

PETERSON TREVISAN LEIVAS

NICHO TRÓFICO E BIOLOGIA REPRODUTIVA DA ESPÉCIE INVASORA
LITHOBATES CATESBEIANUS (SHAW, 1802) (AMPHIBIA: ANURA) EM
AMBIENTES NATURAIS

Dissertação apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
como requisito parcial para obtenção do
grau de Mestre em Ecologia e Conservação,
Setor de Ciências Biológicas, Universidade
Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Mauricio O. Moura
Co-Orientador: Dr. Luís Fernando Fávoro

CURITIBA, 2010

“A mente que se abre a uma nova idéia
jamais voltará ao seu tamanho original.”

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

Agradeço o Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação e os seus professores pelo apoio intelectual e estrutural, que propiciaram meu conhecimento teórico e prático em ecologia.

Gostaria de agradecer meus orientadores e amigos Prof. Dr. Maurício O. Moura e Prof. Dr. Luís Fernando Fávaro, pois acreditaram em meu potencial e não mediram esforços para a realização deste trabalho, sempre contribuindo com conhecimento e estímulos para minha formação pessoal e profissional.

A CAPES pela bolsa durante o período do curso.

Agradeço os proprietários das propriedades rurais que amostrai, “Kiko”, “Mano” e “Seu Sebastião”, que em sua humilde casa sempre tinha uma surpresa!

Agradeço os colegas de laboratório Elton, Tais, Fernanda, Cris e Amandinha pelas boas conversas, trocas de experiências e favores!

Aos meus colegas de pós graduação que se transformaram em amigos.

Gostaria de agradecer meus amigos Geovane, Maurício e meu irmão Fernando pela ajuda em campo, noites longas e frias.... e a velha frase “...SAPOLOGO, um loco atrás de sapo!”

Gostaria de agradecer em especial minha família, João Carlos Pujol Leivas, Gema A. T. Leivas e Fernando W. T. Leivas pelo apoio emocional e estímulo para alcançar um sonho!

Em especial agradeço minha namorada Karime, pelo apoio, paciência e por sempre estar ao meu lado.

Gostaria de agradecer a Deus por ter me concedido oportunidade e saúde de vivenciar e alcançar essa meta em minha vida.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	x
PREFÁCIO.....	xii
CAPÍTULO I.....	xxiv
CAPÍTULO II.....	xxvii
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	67

CAPÍTULO I - Nicho trófico de *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura): Efeitos da estação, sexo e tamanho

RESUMO.....	xxv
ABSTRACT	xxvi
INTRODUÇÃO.....	1
MATERIAL E MÉTODOS.....	4
Área de estudo	4
Amostragem	7
Procedimento laboratorial.....	8
Análise dos dados	9
RESULTADOS.....	12
DISCUSSÃO	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28

CAPÍTULO II - Padrão reprodutivo da espécie invasora *Lithobates catesbeianus*

(Amphibia:Anura)

RESUMO	xxviii
ABSTRACT	xxix
INTRODUÇÃO	36
MATERIAL E MÉTODOS	40
Área de estudo	40
Amostragem	41
Procedimento laboratorial.....	42
Análise dos dados	42
RESULTADOS	45
DISCUSSÃO	55
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

LISTA DE FIGURAS - PREFÁCIO

Figura 1: Exemplar adulto de <i>L. catesbeianus</i> em vida livre no município de Campina Grande do Sul, Paraná.....	xvii
---	------

LISTA DE FIGURAS - CAPÍTULO I

- Figura 1.** Mapa de localização da área de estudo mostrando em destaque (laranja) os municípios de Quatro Barras, Campina Grande do Sul e Bocaiúva do Sul e em vermelho os pontos amostrados em cada município do Estado do Paraná..... 5
- Figura 2.** Dados de precipitação acumulada do mês (barras) e temperatura média mensal (pontos) durante as estações do ano de junho de 2008 a maio de 2009. Inverno (barras cinza), primavera (barras brancas), verão (barras pretas) outono (barras preta com branco) nas áreas mostradas.6
- Figura 3.** Exemplo de ambiente amostrado no município de Campina Grande do Sul, no Estado do Paraná, observa-se a presença de borda com vegetação arbórea e macrófitas no interior da lagoa..... 7
- Figura 4.** Porcentagem de ocorrência dos itens alimentares em cada grupo taxonômico presente na dieta de machos adultos (barras pretas) e fêmeas adultas (barras cinzas) de *L. catesbeianus* entre os meses de julho de 2008 a maio de 2009..... 16
- Figura 5.** Porcentagem de ocorrência e número de itens (acima das barras) de cada grupo taxonômico entre as estações do ano presente na dieta de exemplares adultos de *L. catesbeianus*. Inverno (preto com branco), primavera (branco), verão (preto) e outono (cinza).....18
- Figura 6.** Variação ontogenética da amplitude de nicho trófico (Shannon-Weiner) e intervalo de confiança para adultos e jovens durante as estações climáticas entre os meses de julho de 2008 e maio de 2009..... 19
- Figura 7.** Variação temporal na amplitude de nicho trófico (Shannon-Weiner) e intervalos de confiança para adultos de *L. catesbeianus* como um todo (círculos), fêmeas (estrela) e machos (triângulo) entre os meses de julho de 2008 e maio de 2009.....20

