

O QUE MOLDA A DISTRIBUIÇÃO DAS GUILDAS DE GIRINOS TROPICAIS? QUARENTA ANOS DE BUSCA POR PADRÕES

Pedro Fatorelli¹* & Carlos Frederico D. Rocha¹

¹ Departamento de Ecologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, 20550-013, Rio de Janeiro, Brasil.

* E-mail: pedrofatorelli@gmail.com

RESUMO

As larvas aquáticas dos anuros podem ocorrer em inúmeros tipos de sistemas hídricos, desde ambientes relativamente simples e previsíveis, como na água acumulada em epífitas, até habitats aquáticos permanentes mais complexos, como nos lagos e riachos. A interação entre os fatores ambientais bióticos e abióticos existentes nesses diferentes ambientes com os fatores históricos é essencial para explicar a estrutura das comunidades dessa fase de vida dos anuros. O entendimento sobre como estes fatores atuam e sua importância nos conduz a uma maior compreensão do que parece influenciar positivamente ou negativamente o estabelecimento dos girinos nos seus diferentes ambientes.

Palavras-chave: Girinos, distribuição espacial e temporal, fatores intrínsecos e extrínsecos, anfíbios.

ABSTRACT

WHAT DRIVES GUILD DISTRIBUTION IN TROPICAL TADPOLES? A FORTY-YEAR QUEST FOR PATTERNS. Tadpoles can be found in a number of different aquatic habitats, ranging from relatively simple predictable ecosystems such as bromeliad ponds, to permanent complex ecosystems like streams and rivers. Knowing about the interactions between biotic and abiotic within these habitats is crucial to understand how tadpole communities are structured. The present review attempted to provide a closer analysis of each of these factors and their relative relevance in order to determine if they exert negative or positive influence over the establishment of toadpole species over the diverse habitat range.

Keywords: Tadpoles, temporal and spatial distribution, intrinsic and extrinsic factors, amphibians.

INTRODUÇÃO

A distribuição, a abundância de espécies e o uso do habitat pelas assembléias de girinos nos ambientes aquáticos resultam das intrincadas interações entre os fatores bióticos, como, por exemplo, a competição, a predação e a auto-ecologia de cada espécie (Alford 1986, Gascon 1995, Morin 1983) e abióticos, como distribuição de chuvas e as características físicas do ambiente (Aichinger 1987), que operam em diferentes escalas (Eterovick & Fernandes 2001). Fatores físicos (ex., concentração de oxigênio, pH, salinidade, qualidade do substrato, profundidade da água, correnteza) influenciam a distribuição espacial e temporal dos girinos entre os microhabitats. Além disso, os girinos podem selecionar habitats por atração ou para evitarem co-específicos e predadores (Hoff *et al.* 1999).

A composição de espécies e o uso do habitat em

assembléias de girinos podem ser questionados de duas maneiras: 1) Quais espécies co-ocorrem ou não e quais fatores explicam o padrão de ocorrência dessas espécies? Existem dificuldades relacionadas a esta primeira questão, pois os girinos têm pouco controle sobre o habitat que ocupam (permanentes ou temporários; lênticos ou lóticos). Esta ocupação, de forma geral, é determinada pela escolha dos sítios de desova pelo adulto, que determina o leque de espécies com as quais o girino pode potencialmente interagir. Isso afeta as interações que cada coorte de girinos experimenta com outras coortes da mesma espécie, com outras espécies de anuros, e com outros vertebrados e invertebrados sintópicos. 2) Como se distribuem espacial e temporalmente os girinos dentro dos diferentes sistemas aquáticos que ocupam? Esta segunda questão corresponde à noção usual do estudo de comunidades, em que as relações ecológicas entre duas ou mais espécies sintópicas são examinadas.

A partir destas duas questões gerais, os questionamentos sobre a distribuição das guildas de girinos podem ter diferentes refinamentos. De que forma a natureza dos recursos hídricos existentes nos diferentes sistemas aquáticos explica a ocorrência das espécies de girinos? Como as espécies se adequam aos fatores bióticos e abióticos dos microambientes? Como as espécies se diferenciam em relação a este ajuste? Em que extensão estes padrões de distribuição seriam explicados em parte por pressões ecológicas ou em parte pela filogenia?

Esta revisão bibliográfica tem seu foco nos estudos que buscam a compreensão sobre os fatores que moldam a distribuição dos girinos nos trópicos. Inicialmente, é apresentado um breve histórico dos principais estudos envolvendo a distribuição de girinos no Brasil e no mundo, desde seu início, conduzindo para o andamento atual deste tema. Em seguida, a natureza hídrica de cada ambiente é relacionada com as possíveis guildas de girinos. Finalmente, é discutida a importância de fatores intrínsecos (históricos) e extrínsecos (fatores imediatos ou próximos e fatores últimos; bióticos e abióticos) nos padrões de ocupação do ambiente aquático pelos girinos. Nesse sentido, buscamos questionar quais forças que parecem moldar a distribuição destes organismos nos diferentes tipos de habitats aquáticos. O entendimento sobre como estes fatores atuam e sua importância nos conduz a uma maior compreensão do que parece influenciar positivamente ou negativamente o estabelecimento das larvas de anuros nos seus diferentes ambientes.

BREVE HISTÓRICO

Os primeiros estudos da história de vida dos anfíbios ocorreram no velho continente, com os pioneiros trabalhos de Rösel von Rosenhof (1753-1758), trazendo as primeiras descrições das séries de desenvolvimento de várias espécies de anuros da Europa, desde a fase do ovo até adulto.

