciduous forest. *Brazilian Journal of Biology* 67(1): 125-131. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842007000100017>
- Sant'anna, BSE & Braga, RP. (2023). Dieta Incomum do Sapo *Rhinella marina* (Anura: Bufonidae) em uma Zona Rural da Floresta Amazônica no Brasil, *Current Herpetology*, 42(2), 136-143, <http://dx.doi.org/10.5358/hsj.42.136>.
- Santos-Pereira, M., Almeida-Santos, M., Oliveira, FB., Silva, AL & Rocha, CFD. (2015). Living in the same microhabitat should mean eating the same food? Diet and trophic niche of sympatric leaf-litter frogs *Ischnocnema henselii* and *Adenomera marmorata* in a forest of Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, v. 75, p. 13-18, <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.04913>
- Schmitz, O. (2017). Predator and prey functional traits: understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions., v. 6, p. 1-10.
- Schoener, TW. (1974). Competition and the form of habitat shift. *Theoretical Population Biology*, v. 6, n. 3, p. 265-307.

- Schoener, TW. (1973). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, v. 185, n. 4145, p. 27-39, <https://doi.org/10.1126/science.185.4145.27>
- Silva, AO. (2014). Análise comparativa dos nichos espacial e alimentar de anuros em áreas de Caatinga e Mata Atlântica de Sergipe, Brasil / São Cristóvão.
- Silva, CDS., Sousa, JGG., Lima, YF., Ávila, RW., Morais, DH. (2018). Diet and morphological aspects of a population of *Pseudopaludicola pocoto* (Anura: Leptodactylidae) from Northeast Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, v. 13, p. 313-320.
- Solé, M & Rödder, D. (2010). Dietary assessments of adult amphibians. In: DODD Jr, C. K. (Ed.). *Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford: University Press, p. 167-184.
- Solé, M., Rocha, MS., Decarli, C., Santos, CR & Pereira, CK. (2017). Diet of post-metamorphic *Rhinella icterica* (Spix, 1824) from the Araucaria Plateau of Rio Grande do Sul, Brazil (Anura: Bufonidae). *Herpetology*, Notes 10: 443–448.
- Sousa, JGG. & Ávila, RW. (2015). Body size, reproduction and feeding ecology of *Pleurodema diplolister* (Amphibia: Anura: Leiuperidae) from Caatinga, Pernambuco state, Northeastern Brazil. *Acta Herpetologica* 10(2): 129-134. DOI: https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-16512
- Sugai, JLMM., Terra, JS. & Ferreira, VL. (2012). Diet of *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) in the Pantanal of Miranda river, Brazil. *Biota Neotrop.* 12(1): <http://www.biotaneotropica.org.br/v12n1/en/abstract?inventory+bn0081201>.
- Teixeira-Filho, PF., Rocha, CFD & Ribas, SC. (2003). Relative feeding specialization may depress ontogenetic, seasonal, and sexual variations in diet: the endemic lizard *Cnemidophorus littoralis* (Teiidae). *Brazilian Journal of Biology*, 63(2), 321–328. doi:10.1590/s1519-69842003000200017.
- Teixeira, RL & Coutinho, ES. (2002). Hábito alimentar de *Proceratophrys boei* (Wied) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) em Santa Teresa, Espírito Santo, sudeste do Brasil. *Boletim do Museu Biológico Mello Leitão*, (N. Ser.), v. 14, p. 13-20.
- Toft, CA. (1980). Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, v. 45, p. 131-141.
- Toft, CA. (1981). Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, v. 15, p. 139-144.

Toft, CA. (1985). Resource partitioning in amphibians and reptiles. Sl: *Copeia*, (1): 1- 21. 1985.

Tohé, B., Kouamé, NGG., Assemian, NGE & Gourène, G. (2015). Diet of Two Sympatric Rocket Frogs (Amphibia, Anura, Ptychadenidae: Ptychadena) in the Disturbed Parts of a West African Rainforest. ISSN 2348 – 7968.

Vences, M., Glaw, F., Böhme, EW. (1998). Evolutionary correlates of microphagy in alkaloid containing frogs (Amphibia: Anura). *Zoologischer Anzeiger*, 236:217-230.

Vitt, Lj & Caldwell, Jp. (2009). Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 3. ed. *San Diego: Academic Press*.

Vitt, LJ. & Caldwell, JP. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Access Online via *Elsevier*.

Vitt, LJ & Caldwell, JP. (2014). Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. 4. ed. *San Diego: Academic Press*.

Zhang, J. *spaa: SPecies Association Analysis*. R package version.

Zimmermann, BL & Simberloff, D. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *Journal of Biogeographic*.