LISTA DE FIGURAS - CAPÍTULO II

- Figura 1.** Mapa de localização da área de estudo mostrando em destaque (laranja) os municípios de Quatro Barras, Campina Grande do Sul e Bocaiúva do Sul e em vermelho os pontos amostrados em cada município do Estado do Paraná.....40 (ver página 5)
- Figura 2.** Dados de precipitação acumulada do mês (barras) e temperatura média mensal (pontos) durante as estações do ano de junho de 2008 a maio de 2009. Inverno (barras cinza), primavera (barras brancas), verão (barras pretas) outono (barras preta com branco) nas áreas mostradas.....40 (ver página 6)
- Figura 3.** Exemplo de ambiente amostrado no município de Campina Grande do Sul, no Estado do Paraná, observa-se a presença de borda com vegetação arbórea e macrófitas no interior da lagoa.....41(ver página 7)
- Figura 4.** Cortes histológicos de gônadas femininas de *L. catesbeianus* e em detalhe os folículos ovarianos nas diferentes fases de desenvolvimento: fase II (FII), fase III (FIII) e fase IV (FIV). A - ovário imaturo escala 80 µm; B e C - ovário em maturação escala 80 µm; D e E- ovário maduro escala 188 µm e 80 µm; F e G - ovário semidesovado, escala 80 µm e 20 µm; H - ovário desovado escala 80 µm. As setas indicam folículos vazios. Coloração HE.....47
- Figura 5.** Cortes histológicos de gônadas masculinas de *L. catesbeianus* e em detalhe células germinativas masculinas (SC espermatócito, ST espermátides e SZ espermatozóide). A e B - testículo em maturação escala 80 µm e 20 µm; C e D - testículo maduro, escala 80 µm e 20 µm; E - testículo esvaziando, escala 80 µm. Coloração HE..... 48
- Figura 6.** Valores de IGS individuais (A) e valores de IGS médios mensais (B) para fêmeas de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009..... 49
- Figura 7.** Valores de IGS individuais (A) e valores de IGS médios mensais (B) para machos de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009.....50
- Figura 8.** Distribuição mensal da frequência percentual dos estágios de desenvolvimento gonadal (barras) e número de exemplares (acima das barras) para as fêmeas de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009. Estádios: I (imaturo), EM (em maturação), M (maduro), SD (semidesovado) e D (desovado).....51
- Figura 9.** Distribuição mensal da frequência percentual dos estágios de desenvolvimento testicular (barras) e número de exemplares (acima das barras) para machos de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009. Estádios: EM (em maturação), M (maduro) e D (desovado).....52
- Figura 10.** Curva de estimativa de primeira maturação para fêmeas de *L. catesbeianus*, em ambientes naturais, entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009.....54
- Figura 11.** Frequência sazonal de jovens e adultos de *L. catesneianus*, para sexos agrupados amostrados durante os meses de junho de 2008 e maio de 2009.....54

LISTA DE TABELAS - CAPÍTULO I

- Tabela 1.** Proporção sexual de *L. catesbeianus* entre as estações do período de junho de 2008 a maio de 2009. Valores significativos $p > 3,84^*$13
- Tabela 2.** Valores do coeficiente de regressão linear (r^2) e da probabilidade associada com a hipótese nula (P) obtidos através das análises da abundância e riqueza dos itens presentes na dieta de *L. catesbeianus*, considerando todos exemplares amostrados (presas invertebrados e vertebrados). CRC (comprimento total), MC (massa corporal), LB (largura da mandíbula), ME (massa do estômago) e VE (volume do estômago). Valores significativos $p \leq 0,05$ são indicados por um asterisco (*)..... 14
- Tabela 3.** Tipos de presas encontradas na dieta de *L. catesbeianus* nos municípios de Campina Grande do Sul, Quatro Barras e Bocaiúva do Sul, Paraná. GRUPO = grandes grupos de itens na dieta; ORDEM/CLASSE e FAMÍLIA/ESPÉCIE = identificação mais refinada dos itens presas dentro de cada grande grupo; NE = número de estômagos que cada item ocorreu; POG = porcentagem de ocorrência dos grandes grupos na dieta; POE = porcentagem de ocorrência das classes ou ordens em cada grande grupo.....15
- Tabela 4.** Valores do coeficiente de correlação de Spearman (ρ) e da probabilidade associada com a hipótese nula (p) obtidos através das análises entre a PO de vertebrados na dieta de machos e fêmeas adultas de *L. catesbeianus* com as variáveis ambientais. Valores significativos ($p \leq 0,05$) são indicados por um asterisco (*).....17
- Tabela 5.** Porcentagem de ocorrência (PO %) e número (n) de de anfíbios girinos e pós metamórficos predados por *L. catesbeianus* durante as estações do ano, entre junho de 2008 e maio de 2008.....18
- Tabela 6:** Variação temporal nos valores de sobreposição de nicho trófico entre machos e fêmeas de *L. catesbeianus* entre junho/08 e maio/09.....21

LISTA DE TABELAS - CAPÍTULO II

Tabela 1. Variação temporal na razão sexual de machos e fêmeas de *L. catesbeianus* durante o período amostrado. Os valores do teste de qui quadrado que possuem um asterisco (*) indicam os meses em que a hipótese nula da igualdade de captura entre os sexos foi rejeitada..... 45

Tabela 2. Escala de maturidade sexual para fêmeas e machos de *L. catesbeianus*, baseada nas características microscópicas das gônadas sexuais (ovários e testículos). Adaptado segundo Costa et al., 1998 a e b..... 46

Tabela 3. Valores do coeficiente de correlação de Spearman (ρ) e da probabilidade associada com a hipótese nula (P) entre a frequência de indivíduos (machos e fêmeas) nos estágios de maturação e as variáveis ambientais precipitação acumulada mensal (mm) e temperatura média mensal ($^{\circ}\text{C}$). Valores significativos ($p \leq 0,05$) são indicados por um asterisco (*)...... 53

PREFÁCIO

A distribuição geográfica das espécies é ligada a processos biogeográficos e históricos em diversas escalas (local, regional e global) e a mecanismos de dispersão (Rahel, 2000). No entanto, nas últimas décadas, os padrões de distribuição das espécies não foram influenciados apenas por esses fatores naturais, passando o homem a ter uma forte ação nesse processo (Perry e Vanderklein, 1996) tanto através de alterações diretas, como a introdução de espécies, como indiretas, através da modificação de hábitat e de clima.

A translocação de espécies por ação humana teve início com os primeiros processos de colonização e migração humana há cerca de 100 mil anos (McNeely, 2001) e tem se intensificado a partir da revolução industrial, com o desenvolvimento de tecnologias e meios de transportes que permitiram maior “conectividade entre os povos” (Coblentz, 1990). Essa movimentação e introdução de espécies ocorrem de forma acidental ou intencional que, na maioria das vezes, tem como finalidade a produção de alimentos, controle de pragas ou produção de matéria prima (Zalba, 2006; Vitule, 2009).

As espécies que sofreram essa ação de movimentação e atualmente ocorrem em ambientes diferentes de sua distribuição geográfica natural por ação humana (intencional ou acidental) são denominadas espécies exóticas (MMA, 2006; FAO 2009). Após o processo inicial de introdução, uma espécie exótica pode superar as resistências ecológicas do ambiente invadido, estabelecendo populações. No geral, as pressões (filtros) impostas a espécies exóticas na nova área de distribuição estão relacionadas às características do ambiente (filtros abióticos) e das comunidades presentes na área (filtros bióticos). Dentre esses filtros podemos citar: as interações bióticas dentro da comunidade (predação, competição e parasitismo) (Settle e Wilson, 1990; Torchin et al.,

2003) e fatores abióticos como (disponibilidade de recursos alimentares, hábitat e climáticos (Petren e Case, 1996; Davis, 2000; Jefferies, 2000).