Com o maior conhecimento dos girinos, os estudos começaram a incluir informações em esquemas taxonômicos e morfológicos mais amplos. Noble (1926, 1927), em seus estudos, discutiu a ligação entre os tipos adaptativos de girinos e os vários ambientes aquáticos. Orton (1953), alicerçada pelas primeiras idéias apresentadas por Noble, alocou os tipos de girinos conhecidos em quatro tipos básicos de larvas

e explorou a compreensão sobre seus padrões de radiação adaptativa. Posteriormente, ela apontou para a importância de se considerar as características das larvas na reconstrução da filogenia em anuros (Orton 1957). Após as lapidações e críticas ao trabalho de Orton por Starrett (1973) e por Sokol (1975), Altig & Johnston (1989) propuseram então um esquema de guildas ecomorfológicas que efetivamente auxiliaram a sumarizar a diversidade morfológica dos girinos em uma perspectiva adaptativa.

Os pioneiros nos estudos com girinos no Brasil foram Alípio Miranda-Ribeiro (Miranda-Ribeiro 1920, 1923, 1926), Antenor Leitão de Carvalho (Carvalho 1937, 1949), Adolpho (Lutz 1926, 1930) e Bertha Lutz (Lutz 1949), que apresentaram comentários sobre a morfologia e a ontogenia de várias espécies. Na Argentina, Kati Fernández e associados (Fernández & Fernández 1921, Fernández 1926, Scott-Biraben & Fernández-Marcinowski 1921) apresentaram os primeiros estudos sobre descrição, morfologia, variação de caracteres e história natural dos girinos naquele país. Nas décadas posteriores, os estudos sobre a descrição de girinos prosseguiram no Brasil, com maior detalhamento sobre a morfologia (ex. Bokermann 1963, Vizotto 1967). Estudos com essa abordagem prosseguiram com as contribuições de Cei (1962, 1980), Duellman (1978), Echeverría *et al.* (1987) Formas & Pugín (1978) Heyer *et al.* (1990) Izecksohn *et al.* (1979), Lavilla (1984), Lescure (1981), Peixoto (1982), dentre outros, no Brasil e em outros países sul-americanos. Atualmente, os estudos envolvendo a descrição de girinos das espécies brasileiras continuam sendo produzidos, trazendo ocasionalmente informações sobre a história natural das espécies, o que é de grande relevância especialmente porque, em muitos dos casos, estas têm sido as únicas informações disponíveis sobre tais espécies (ex. Pereira & Nascimento 2004).

Uma tendência a abordagens descritivas e uma considerável restrição de informações sobre a ecologia e a história natural nos estudos de comunidades em anuros pode ser expandida para o conjunto de estudos realizados em geral nos neotrópicos (ex. Aichinger 1987, Cardoso *et al.* 1989, Haddad & Sazima 1992). Essa tendência mostra a necessidade de investigações naturalísticas e sobre a ecologia das espécies, as quais podem estimular estudos de modelos em comunidades (Pombal 1997).

Nos anos 70, duas grandes linhas de pesquisa foram fundamentais para o entendimento da biologia dos girinos. Na primeira, Henry Wilbur (1972) fez abordagens sobre a estrutura e a dinâmica das comunidades de larvas de anfíbios. Posteriormente, Wilbur & Collins (1973) buscaram aprofundar o conhecimento sobre aspectos ecológicos da metamorfose dos girinos. A segunda linha, guiada por Richard Wassersug, apresentou estudos sobre aspectos funcionais e evolutivos da morfologia dos girinos com grande ênfase na estrutura bucal (Wassersug 1976, 1980), na correspondente ecologia alimentar (Lannoo *et al.* 1987) e no nado (Wassersug & Hoff 1985). Estes esforços definiram algumas tendências no entendimento da dinâmica e demografia das populações de girinos (que na realidade constituem segmentos populacionais) e na compreensão sobre a natureza das interações entre o ambiente e os fatores biológicos que determinam a estrutura da comunidade em um determinado ambiente aquático ou em um conjunto de ambientes aquáticos de um ecossistema.

A partir da década de 80, começaram a ser realizados no Brasil estudos mais elaborados, apresentando informações introdutórias sobre o comportamento e a ecologia de girinos (ex. Caramaschi & Jim 1983). Nos anos 90, surgem no Brasil os primeiros estudos experimentais sobre ecologia de girinos (ex. Magnusson & Hero 1991, Gascon 1992, Azevedo-Ramos *et al.* 1992, Azevedo-Ramos & Magnusson 1999), investigando principalmente a competição entre espécies coexistentes em sistemas aquáticos na Amazônia. Estudos mais recentes abordam aspectos como o efeito de predação e a relação da morfologia com o uso do hábitat (ex. Hero *et al.* 2001, Eterovick & Fernandes 2001, Eterovick & Barros 2003, Schiesari 2006, Schiesari *et al.* 2006, Rossa-Feres & Nomura 2006).

Esta seqüência nos tipos de abordagem dos estudos com girinos no Brasil, iniciando por descrições, focando a morfologia e a taxonomia, prosseguindo com ênfase na ecologia descritiva e de observação focal e atingindo uma fase que passa a envolver estudos experimentais é um caminho de tendência investigativa que frequentemente ocorre em diferentes domínios do conhecimento biológico. Adicionalmente, devido às dimensões continentais do Brasil, aliada à sua elevada diversidade biológica,

estas diferentes fases de pesquisa continuam sendo desenvolvidas, de forma temporalmente sobreposta, o que é amplamente desejável já que todas essas abordagens são de grande importância.

A NATUREZA HÍDRICA DOS AMBIENTES E AS GILDAS POSSÍVEIS

Um ponto crucial nas formas de ocupação dos ambientes aquáticos por girinos diz respeito a que nem todas as larvas possuem capacidade para se desenvolverem no espectro de tipos de sistemas aquáticos disponíveis no ambiente. Ao contrário, é notório que os girinos das diferentes espécies possuem particularidades morfológicas, fisiológicas e filogenéticas (ex. modo reprodutivo) que constituem uma importante e primeira restrição aos tipos de espécies e formas possíveis de ocupar cada determinado ambiente aquático.

As larvas aquáticas dos anuros podem ocorrer em inúmeros tipos de sistemas hídricos. Alguns girinos ocupam habitats previsíveis, relativamente simples, como a água acumulada nas epífitas, em buracos de troncos de árvores ou conchas de caramujos (ex. Inger 1985, Starrett 1973). Outros se desenvolvem em habitats aquáticos permanentes mais complexos, atuando como invasores temporários nessas comunidades estáveis (ex. Faragher & Jaeger 1998). Esta situação pode levar ao aumento das pressões de competição e predação pelas espécies permanentemente residentes (Wassersug 1974, Heyer *et al.* 1975).

Grande parte das larvas de anuros ocupa habitats temporários, que variam desde depressões em troncos de árvores caídas em florestas tropicais (Starrett 1973) até grandes poças. Os ciclos de secas e cheias, que forma estas poças, ocorrem em resposta a um padrão marcadamente sazonal, que varia entre sítios e entre anos. Os nutrientes minerais e os detritos de alta qualidade são provavelmente mais disponíveis no início de cada episódio de cheia (Wassersug 1975, Osborne & McLachlan 1985). Este ciclo hidrológico, combinado com flutuações dos recursos, leva a mudanças complexas na qualidade e quantidade de ambientes disponíveis (Wilbur 1987). Estas mudanças impossibilitam o estabelecimento de comunidades estáveis e podem facilitar a invasão por organismos transitórios,

como as larvas de anuros (Alford 1999). Portanto, a imprevisibilidade nas distribuições espaciais e temporais dos girinos, bem como os padrões cíclicos de nutrientes são características comuns desses ambientes (Alford 1999).

As comunidades de girinos tropicais que ocorrem em ambientes lóticos (ex. riachos) apresentam diferentes adaptações morfológicas envolvidas no uso do microhabitat e adaptações nos comportamentos (ex. alimentação, natação e uso de abrigo) quando comparamos com as espécies que compõem comunidades de girinos em poças (ambientes lênticos) (Hoff *et al.* 1999).

A reprodução em corpos de águas permanente diminui o risco de dessecação antes do completo desenvolvimento, geralmente aumenta a diversidade de competidores e predadores e diminui a disponibilidade de alimento (Alford 1999). Espécies que reproduzem em ambientes permanentes lóticos (ex. riachos) tendem a possuir um período larvar prolongado e a metamorfosear com tamanhos maiores do que aquelas de ambientes temporários (Patterson & McLachlan 1989). Isso porque, devido à natureza de elevada previsibilidade deste ambiente aquático, é vantajoso para estes girinos investir em um desenvolvimento e crescimento de forma consistente e gradual (portanto, comparativamente mais lentos), envolvendo considerável acúmulo de energia, o que permite a eles atingir um maior tamanho final no momento da metamorfose.

O tipo geral de habitat buscado pelos adultos para o processo reprodutivo (sistemas aquáticos temporários ou permanentes) tem uma forte influência na estratégia de desenvolvimento/crescimento seguida pelas larvas de anfíbios. Portanto, a filogenia tem um importante papel no uso diferencial de habitats pelas espécies (Ricklefs 1987).

FATORES ESTRUTURANDO GUILDAS, FAVORECENDO E RESTRINGINDO ESPÉCIES

As interações entre os fatores bióticos e os abióticos influenciam fortemente a ecologia de girinos nos sistemas aquáticos (Dunson & Travis 1991). A interação entre eles e os fatores históricos (filogenia que por sua vez vai afetar fisiologia e morfologia) é importante para explicar a estrutura das comunidades, uma vez que espécies

relacionadas filogeneticamente são associadas aos mesmos tipos ecológicos. Isso indica que fatores históricos podem ser tão atuantes quanto forças ecológicas contemporâneas (Inger 1969). Nesse contexto, as características dos modos reprodutivos são importantes fatores intrínsecos determinando o *pool* de espécies possíveis de ocupar um determinado sistema hídrico.

Poças, riachos ou pequenos corpos d'água aprisionados em elementos de habitats terrestres (ex. bromélias, fendas ou orifícios em troncos de árvores) são alguns dos ambientes nos quais as espécies de anuros parecem estar limitadas a se desenvolver (Duellman and Trueb 1986, Loman 2002, Rocha *et al.* 2002). Em grande parte, o modo reprodutivo, o uso do habitat durante o desenvolvimento e os habitats dos recém-metamórficos podem ser explicados pela filogenia (Zimmerman & Simberloff 1996). No entanto, a seleção imposta pela competição local e por pressões ambientais (ex. flutuação climática) pode direcionar a distribuição desses organismos dentro dos tipos de habitat. Estes fatores filogenéticos e ecológicos não são mutuamente excludentes e os padrões de uso do habitat podem resultar de uma combinação de ambos (Zimmerman & Simberloff 1996).

As características do sítio e a fenologia reprodutiva afetam a ecologia dos girinos por definirem quais espécies de competidores e predadores provavelmente estarão presentes e se o habitat pode secar antes do fim do período larvar (Alford 1999).

Espécies que desovam muito cedo na história de uma poça temporária podem adquirir vantagens (para suas larvas) pelo aumento da produtividade primária que surge dos elevados níveis de nutrientes alóctones disponíveis. Esses girinos ganham também vantagem pelo menor número de predadores e de competidores limitados pelo tamanho. As vantagens daqueles que reproduzem antes da poça estar completamente cheia são balanceadas pelas desvantagens do risco de dessecação dos girinos e pela diminuição da taxa de crescimento daqueles que reproduzem em ambientes permanentes, devido às menores temperaturas antes do verão. O fato de crescer mais lentamente pode aumentar o período de exposição a predadores limitados pelo tamanho e reduzir a habilidade competitiva mediada pelo tamanho (Alford 1999).