Além do grau de resistência das comunidades autóctones, outro fator predominante para estabelecimento de uma espécie exótica são seus atributos biológicos, como potencial reprodutivo, taxa de crescimento e nicho em suas diferentes dimensões (Wootton, 1998; Kolar e Lodge, 2001; Sakai et al., 2001; MacDougall et al., 2009), já que determinam a capacidade de resposta as pressões. Do total de espécies introduzidas, aproximadamente 10% superam esses filtros e possuem atributos biológicos que permitem o estabelecimento no ambiente que foi introduzida, passando a ser considerada uma espécie invasora (IUCN, 2009; Espinola e Junior, 2007).

As espécies invasoras representam um dos maiores problemas sócio ambientais para a maioria das nações, uma vez que causam problemas a saúde pública, danos econômicos (produção agrícola, pecuária e programas de erradicação/controle) (McNeely et al., 2001) e para o meio ambiente, sendo consideradas uma das principais causas de perda de biodiversidade no planeta (Moyle e Williams, 1990; Vitousek et al., 1997; MMA, 2006). Os impactos das espécies invasoras nos sistemas biológicos compreendem efeitos diretos e indiretos (White et al., 2006). Os efeitos diretos incluem o declínio e deslocamento de espécies nativas por predação (Gamradt et al., 1997; Knapp e Matthews, 2000; Wu et al., 2005) e as subseqüentes alterações na estrutura trófica das comunidades autóctones (Holland, 1993; Nicholls e Hopkins, 1993; Phillips et al., 2003). Já os efeitos indiretos são relacionados com a transmissão de patógenos para as comunidades nativas (Daszak et al., 2003) e interações de natureza competitiva (Petrén e Case, 1996; Kupferberg, 1997; D'amore et al., 2009).

Entre os grupos de animais afetados pelas espécies invasoras encontram-se os anuros, que atualmente já sofrem declínio mundial de suas populações, atribuído a

fatores como destruição de hábitat, mudanças climáticas, efeito estufa, entre outros (Alford e Richards, 1999; Garner et al., 2006). Por serem organismos sensíveis a diversos tipos de perturbação, os efeitos das espécies invasoras sobre os anfíbios podem tornar-se mais drásticos e de detecção mais difícil, tanto pelas características da história de vida (ciclo de vida complexo) quanto pela escassez de estudos de dinâmica de populações e de comunidades, que permitiriam balizar estes efeitos.

Entre as espécies invasoras, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Figura 1), é considerada como uma das 100 espécies com maior potencial invasor do mundo (Lowe et al., 2004) e uma ameaça para a anurofauna. Diversos estudos indicam que a presença de *L. catesbeianus*, em seus diferentes estágios ontogenéticos, pode afetar negativamente populações nativas de anuros através de atividade predatória, de competição por sobreposição de nicho espacial e alimentar (Stumpel, 1992; Kiesecker e Blaustein, 1998; Lawer et al., 1999; Batista, 2002; Kats e Ferrer, 2003; Pearl et al., 2004), além de ser vetor do fungo *Batrachochytrium dendrobatidis*, causador da quitridiomiose, doença apontada atualmente como uma das principais causadoras do declínio populacional de anuros em várias partes do mundo (Berger et al., 1998; Longcore et al., 1999; Toledo et al., 2006; Schloegel et al., 2009).

Lithobates catesbeianus é uma espécie de rã de grande porte, pertencente a ordem Anura e família Ranidae, popularmente denominada de “Rã touro” ou “Bullfrog”. Em sua distribuição natural a espécie ocorre no Canadá, parte dos EUA (leste e centro sul) e na porção norte o México (Frost, 1985; Giovanelli et al., 2008), mas atualmente sua presença é registrada em mais de 40 países (Ficetola et al., 2007). Nos ambientes onde é nativa, *L. catesbeianus* habita poças permanentes, apresenta coloração esverdeada em seu dorso e branca no ventre, possui tamanho dos adultos variando entre 8 e 20 cm comprimento rostro-cloacal (CRC) e tem longevidade entre 10

e 16 anos (Bury e Whelan, 1984). Em geral a espécie tem dimorfismo sexual em relação ao comprimento (CRC), sendo que em geral as fêmeas são maiores do que os machos. Outros caracteres dimórficos incluem o tamanho da membrana timpânica, que nos machos é cerca de 50% maior que das fêmeas, e a coloração da região gular que nos machos é amarelada (Ryan, 1980; Shofner e Feng, 1981).

Na área de distribuição original, *L. catesbeianus* possui atividade predominantemente noturna onde, durante o período reprodutivo (abril/maio a junho/julho), estimulados por fatores ambientais, principalmente temperatura e precipitação (Ryan, 1980), os machos iniciam a atividade de vocalização em coros ao longo desses meses. O comportamento reprodutivo da espécie é marcado pela atividade de vocalização dos machos, presença de machos territorialistas (território com tamanho variando de 4 a 25 m de raio) (Emlen, 1976; Ryan, 1980) e intensa movimentação de fêmeas durante o período reprodutivo onde, após a seleção do macho, ocorre o amplexo e a postura dos ovos no território do macho elegido (Wiewandt, 1969; Howard, 1978; Ryan, 1980). A postura pode ocorrer uma ou duas vezes em um ciclo reprodutivo, trabalhos indicam que a desova em ambiente natural tem massa média de 3.208 cm³ e contém aproximadamente 7.360 ovos (Emlen, 1977; Ryan, 1980; Govindarajulu et al., 2006), podendo esse número chegar a 47.870 ovos (McAuliffe, 1978).

Com relação a dieta, *L. catesbeianus* é um predador generalista de conveniência (Toledo et al., 2007), consumindo invertebrados e vertebrados, como morcegos, tartarugas e roedores no ambiente onde é nativa (Korschgen e Baskett, 1963; Lee, 1969; Bury e Whelan, 1984; Graham, 1984; Kats e Ferrer, 2003).

No Brasil, *L. catesbeianus* foi introduzida no ano de 1935 por Cryll Harison, que iniciou o cultivo em ranários na baixada fluminense, Estado do Rio de Janeiro (Vizzoto, 1984). A introdução dessa espécie no Brasil, como em outros países, foi consequência

do apelo comercial no setor alimentício e na produção de artigos em couro, e setor da indústria farmacêutica (Wekerlin Filho, 1998). No entanto, devido a ausência de conhecimento da biologia e das formas de manejo da espécie em cativeiro, que influenciam a lucratividade e a construção dos criadouros (Vizotto, 1984), indivíduos de *L. catesbeianus* foram liberados em ambiente natural. No entanto, os primeiros registros da espécie em ambiente natural foram realizados em 1988 nos municípios de Suzano e Ribeirão Pires, Estado de São Paulo (Guix, 1990), sendo que atualmente, ocorre em outros estados brasileiros como Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais e Rio de Janeiro (Giovanelli et al., 2008).

No Brasil, apenas três estudos da biologia da espécie foram realizados com populações de *L. catesbeianus* em vida livre sendo eles no estado de Rio Grande do Sul (Boelter e Cechin, 2007; Kaefer et al., 2007) e no estado de Minas Gerais (Silva et al., 2009). Dentro deste contexto, KAEFER et al. (2007) estudaram a biologia reprodutiva de *L. catesbeianus* indicando que esta espécie é potencialmente reprodutiva ao longo de todo o ano embora, apresente atividade mais intensa nas estações de primavera e verão na região sul do Brasil. Já, BOELTER e CECHIN (2007) e SILVA et al. (2009) identificaram a atividade predatória de *L. catesbeianus* sobre a anurofauna nativa do sul do Brasil através de análise de conteúdo estomacal. Certamente, em ambientes naturais no Brasil, a interferência de *L. catesbeianus* na comunidade nativa não está restrita somente à predação, mas também à influências sobre outros eixos de nicho, como nicho alimentar e espacial. Neste sentido, BATISTA (2002) descreve que após a introdução de *L. catesbeianus*, duas espécies nativas, *Leptodactylus latrans* (Steffen, 1815) e *L. labyrinthicus* (Spix, 1924), consideradas abundantes anteriormente no local amostrado no estado de Goiás, desapareceram da comunidade. Da mesma forma, estudos em locais

onde a espécie é introduzida na América do Norte indicam um possível declínio das populações de anuros nativos (Lawer et al.,1999).

De uma maneira geral, os processos de invasão biológica só são compreendidos através da decomposição dos aspectos populacionais e de interações interespecíficas. Assim, o presente estudo tem como objetivos gerais determinar características do nicho trófico e da reprodução de *L. catesbeianus* como forma de compreender a dinâmica desta espécie em comunidades naturais onde é invasora.



Figura 1: Exemplar adulto de *L. catesbeianus* em vida livre no município de Campina Grande do Sul, Paraná.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alford R.A., e S.J. Richards. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ecology* 30: 133–165.
- Batista C.G. 2002. *Rana catesbeianus* (bullfrog). Effects on native anuran community. *Herpetology* 33: 131.
- Boelter, R.A., e S.Z. Cechin. 2007. Impact of the bullfrog diet (*Lithobates catesbeianus* Anura, Ranidae) on native fauna: case study from the region of Agudo-RS-Brazil. *Natureza & Conservação* 5(2): 115-123.
- Bury, B.R., e J.A. Whelan. 1984. Ecology and management of the bullfrog. Fish and Wildlife Service, Washington.
- Coblentz B.E. 1990. Exotic organisms: A dilemma for conservation biology. *Conservation Biology* 4:261-265.
- Daszak, P., A. Cunningham, e A.D. Hyatt. 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distribution* 9: 141-50.
- Davis, M.A., J.P. Grime, e L. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534.
- Emlen, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 283-313.
- Emlen, S.T. 1977. "Double clutching" and its possible significance in the bullfrog. *Copeia* 4: 749-751.
- Espínola, L.A., e H.F.Júlio. 2007. Espécies invasoras: conceitos, modelos e atributos. *Interciência* 32 (9): 580-585.
- FAO, 2009. Food and Agriculture Organization of The United Nations. Disponível em <http://www.fao.org/>. Acesso em: setembro de 2009.

- Ficetola, G. F., W. Thuiller, e C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species-the American bullfrog. *Diversity and Distribution* 13: 476-485.
- Frost, D.R. 1985. *Amphibian Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference*. Allen Press, Lawrence.
- Gamradt, S.C., e L.B., Kats. 1996 Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology* 10: 1155-1162.
- Garner, T.W.J., M.W. Perkins, P. Govindarajulu, D. Seglie, S. Walker, A.A. Cunningham, e M.C. Fisher. 2006. The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letter* 2: 455–459.
- Giovanelli, J.G.R., C.F.B. Haddad, e J. Alexandrino. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions* 10: 585-590.
- Govindarajulu, P., W.M.S. Price, e B.R. Anholt. 2006. Introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in Western Canada: Has Their Ecology Diverged? *Journal of Herpetology* 40(2): 249-260.
- Guix J.C. 1990. Introdução e colonização de *Rana catesbeiana* (Shaw,1802) em um pequeno vale no Município de Suzano (SP), Sudoeste do Brasil. *Grupo Estudos Ecologicos* 2: 32-34.
- Holland, R.E. 1993. Changes in planktonic diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island area, Western Lake Erie, since the establishment of the zebra mussel. *Journal of Great Lakes Research* 19: 617-624.
- Howard, R.D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.
- Jefferies, R.L. 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food web dynamics. *Trends Ecology Evolution* 15: 19-22.

- Kaefer, I.L., R.A. Boelter, e S.Z. Cechin. 2007. Reproductive biology of the invasive bullfrog *Lithobates catesbeianus* in southern Brazil. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board 44: 435-444.
- Kats, L.B., e R.P. Ferrer. 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. Diversity Distribution 9: 99-110.
- Kiesecker, J.M., e A.R. Blaustein. 1998. Effects of introduced bullfrog and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). Conservation Biology 12: 776-787.
- Knapp, R.A., e K.R. Matthews. 2000. Non-native fish introductions and the decline of the mountain yellow-legged frog from within protected areas. Conservation Biology 14: 428-438.
- Kolar, C.S., e D.M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology Evoution 16: 199-204.
- Korschgen, L., e T. Baskett. 1963. Foods of impoundment and stream dwelling bullfrogs in Missouri. Herpetologica 19: 89-99.
- Kupferberg, S.J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) Invasion of a California river: the role of competition. Ecology 78: 1736-1751.
- Lawler S.P., D. Dritz, T. Strange, e M. Holyoak. 1999. Effects of introduced mosquito fish and bullfrog on the threatened California red-legged frog. Conservation Biology 13: 613-22.
- Lee, D.S. 1969. Notes on the feeding behavior of the cave-dwelling bullfrogs. Herpetologica 25: 211-212.
- Longcore, J.E., A.P. Pessier, e D.K. Nichols. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* a chytrid pathogenic to amphibians. Mycologia 91(2): 219-227.
- Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, e M. De Poorter. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species - A selection from the Global Invasive Species Database. The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