Uma tolerância aparentemente ampla dos girinos em relação a algumas condições fisiológicas (ex. efeitos decorrentes de temperatura, salinidade, pH e oxigênio dissolvido), combinada com mudanças ontogenéticas de sua fisiologia pode permitir aos girinos uma considerável flexibilidade para se adequarem a variações espaciais e temporais nos seus ambientes bióticos e abióticos (Ultsch *et al.* 1999). A velocidade da correnteza, a profundidade da coluna d'água e a disponibilidade de matéria orgânica são influenciadas pelos regimes hidrológicos, portanto variáveis ao longo do tempo nos sistemas aquáticos. Nesse cenário, especializações não são vantajosas para organismos desses habitats (Zweimüller 1995).

Fatores físicos como a salinidade (Christman 1974), a altitude (Ruibal 1955) e o pH (Warner *et al.* 1993), em conjunto com as pressões biológicas, podem também alterar a ocorrência e a densidade de girinos em habitats e microhabitats (Alford 1999). A temperatura influencia os padrões de atividade dos girinos, seu crescimento e desenvolvimento, a taxa metabólica e o tempo de metamorfose (Kollros 1961, Smith-Gill & Berven 1979, Wilbur & Collins 1973). Em estudos em poças no Brasil, onde a variação térmica pode ser bastante expressiva, foi observada uma grande faixa de tolerância e pouco controle da temperatura corporal para as espécies de anuros estudadas (Abe & Neto 1991).

As assembléias de girinos são frequentemente complexas, mas na maioria das vezes menos complexas que as assembléias de adultos na mesma região geográfica (ex. Duellman 1978, Hero 1991). Este limite aparentemente baixo do número de espécies ocorrendo simultaneamente pode ser causado em parte pela competição. Poças temporárias são relativamente imprevisíveis no espaço e no tempo, com um conjunto de competidores e predadores também relativamente imprevisível. Isso pode limitar o grau de especialização no uso de recursos que pode ser atingido pelas larvas de anuros. Devido à maioria dos girinos ser de filtradores relativamente pouco especializados, muitas espécies em uma poça podem ser competidoras potenciais entre si. As diferenças nas escolhas de sítios reprodutivos pelos adultos e a sua fenologia reprodutiva podem diminuir o nível de competição a que as espécies estão submetidas a níveis toleráveis.

Poucos estudos descrevem ou explicam a composição de assembléias de espécies de girinos na natureza. Savage (1952) foi pioneiro nessa abordagem ao realizar um detalhado estudo sobre a autoecologia de duas espécies em poças na Europa, não com o intuito de produzir um estudo de comunidade, mas podendo ser interpretado como tal.

Heyer (1973, 1974) examinou a distribuição de espécies entre poças e dentro das poças em uma área tropical sazonal na Tailândia, examinando o conteúdo intestinal, o tamanho dos intestinos (Heyer 1973) e a largura e sobreposição do nicho trófico (Heyer 1974). Ele encontrou uma larga amplitude de valores de sobreposição, sugerindo que diferenças no modo alimentar (no filme de superfície, no meio da coluna d'água ou no fundo) podem separar algumas das espécies de maior sobreposição no modo de utilizar o ambiente aquático. Heyer (1973) observou também que diferentes coortes de algumas espécies podem ocupar diferentes microhabitats.

Heyer (1976) estudou o uso e a partilha do habitat por girinos no Panamá e encontrou, na maioria das vezes, apenas uma espécie em cada sítio. Isto pode resultar da partilha espacial e temporal dos ambientes reprodutivos pelos adultos ou da variação em outros fatores inclusive a predação interespecífica de ovos. Heyer (1979), após dois anos na mesma área, encontrou uma considerável variação no uso do habitat, no tamanho populacional e no recrutamento entre os anos. Ele sugeriu que esta variação seria resultado de interações complexas entre fatores causais, incluindo o padrão reprodutivo dos adultos, recurso alimentar, competição intra e interespecífica, fatores físicos e predação.

Alford (1986), em um estudo com sapos na Flórida, observou para girinos de uma mesma espécie que indivíduos de diferentes tamanhos diferiram consistentemente no uso do espaço no mesmo sítio, o que sugeriu uma mudança ontogenética no uso do habitat e que coortes de diferentes idades podem funcionar como espécies ecologicamente separadas (Polis 1984, Werner & Gilliam 1984, Kehr 1997). Alford (1986) observou também que a distribuição espacial de alguns pares de espécies estava correlacionada, o que sugere que o uso do habitat pode, em parte, ser causado por respostas comportamentais por uma outra espécie ou coorte. De forma geral, este

estudo sugeriu que o uso do hábitat dos girinos é espécie-específico, que muda ontogeneticamente e que pode ser relativamente plástico, com os girinos presentes respondendo a fatores de curto termo, como a presença de outros girinos maiores. Esta complexidade não é de se surpreender dada a grande variabilidade ambiental encontrada por girinos de cada espécie em ambientes temporários durante sua história evolutiva. No Brasil, foram demonstradas diferenças no uso do microhábitat entre girinos de espécies de poça no Cerrado (Barreto & Moreira 1996), bem como entre espécies de riachos em campos rupestres (Eterovick & Fernandes 2001, Eterovick & Barros 2003).

A maior parte dos estudos com girinos foi realizada em ambientes de águas calmas (lênticos) (ex. Cardoso *et al.* 1989, Rossa-Feres & Jim 1996), muitos em poças temporárias com alta produtividade e com níveis de nutrientes relativamente elevados. Poucos estudos têm examinado riachos em florestas tropicais (ex. Gordo 1998), os quais em geral são considerados relativamente pobres em nutrientes e com baixa produtividade primária (Bishop 1973).