- MacDougall, A.S., G.B. Jonathan, e M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609–615.
- McAuliffe, J. R. 1978. Biological survey and management of sport-hunted bullfrog populations in Nebraska. Lincoln: Nebraska Game Parks Com., Rept.
- McNeely, J.A., H.A. Mooney, L.E. Neville, P.J. Schei, e J.K. Waage. 2001. A global strategy on invasive alien species. IUCN, Gland, Switzerland.
- Ministério do Meio Ambiente (MMA). 2006. Espécies Exóticas Invasoras: Secretaria de Biodiversidade e Florestas Situação Brasileira, Brasília.
- Moyle P.B., e J.E. Willams. 1990. Biodiversity loss in the temperate zone: decline of the native fish fauna of California. *Conservation Biology* 4: 275-84.
- Nicholls, K.H., e G.J. Hopkins. 1993. Recent changes in Lake Erie (North Shore) phytoplankton: cumulative impacts of phosphorus loading reductions and the zebra mussel introduction. *Journal of Great Lakes Research* 19: 637-647.
- Pearl, C.A., M.J. Adams, R.B. Bury, e B. McCreary. 2004. Asymmetrical effects of introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) on native ranid frogs in Oregon. *Copeia* 11-20.
- Perry J. e E. Vanderklein. 1996. *Water quality: Management of a natural resource*. Biddeford, Blackwell Science, Inc. 639 p.
- Petren K., e T.J. Case. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77: 118-32.
- Phillips, B. L., G. P. Brown, e R. Shine. 2003. Assessing the potential impact of cane toads on Australian snakes. *Conservation Biology* 17: 1738-1747.
- Rahel F.J. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288: 854-856.
- Ryan, M.J. 1980. The reproductive behavior of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Copeia*, (1): 108-114.

- Sakai, A.K., F.W. Allendorf, J.S. Holt, D.M. Lodge, J. Molofsky, e K.A. With. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Schloegel, L. M., A. M. Picco, A. M. Kilpatrick, A. J. Davies, A. D. Hyatt, e P. Daszak. 2009. Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation* 142: 1420-1426.
- Settle, W.H., e L.T. Wilson. 1990. Invasion by the Variegated Leafhopper and Biotic Interactions: Parasitism, Competition, and Apparent Competition. *Ecology* 71(4): 1461-1470.
- Silva, E.T., E.P. Reis, R.E. Feio, e O.P.R. Filho. 2009. Diet of the invasive frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: ranidae) in Viçosa, Estado de Minas Gerais, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 4(3): 286-294.
- Shofner, W.P. e A.S. Feng. 1981. Post-metamorphic development of the frequency selectivities and sensitivities of the peripheral auditory system of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Journal of Experimental Biology* 93: 181-196.
- Stumpel, A.H.P. 1992. Successful reproduction of introduced bullfrogs, *Rana catesbeiana*, in northwestern Europe: a potential threat to indigenous amphibians. *Biological Conservation* 60: 61-62.
- Toledo, L.F., F.B. Britto, O.G.S. Araújo, L.M.O. Giasson, e C.F.B. Haddad. 2006. The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology* 1(3): 185-191.
- Torchin, M.E., K.D. Lafferty, A.P. Dobson, V.J. McKenzie, e A.M. Kuris. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.
- Vitousek, P.M., C.M., D'antonio, L.L. Loope, M. Réjmanek, e R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal Ecology* 21(1): 1-16.

Vitule, J.R.S. 2009. Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. *Neotropical Biology and Conservation* 4(2): 111-122.

Vizotto, L.D. 1984. Ranicultura. *Ciencia Cultura* 36: 42-5.

Zalba, S.M. 2006. Introdução às Invasões Biológicas - Conceitos e Definições. In: Brand, K. et al. América do Sul invadida. A crescente ameaça das espécies exóticas.

Ziller, S.R. 2000. A Estepe Gramíneo-lenhosa no segundo planalto do Paraná: diagnostico ambiental com enfoque á contaminação biológica. Dados não publicados Tese de doutoramento, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná.

Wekerlin, D.F. 1988. Métodos para a alimentação e desenvolvimento da *Rana catesbeiana* nas diferentes fases em regiões quentes e frias no Brasil. Dados não publicados, Monografia de especialização, Pontifícia Universidade Católica do Paraná, Curitiba.

Wiewandt, T.A. 1969. Vocalization, Aggressive Behavior, and Territoriality in the Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia* 2: 276-285.

White, E.M., J.C. Wilson, e A.R. Clarke. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12: 443-455.

Wootton, R.J. 1998. Ecology of teleost fishes. Second edition. Kluwer Academic Publishers. 386 pp.

Wu, Z., Y. Li, Y. Wang, e Adams M.J. 2005. Diet in introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*): Predation on and diet overlap with native frogs on Daishan Island, China. *Journal of Herpetology* 39: 668-674.

CAPÍTULO I

Nicho trófico de *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura): efeitos da estação, sexo e tamanho

RESUMO

A Rã-Touro (*Lithobates catesbeianus*) é uma espécie invasora de anuro no Brasil e outros países, e pode interferir na dinâmica de comunidades e populações nativas de anuros. No entanto, os mecanismos que permitiram o estabelecimento dessa espécie não são conhecidos. Considerando que a amplitude de nicho trófico, em conjunto com outros fatores, favorecem a invasão, o trabalho teve o objetivo de determinar a amplitude do nicho trófico de *L. catesbeianus*. Foram realizadas coletas mensais de junho de 2008 a maio de 2009 em três pontos no estado do Paraná, foram coletados 104 fêmeas e 77 machos. No laboratório foi realizada a biometria dos exemplares, determinado o sexo, e estimado o volume do estômago e do seu conteúdo. Os itens presas foram agrupadas em oito categorias e determinada a FO e PO% dos itens na dieta e ocorrência sazonal. Foi estimada a amplitude de nicho trófico para jovens e adultos, para a população e entre os sexos sazonalmente. Testamos também a relação entre amplitude de nicho e a predação de vertebrados com a precipitação e temperatura. Foi determinada a sobreposição de nicho entre os estágios ontogenéticos, entre os sexos e sazonalmente. *Lithobates catesbeianus* tem dieta generalistas, predando invertebrados (Annelida, Arachnida, Crustacea, Insecta, Mollusca e Myriapoda) e vertebrados (Osteichthyes e Anura, girinos e adultos). A espécie tem nicho trófico amplo, similar entre os sexos. A amplitude de nicho trófico e a predação de vertebrados estão relacionados com o clima. Sazonalmente o inverno foi a estação que a espécie tem menor amplitude de nicho e outono a estação com maior amplitude de nicho. Jovens e adultos têm uma menor sobreposição de nicho trófico quando comparadas ao de machos e fêmeas. Sazonalmente este grupo tem alta sobreposição de nicho sendo que, fêmeas tem nicho trófico mais amplo que machos no inverno e na primavera.

PALAVRAS-CHAVE: invasão biológica, rã-touro, predação.

ABSTRACT

Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) is an invasive anura introduced in Brazil and others countries that can affect the dynamics of communities and populations of native frogs. However, the mechanisms that have allowed the establishment of this species are not known. Considering that niche breadth, together with other factors, could favor the invasion the aim of the present study was to describe the niche breadth of *L. catesbeianus*. Sampling were done monthly, from June 2008 to May 2009 at three points in the State of Paraná. During this period we collected 104 females and 77 males. In the laboratory, biometry, sex determination, and an estimative of the volume of the stomach and its contents were performed. Prey items were grouped in eight categories and FO and PO% of items in the diet and seasonal occurrence were determinate for each one. We have estimated the niche breadth to population, for juveniles and adults, and between the sexes seasonally. We also have tested the relationship between niche breadth and vertebrates consumption with precipitation and temperature. We have determined the niche breadth overlap between ontogenetic stages, sexes and seasonally. *L. catesbeianus* has a generalist diet, preying upon invertebrates (Annelida, Arachnida, Crustacea, Insecta, Mollusca and Myriapoda) and vertebrates (Osteichthyes and Anura, tadpoles and adults). This species has a large trophic niche, that is similar between the sexes. The trophic niche and vertebrates consumption are related to climate. Seasonally, the winter was the season where the species has a smaller niche breadth and the autumn, the season with largest niche breadth. Juveniles and adults have a low overlap in trophic niche when compared to males and females. Seasonally adult males and females had a high overlap but females have a larger trophic niche than males in winter and spring.

KEYWORDS: biological invasion, Bullfrog, predation.

INTRODUÇÃO¹

A problemática da invasão biológica é considerada uma das principais causas da perda de diversidade do planeta (Moyle e Williams, 1990; Vitousek et al., 1997; Neville e Murphy, 2001; MMA, 2006) e representa um dos mais complexos problemas sócio-ambientais para diversas nações (McNeely et al., 2001; Vitule, 2009), pelos efeitos negativos para o homem e nos sistemas naturais.

Os impactos das espécies invasoras nos sistemas biológicos incluem tanto efeitos diretos quanto indiretos (White et al., 2006). Indiretamente, as espécies invasoras podem carrear e disseminar patógenos para as espécies autóctones e, desta maneira, influenciar a dinâmica da população nativa via mortalidade, podendo até levar a extinções locais ou mesmo globais (Daszak et al., 2003). Diretamente, as espécies invasoras podem acarretar o declínio e o deslocamento de espécies nativas (Petrén e Case, 1996; Gamradt et al., 1996; Kupferberg, 1997; Knapp e Matthews, 2000) e provocar alterações na estrutura trófica das comunidades autóctones (Holland, 1993; Nicholls e Hopkins, 1993; Phillips et al., 2003). Tanto o declínio de populações nativas quanto a alteração da estrutura trófica das comunidades autóctones são produtos de interações bióticas (competição e predação, principalmente), mediadas pela disponibilidade de recursos e dependentes dos efeitos de densidade e/ou comportamento das espécies invasoras no ambiente (Kupferberg, 1997; Lawler et al., 1999; D'amore et al., 2009).

Embora os efeitos das espécies invasoras sejam documentados, os mecanismos que permitem o estabelecimento e o desenvolvimento de uma espécie invasora ainda não são totalmente esclarecidos (Lodge, 1993; Keane e Crawley, 2002). Estudos apontam que o sucesso de invasão de uma espécie está diretamente ligado com os

¹ Texto formatado segundo normas da revista *Journal of Herpetology*.

atributos biológicos do organismo invasor (Kolar e Lodge, 2001; Facon et al., 2006), presença de inimigos naturais na comunidade (Settle e Wilson, 1990; Keane e Crawley, 2002) e disponibilidade de recursos no ambiente (Petren e Case, 1996; Davis, 2000; Jefferies, 2000). No entanto, a ordem de importância de cada fator pode variar no espaço e no tempo.

Considerando apenas os atributos biológicos, características de nicho em diferentes dimensões (Schoener, 1977), e taxas demográficas, como taxa de fecundidade, mortalidade e natalidade, que representam a dinâmica populacional são considerados elementos fundamentais no processo adaptativo no novo ambiente, porque influenciam no estabelecimento e dispersão da espécie invasora (Kolar e Lodge, 2001). Sendo a dinâmica reprodutiva de uma espécie dependente da aquisição de energia, as características do nicho trófico de uma espécie passam a ser um fator a ser considerado no processo de invasão biológica (Ehrlich, 1986; Ricciardi e Rasmussen, 1998; MacDougall et al., 2009).

Esta hipótese se baseia na premissa de que em novos ambientes, uma espécie com nicho trófico amplo (generalistas), após ser introduzida teria uma gama maior de recursos alimentares para explorar quando comparada a uma espécie com amplitude de nicho mais restrita (especialistas) (Vázquez, 2005; MacDougall et al., 2009). Assim esta característica implicaria em uma maior chance de aquisição de energia pela espécie invasora e maior interação direta e indireta com as espécies nativas (Vázquez, 2005). Embora essa hipótese tenha uma base teórica sólida, poucos estudos foram delineados para testá-la. Os estudos que determinaram o papel da amplitude do nicho trófico no processo de invasão apresentaram resultados conflitantes e, portanto, inconclusivos (ver Vázquez, 2005), podendo estas diferenças serem produtos de análise de diferentes escalas, o que pode contribuir para o aumento da incerteza.

Lithobates catesbeianus (Shaw, 1802) é uma espécie de rã de grande porte que ocorre naturalmente no Canadá, parte dos EUA (leste e centro sul) e parte do México (norte) (Frost, 1985; Giovanelli et al., 2008). No entanto, sua distribuição atual compreende mais de 40 países (Ficetola et al., 2007), resultado do apelo comercial no setor alimentício, na produção de artigos em couro, e na indústria farmacêutica (Wekerlin Filho, 1998). No Brasil a espécie foi introduzida em 1935 por Cryll Harison, que iniciou os cultivos no estado do Rio de Janeiro e posteriormente foi levada a outros estados. No entanto, devido a ausência de conhecimento da biologia e das formas de manejo em cativeiro, que influenciam a lucratividade e a construção dos criadouros, indivíduos de *L. catesbeianus* foram liberados em ambiente natural (Vizotto, 1984). No entanto, os primeiros registros da espécie em ambiente natural foram realizados apenas em 1988 nos municípios de Suzano e Ribeirão Pires, Estado de São Paulo (Guix, 1990) sendo que, atualmente, ocorre em outros estados brasileiros como Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais e Rio de Janeiro (Giovanelli et al., 2008).