Inger (1969) comentou o uso do hábitat dos girinos da comunidade de anuros de pequenos riachos na Floresta Tropical de Borneo, na Oceania. Posteriormente, Inger *et al.* (1986) definem quatro grupos heterogêneos com base no uso do hábitat das espécies destes riachos. Odendaal *et al.* (1982) realizaram na Austrália estudos na natureza e em laboratório avaliando diferenças no uso do hábitat por duas espécies de girinos. Eles encontraram mudanças da preferência de ocupação por uma delas quando juntas, indicando que este comportamento poderia diminuir a sobreposição espacial.

A maior diversidade da fauna de girinos ocorre nas regiões tropicais úmidas. Este fato é claramente demonstrado nos estudos de Crump (1974), Duellman (1978) em Florestas Ombrófilas no Equador, Aichinger (1987) no Peru, Magnusson & Hero (1991), Gascon (1991) e Azevedo-Ramos & Magnusson (1999) na Amazônia brasileira e Heyer (1973, 1975) na Tailândia.

De forma geral, os estudos nas regiões tropicais mostraram que, independente da área, a maior parte dos anuros concentrou sua atividade reprodutiva na época chuvosa. Cada sítio reprodutivo em potencial

(temporário ou permanente) apresentou um número muito menor de espécies do que o número total de espécies na região. A similaridade de espécies entre os sítios foi geralmente pequena. Muitos sítios comportaram poucas espécies e os sítios com muitas espécies coexistentes foram de forma geral raros. Dentro de um mesmo sítio, as espécies segregam espacialmente, utilizando diferentes microhábitats. Na Amazônia, o uso dos sítios parece ser ditado por pressões de predação sobre os ovos e sobre as larvas (Magnusson & Hero 1991, Azevedo-Ramos & Magnusson 1999). Heyer *et al.* (1975) sugeriram que o período de oviposição e a escolha dos sítios reprodutivos por muitas espécies parecem minimizar a exposição das larvas aos predadores. A atividade sazonal das espécies amazônicas parece ser fortemente afetada pela chuva (Gascon 1991). A chuva age como fator último, que afeta fatores próximos como o aumento da abundância de artrópodes e, através do aumento da umidade no ambiente, proporciona o surgimento de hábitats propícios à atividade reprodutiva. Assim, fatores ambientais tais como o tamanho e a profundidade dos corpos d'água, a cobertura vegetal e o oxigênio dissolvido na água constituem importantes determinantes da distribuição espacial dos girinos ao longo do contínuo de tipos de ambientes aquáticos (Gascon 1991).

Concluindo, pode-se chegar a um modelo do funcionamento de determinantes influenciando as distribuições de guildas de girinos em seus diferentes ambientes (Figura 1), onde tanto fatores intrínsecos (ex. modo reprodutivo) que dizem respeito à história filogenética de cada organismo quanto fatores extrínsecos, bióticos ou abióticos (últimos ou próximos) agem em sinergia influenciando a distribuição das assembléias de larvas de anuros. As ações de cada um desses fatores não ocorrem de forma linear e podem influenciar a distribuição dos girinos em diferentes níveis. Como se pode observar nesse modelo na Figura 1, alfa diz respeito à guilda que é possível para cada tipo de corpo d'água e gama é a assembléia geral de girinos que irão ocorrer em um ambiente considerando os diferentes tipos de recursos hídricos disponíveis. Assim, a riqueza de espécies de girinos será tão maior quanto maior for a riqueza de diferentes tipos de recursos aquáticos neste ambiente.