Com relação a dieta, *L. catesbeianus* é um predador generalista de conveniência (Toledo et al., 2007) que consome invertebrados e vertebrados como morcegos, tartarugas e roedores nos ambiente onde é nativa (Korschgen e Baskett, 1963; Lee, 1969; Bury e Whelan, 1984; Graham, 1984; Kats e Ferrer, 2003). Descrições da dieta em locais onde *L. catesbeianus* foi introduzida indicam que, além de invertebrados, a predação sobre vertebrados pode abranger mais grupos como aves, répteis, peixes, mamíferos e anuros (Werner et al., 1995; Kupferberg, 1997; Boelter e Cechin, 2007; Wu et al., 2005; Hirai, 2004; Toledo et al., 2007; Silva et al., 2009), indicando assim que pode ocorrer um efeito negativo direto sobre as espécies nativas. Além da predação, experimentos em microcosmos e mesocosmos indicam que *L. catesbeianus* afeta negativamente outras espécies de anuros por interações indiretas como competição,

através da sobreposição de nicho espacial e alimentar (Stumpel, 1992; Kiesecker e Blaustein, 1998; Lawer et al., 1999; Batista, 2002; Kats e Ferrer, 2003 Pearl et al., 2004), e transmissão de patógenos como, é o caso do fungo *Batrachochytrium dendrobatidis*, causador da quitridiomiose, doença apontada atualmente como uma das principais causadoras de declínio populacional de anuros em várias partes do mundo (Berger et al., 1998; Longcore et al., 1999; Toledo et al., 2006; Schloegel et al., 2009). Devido a esses fatores, as conseqüências da invasão de *L. catesbeianus* vem sendo consideradas umas das causas do declínio da população global de anfíbios (Alford e Richards, 1999; Garner et al., 2006).

Tendo este panorama e considerando: a) as evidências de efeitos negativos de *L. catesbeianus* sobre outras espécies de anuros mediadas pela predação; b) uma possível relação entre a amplitude de nicho e o estabelecimento de *L. catesbeianus* no sistema; o presente trabalho tem como objetivo geral determinar a amplitude de nicho trófico de *L. catesbeianus* em ambiente natural. Especificamente o estudo foi desenhado para determinar: a) se existe e qual a magnitude do efeito da variação temporal sobre a dinâmica do nicho; b) se existe e qual a magnitude das diferenças ontogenéticas; c) se existe e a magnitude da dinâmica de nicho entre os sexos.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido em três pontos amostrais, nos municípios de Quatro Barras (25°18'47"S e 48°58'07"W), Campina Grande do Sul (25°17'09"S, 49°00'05"W) e Bocaiúva do Sul (25°14'21"S e 49°02'10"W), no Estado do Paraná (Figura 1). Estas áreas estão distribuídas em aproximadamente 12 km, sobre domínio vegetacional de Floresta Ombrófila Mista Montana, *i.e.* Floresta de Araucária, exploradas por ação

antrópica. As áreas estão localizadas no Primeiro Planalto paranaense sobre os sedimentos de idade pleistocênica da Bacia de Curitiba, com altitude aproximada de 918 m.



Figura 1: Mapa de localização da área de estudo amostrada em destaque (laranja) os municípios de Quatro Barras, Campina Grande do Sul e Bocaiúva do Sul e em vermelho os pontos amostrados em cada município do Estado do Paraná.

Com relação a estrutura hidrográfica, a região amostral possui duas bacias denominadas por Bacia do Iraí e Bacia do Capivari. As áreas estão sobre o mesmo domínio morfoclimático sendo o clima do tipo temperado subtropical (Cfb). Durante o período de estudo a temperatura média anual foi de $17,33 \pm 0,67$ °C sendo, $12,49 \pm 0,73$ °C a média geral para os meses mais frios (junho e julho de 2008) e $22,19 \pm 0,65$ °C a média para os meses mais quentes (dezembro de 2008 a fevereiro de 2009). As precipitações são frequentes e bem distribuídas durante o ano, e no período de estudo

tiveram média mensal de $95,18 \pm 17,99$ mm/mês e acumulado de anual de 1.142, 20 mm/ano. A umidade relativa do ar média mensal foi de $84 \pm 0,94$ %, com ocorrência regular de geadas durante o inverno (SIMEPAR) (Figura 2). Durante o período de estudo, os dados abióticos (temperatura, pluviosidade e umidade relativa do ar) foram obtidos a partir da estação meteorológica do Sistema Meteorológico do Paraná (SIMEPAR) localizada no município de Quatro Barras, estado do Paraná.

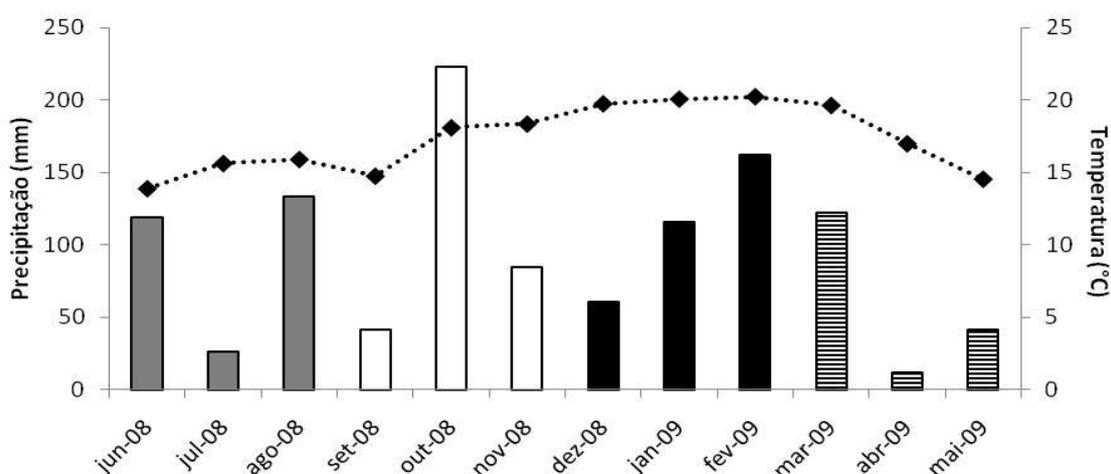


Figura 2: Dados de precipitação acumulada do mês (barras) e temperatura média mensal (pontos) durante as estações do ano de junho de 2008 a maio de 2009. Inverno (barras cinza), primavera (barras brancas), verão (barras pretas) outono (barras preta com branco) nas áreas mostradas. Fonte SIMEPAR.