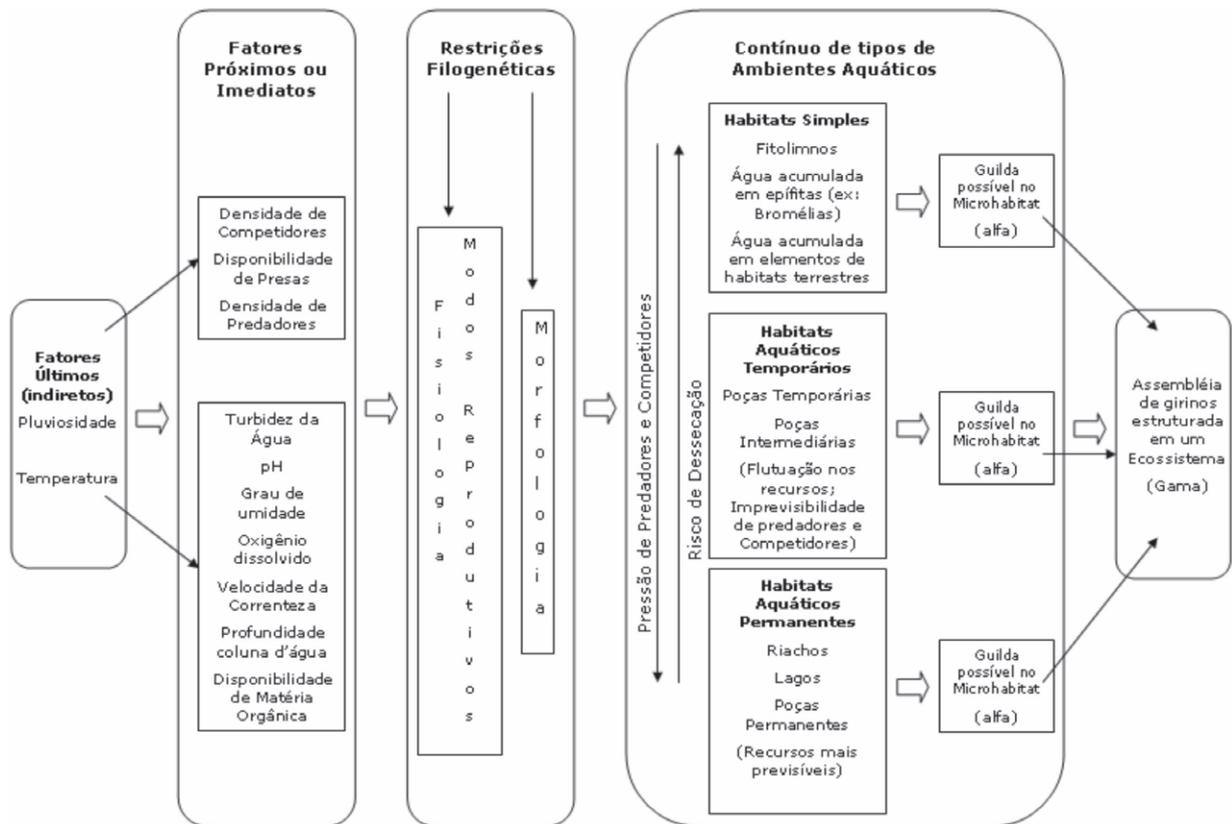


Figura 1. Modelo de fatores intrínsecos e extrínsecos (imediatos e indiretos) afetando o pool de espécies de larvas de anuros ocupando os recursos hídricos de um ambiente.

Figure 1. Schematic model of the intrinsic and extrinsic (direct and indirect) factors affecting the pool of tadpole species found in the watery habitats of a given area.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos a Patrícia Abrunhosa, Rosana Mazzoni e ao revisor anônimo desta revista pela leitura do texto e pelas importantes sugestões. PF e CFDR agradecem a Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ), respectivamente, pela bolsa de doutorado concedida (processo nº E-26/100.286/2007) e pelo apoio do Programa Cientistas do Nosso Estado (processo nº E-26/100.471.2007); CFDR agradece ainda ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo auxílio (processos nº 477715/2006-0 e 307653/2003-0).

REFERÊNCIAS

- ABE, A.S. & NETO, J.R. 1991. Tolerance to high temperatures in tadpoles of *Leptodactylus fuscus* and *Hyla fuscovaria* in temporary ponds (Amphibia, Leptodactylidae, Hylidae). *Zoologische Anzeiger*, 226(5-6): 280-284.
- AICHTINGER, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia*, 71: 583-592.
- ALFORD, R.A. 1986. Habitat use and positional behaviour of anuran larvae in a northern Florida temporary pond. *Copeia*, 1986: 408-423.
- ALFORD, R.A. 1999. Ecology. Pp. 240-278. In: R.W. McDiarmid & R. Altig (eds.). Tadpoles: The biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago. 444p.
- ALTIG, R. & JOHNSTON, G.F. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, 3: 81-109.
- AZEVEDO-RAMOS, C. & MAGNUSSON, W.E. 1999. Tropical tadpole vulnerability to predation: association between laboratory results and prey distribution in an Amazonian savanna. *Copeia*, 1999(1): 58-67.
- AZEVEDO-RAMOS, C.; VAN SLUYS, M.; HERO, J.M. & MAGNUSSON W.E. 1992. Influence of tadpole movement on predation by odonata naiads. *Journal of Herpetology*, 26(3): 335-338.
- BARRETO, L. & MOREIRA, G. 1996. Secional variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in central Brazil. *Journal of Herpetology*, 30(1): 87-92.
- BISHOP, J.E. 1973. *Limnology of a small Malayan river Sungay Gombak*. Hague: Dr. W. Junk.
- BOCKERMANN, W.C.A. 1963. Girinos de anfíbios brasileiros 2 (Amphibia, Salientia). *Revista Brasileira de Biologia*, 23(4): 349-353.
- CARAMASCHI, U. & JIM, J. 1983. Uma nova espécie de *Hyla* do grupo *marmorata* do Nordeste brasileiro (Amphibia,

- Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 43(2): 195-198.
- CARDOSO, A.J.; ANDRADE, G.V. & HADDAD, C.F.B. 1989. Distribuição espacial em uma comunidade de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 49(1): 241-249.
- CARVALHO, A.L. 1937. Notas oecológicas e zoogeográficas sobre vertebrados do nordeste brasileiro. *O Campo*, 12-15.
- CARVALHO, A.L. 1949. Notas sobre os hábitos alimentares de *Dendrophryniscus brevipolicatus* Espada (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 9(2): 223-227
- CEI J.M. 1962. *Batracios de Chile*. Ediciones Universidad de Chile, Santiago, Chile. 128 p.
- CEI, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano (N.S.) Monografia*, 2:1-609.
- CHRISTMAN, S.P. 1974. Geographic variation for salt water tolerance in the frog *Rana sphenocephala*. *Copeia*, 1974: 774-778.
- CRUMP, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, 61: 1-68.
- DUELLMAN, W.E. 1978. The biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publication*, 65: 1-352.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York. 670p.
- DUNSON, W.A. and TRAVIS, J. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*, 138: 1067-1091.
- ECHEVERRÍA, D.D.; FIORITO DE LOPEZ, L.E.; MONTANELLI, S.B.; VACCARO, O.B. & FILIPELLO, A.M. 1987. Consideraciones acerca de las formulas dentarias de las larvas de *Bufo arenarum* Hensel. (Anura: Bufonidae). *Cuadernos de Herpetologia*, 3: 33-39.
- ETEROVICK, P.C. & BARROS, I.S. 2003. Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 439-448.
- ETEROVICK, P.C. & FERNANDES, G.W. 2001. Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, south-eastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? *Journal of Tropical Ecology*, 17: 683-693.
- FARAGHER, S.G. & JAEGER, R.G. 1998. Tadpole bullies: Examining mechanisms of competition in a community of larval anurans. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 144-153.
- FERNÁNDEZ, K. 1926. Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos. (segunda parte). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba*, 29: 271-320.
- FERNÁNDEZ, K. and FERNÁNDEZ, M. 1921. Sobre la biología y reproducción de algunos batracios argentinos. I. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 91: 97-140.
- FORMAS, J. R. & PUGÍM, E. 1978. Tadpoles of *Hylorina sylvatica*, *Eupsoplius vittatus*, and *Bufo rubropunctatus* in southern Chile. *Herpetologica*, 34: 355-358.
- GASCON, C. 1991. Population and community level analyses of species occurrences of Central Amazonian rainforest tadpoles. *Ecology*, 72(5): 1731-1746.
- GASCON, C. 1992. Aquatic predators and tadpole prey in Central Amazonia: field data and experimental manipulations. *Ecology*, 73(3): 971-980.
- GASCON, C. 1995. Tropical larval anuran fitness in the absence of direct effects of predation and competition. *Ecology*, 76: 2222-2229.
- GORDO, M. 1998. *Escolha de microambiente por anfíbios anuros em floresta de terra firme da Amazônia Central*. Manaus. Dissertação de Mestrado – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade do Amazonas. 799p.
- HADDAD, C.F.B. & SAZIMA, I. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi. Pp 188-211. In: L.P.C. Morelato (Org.). História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área florestal no Sudeste do Brasil. Campinas. Editora da Unicamp. 321p.
- HERO J.M. 1991. *Predation, palatability and distribution of tadpoles in the Amazon rainforest*. PhD thesis, Griffith University, Brisbane, Queensland, Australia. 234p.
- HERO, J.M.; MAGNUSSON, W.E.; ROCHA, C.F.D. & CATTERALL, C.P. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the central amazon rain forest. *Biotropica* 33(1): 131-141.
- HEYER. W.R. 1973. Ecological interactions of frog larvae et a seasonal tropical location in Thailand. *Journal of Herpetology*, 7: 337-361
- HEYER, W.R. 1974. Niche measurements of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. *Ecology*, 55: 651-656.
- HEYER, W.R.; MCDIARMID, R.W. & WEIGMANN, D. 1975. Tadpoles. predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 7: 100-111.
- HEYER. W.R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 242: 1-27.
- HEYER, W.R. 1979. Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 301: 1-43.
- HEYER, W.R.; RAND, A.S; CRUZ, C.A.G; PEIXOTO, O.L. & NELSON, C.E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, 31: 231-410.

- HOFF, K.; BLAUSTEIN, A.; MCDIARMID, R. & ALTIG, R. 1999. Behavior. Interactions and their consequences. Pp. 215-239. In: R. W. McDiarmid and R. Altig (eds.). Tadpoles: The biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago. 444p.
- INGER, R.F. 1969. Organization of communities frogs along small rainforest streams in Sarawak. *Journal of Animal Ecology*, 38: 123-148.
- INGER, R.F. 1985. Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana Zool. (N.S.)*, 26: 1-89.
- INGER, R.F.; VORIS, H.K. & FROGNER, K.J. 1986. Organization of a community of tadpoles in rainforest streams in Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 193-205.
- IZECKSOHN, E.; CRUZ, C.A.G. & PEIXOTO, O.L. 1979. Notas sobre o girino de *Proceratophrys boiei* (Wied) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 39(1): 233-236.
- KEHR, A.I. 1997. Stage-frequency and habitat selection of a cohort of *Pseudacris ocularis* tadpoles (Hylidae: Anura) in a Florida temporary pond. *Herpetological Journal*, 7: 103-109.
- KOLLROS, J.J. 1961. Mechanisms of amphibian metamorphosis: hormones. *American Zoologist*, 1: 107-114.
- LANNOO, M.J.; TOWNSEND, D.S. & WASSERSUG, R.J. 1987. Larval life in the leaves: Arboreal tadpoles types with special attention to the morphology, ecology and behavior of the oofagous *Osteopilus bruneus* (Hylidae) larva. *Fieldiana Zoology*, 38: 1-31.
- LAVILLA, E. O. 1984. Larvas de *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) de la provincia de Tucumara (Argentina). *Acta Zoologica Lilloana*, 38: 69-79.
- LESCURE, J. 1981. Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane française. IX Le têtard gatromyzophore d' *Atelopus flavosceras* Duméril et Bibron (Anura, Bufonidae). *Amphibia-Riptilia*, 2: 209-215.
- LOMAN, J. 2002. When crowded tadpoles (*Rana arvalis* and *R. temporaria*) fail to metamorphose early and thus fail to escape drying ponds. *Herpetological Journal*, 12: 21-28.
- LUTZ, A. 1926. Observações sobre batráquios brasileiros. Parte I: O gênero *Leptodactylus* Fitzinger. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 19(2): 139-174.
- LUTZ, A. 1930. Segunda memória sobre espécies brasileiras do gênero *Leptodactylus*, incluindo outras aliadas. Second paper on brasilian and some closely related species of the genus *Leptodactylus*. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 23(1): 1-20.
- LUTZ, B. 1949. A ontogênese dos anfíbios anuros e a evolução terrestre dos vertebrados. *Boletim do Museu Nacional*, 91: 1-10.
- MAGNUSSON, W.E. & HERO, J.M. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, 86: 310-318.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. 1920. Os hylodideos do Museu Paulista. *Revista do Museu Paulista*, 13: 825-846.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. 1923. Observações sobre algumas fases evolutivas de *Ceratophrys* e *Stomus*. *Arquivos do Museu Nacional*, 24: 201-205.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. 1926. Notas para servirem ao estudo dos gymnobatrachios (Anura) brasileiros. *Arquivos do Museu Nacional*, 27: 1-227.
- MOREIRA, G. & LIMA, A.P. 1991. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazonia. *Herpetologica*, 47: 295-300.
- MORIN, P.J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs*, 53: 119-138.
- NOBLE, G.K. 1926. The hatching process of *Alytes*, *Eleutherodactylus* and other amphibians. *American Museum Novitates*, 229: 1-7.
- NOBLE, G.K. 1927. The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 30: 31-128.
- ODENDAAL, F.J.; BULL, C.M. & NIAS, R.C. 1982. Habitat selection in tadpoles of *Ranidella signifera* and *R. riparia* (Anura: Leptodactylidae). *Oecologia*, 52: 411-414.
- ORTON, G.L. 1953. The systematic of vertebrates larvae. *Systematic Zoology*, 2: 63-75.
- ORTON, G.L. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. *Systematic Zoology*, 6: 79-86.
- OSBORNE, P.L. & MACLACHLAN, A.J. 1985. The effect of tadpoles on algal growth in temporary, rain-filled rock pools. *Freshwater Biology*, 15: 77-87.
- PATTERSON, J.W. & MACLACHLAN, A.J. 1989. Larval habitat duration and size at metamorphosis in frogs. *Hydrobiologia*, 171: 121-126.
- PEIXOTO, O.L. 1982. Duas novas espécies de *Crossodactylus* de Santa Tereza, Estado do Espírito Santo (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 42(3): 619-626.
- PEREIRA, E.G. & NASCIMENTO, L.B. 2004. Descrição da vocalização e do girino de *Pseudopaludicola mineira* Lobo, 1994 com notas sobre a morfologia de adultos (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 62(3): 233-240.
- POLIS, G. A. 1984. Age structure component of niche width and intraspecific resource partitioning: Can age groups function as ecological species? *The American Naturalist*, 123: 541-564.

- POMBAL Jr., J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57(4): 583-594.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- ROCHA, C.F.D.; VAN SLUYS, M.; BERGALLO, H.G. & ALVES, M.A.S. 2002. Microhabitat use and orientation to water flow direction by tadpoles of the leptodactylid frog *Thoropa miliaris* in southeastern Brazil. *Journal of Herpetology*, 36(1): 98-100.
- RÖSEL VON ROSENHOF, A.J. 1753 – 1758. *Historia naturalis Ranarum nostratium*. Nürenberg. 115p.
- ROSSA-FERES, D.C. & JIM, J. 1996. Distribuição espacial em comunidades de girinos em Botucatu, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2): 309-316.
- ROSSA-FERES, D.C. & NOMURA, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 6(1): 1-26.
- RUIBAL, R. 1955. A study of altitudinal races in *Rana pipiens*. *Evolution*, 9: 322-338.
- SAVAGE, R.M. 1952. Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 122: 467-514.
- SCHIESARI, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology*, 51: 412-423.
- SCHIESARI, L.; PEACOR, S.D. & WERNER, E.E. 2006. The growth-mortality tradeoff: evidence from anuran larvae and consequences for species distributions. *Oecologia*, 149: 194-202.
- SCOTT BIRABÉN, M.T. & FERNÁNDEZ MARCINOWSKI, K. 1921. Variaciones locales de caracteres específicos em larvas de anfíbios. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 92: 129-144.
- SMITH-GILL, S.J. & BERVEN, K.A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist*, 113: 563-585.
- SOKOL, O.M. 1975. The phylogeny of anuran larvae: A new look. *Copeia*, 1975: 1-23.
- STARRETT, P.H. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. Pp. 251-271. In: J. L. Vial (ed.). *Evolutionary biology of amphibians*. Contemporary research on major problems. Columbia: University of Missouri Press. ???p.
- ULTSCH, G.R.; BRADFORD, D.F. & FREDA, J. 1999. Physiology. Coping with the environment. Pp. 189-214. In: R.W. McDiarmid and R. Altig (eds.). *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago. 444p.
- VIZOTTO, L.D. 1967. Desenvolvimento de anuros da região norte-ocidental do Estado de São Paulo. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras*, (número especial): 1-165.
- WARNER, S.C.; TRAVIS, J. & DUNSON, W.A. 1993. Effect of pH variation on interspecific competition between two species of hylid tadpoles. *Ecology*, 74: 183-194.
- WASSERSUG, R.J. 1974. Evolution of anuran life cycles. *Science*, 185: 377-378.
- WASSERSUG, R.J. 1975. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *American Zoologist*, 15: 405-417.
- WASSERSUG, R.J. 1976. The identification of leopard frog tadpoles. *Copeia*, 1976: 413-414.
- WASSERSUG, R.J. 1980. Internal oral features of larvae from eight anuran families: Functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *University of Kansas Museum of Natural History - Miscellaneous Publication*, 68: 1-146.
- WASSERSUG, R.J. & HOFF, K. 1985. The kinematics of swimming in anuran larvae. *Journal of Experimental Biology*, 119: 1-30.
- WERNER, E.F. & GILLIAM, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in a size-structured population. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 393-425.
- WILBUR, H.M. 1972. Competition, predation and the structure of the *Ambystoma-Rana sylvatica* community. *Ecology*, 53: 3-21.
- WILBUR, H.M. 1987. Regulation of structure in complex systems: Experimental temporary pond Communities. *Ecology*, 68: 1437-1452.
- WILBUR, H.M. & COLLINS, J.P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182: 1305-1314.
- ZIMMERMAN, B.L. & SIMBERLOFF, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *Journal of Biogeography*, 23: 27-46.
- ZWEIMÜLLER, I. 1995. Microhabitat use by two small benthic stream fish in a second order stream. *Hydrobiologia*, 303: 125-137.

Submetido em 11/11/2008.

Aceito em 03/12/2008.