Em cada município foi estabelecido um ponto de coleta constituído por um conjunto de tanques artificiais (4 a 6 tanques) que apresentavam características estruturais semelhantes como: tamanhos (variando entre 50 m^2 a 200 m^2); parte das margens com cobertura arbórea e arbustiva e parte coberta apenas com gramíneas; interior com vegetação aquática (ninféias e macroalgas) e profundidade aproximada de 2 m a partir da lâmina d'água (Figura 3). Todos os tanques amostrados foram utilizados para a piscicultura e estão desativados a cerca de cinco anos. Além da estrutura dos tanques, a presença e abundância de *L. catesbeianus*, nos municípios amostrados, a acessibilidade mensal (autorização de uso e transporte) e a viabilidade da captura dos exemplares foram fatores que determinaram a escolha dos locais de amostragem.

Estudos anteriores (Leivas e Machado, dados não publicados) registram a espécie para os locais com datas anteriores ao ano de 2001, o que indica que as populações estavam estabelecidas no mínimo a partir desta data e estes levantamentos prévios indicaram a viabilidade da utilização das áreas no presente trabalho.



Figura 3: Exemplo de ambiente amostrado no município de Campina Grande do Sul, no Estado do Paraná, observa-se a presença de borda com vegetação arbórea e macrófitas no interior da lagoa.

Amostragem

Para o estudo foram realizadas amostragens mensais no período de junho de 2008 a maio 2009. As coletas foram noturnas, entre 20:30 e 24:00 h, em cada ponto amostrado. Cada fase de campo mensal correspondeu a uma noite em cada ponto amostral, totalizando três noites de amostragem a cada mês. Em campo, utilizou-se o método de busca ativa (Crump et al., 1994), onde os indivíduos de *L. catesbeianus* foram localizados e capturados. Após a captura os indivíduos foram acondicionados separadamente em sacos plásticos, transportados ao laboratório e, posteriormente, sacrificados de acordo com a legislação vigente (CFMV, resolução 714) para a análise do conteúdo estomacal e tomada dos dados biológicos. A captura dos exemplares foi realizada sob a licença de coleta do IBAMA nº10277-1 e os exemplares testemunhos de

cada município amostrado, foram depositados no Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná.

Procedimento Laboratorial

Após cada coleta os exemplares foram mensurados em laboratório. As variáveis biométricas mensurados foram: comprimento rostro-cloacal (CRC), massa corporal (MC), largura da boca (LB), massa do estômago (ME), comprimento e largura do estômago (CE e LE, respectivamente) (Maneyro et al., 2004). Posteriormente, os exemplares foram seccionados ventralmente para sexagem através da análise macroscópica das gônadas. Após este procedimento, foi feita a retirada do estômago junto com a primeira porção do intestino (Schoener, 1989). Todas as medidas de massa (MC e ME) e de comprimento foram realizadas com auxílio de balança de precisão (0,001 g) e paquímetro digital de precisão (0,01 mm), respectivamente. As variáveis largura e comprimento do estômago foram utilizadas para estimar o volume do estômago (VE) de todos os exemplares amostrados, através da aproximação da forma do estômago com uma elipsóide (Magnusson et al., 2003). Assim, considerando o volume da elipsóide, o volume do estômago foi estimado como:

$$V = 4/3(\text{comprimento}/2) (\text{largura}/2)^2$$

Em seguida, os estômagos e a primeira porção do intestino foram seccionados para a retirada dos itens alimentares presentes no interior dos órgãos. Depois de retirados, os itens foram lavados e foi estimado o volume dos itens presa de cada estômago para todos os exemplares, através do método de deslocamento de coluna d água (Magnusson et al., 2003). Posteriormente os itens foram secos e conservados em solução de álcool a 70 % para análise e identificação posterior.

Os itens encontrados foram identificados com auxílio de especialistas, chaves de identificação (Borror et al., 2005) e comparação com morfo-espécies previamente identificadas pertencentes a Coleção de Entomologia Pe. J. S. Maure, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná. Os conteúdos estomacais foram tombados no Museu de História Natural Capão da Imbuia.

Análise de Dados

Considerando-se a descrição da dieta da população os táxons aos quais os itens alimentares identificados pertenciam foram agrupados da seguinte forma: Annelida, Arachnida, Crustacea, Insecta, Mollusca, Myriapoda, Anura e Osteichthyes. Portanto, a determinação quantitativa dos itens foram feitas utilizando estas categorias. A contribuição de cada categoria alimentar foi verificada na dieta da população, estágios ontogenéticos e em adultos (sexos e sazonalmente) de *L. catesbeianus*. Essa análise levou em consideração o número de itens por estômago, a diversidade dos itens em cada estômago e o número de estômagos que o item ocorreu nessas categorias. Para descrever o padrão geral de alimentação de *L. catesbeianus* foram estimadas a frequência relativa de ocorrência ($FR = NT / NE$) dos grupos de presas, a frequência de ocorrência ($FO \% = FR \times 100$) e a porcentagem de ocorrência ($PO = NE \times 100 / NT$) de cada grupo de presas em cada categoria (população, diferentes estágios ontogenéticos e adultos entre sexos e sazonalmente), onde NE corresponde ao número de estômagos que um item ocorreu e NT ao número total dos estômagos. A determinação dos estágios ontogenéticos para machos e fêmeas, foi realizada com base em análise macroscópica e microscópica das gônadas sexuais (composição e frequência de células germinativas) em ambos os sexos (ver capítulo II). Assim, foram considerados jovens, as fêmeas com

CRC inferior a 84,5 mm. A dieta para machos jovens não foi analisada, pois não foram capturados machos jovens.

A existência de dimorfismo sexual em adultos de *L. catesbeianus* foi testada com base na comparação das variáveis biométricas (variáveis dependentes), comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa total (MC) através do teste t de Student com correção de Welsh entre os sexos (variável independente). O teste t de Welsh foi usado considerando que as variâncias entre os grupos não são homogêneas mesmo após transformação logarítmica. A diferença básica na análise da estatística t é que as variâncias não são agrupadas e sim calculadas separadamente para cada grupo (Ruxton, 2006).

Para testar a existência da relação entre o tamanho do corpo (variáveis biométricas) com a dieta de machos e fêmeas da espécie, através da abundância e riqueza de itens ingeridos, foi feita uma regressão linear entre as variáveis biométricas (CRC, MC, LB, ME e VE) e a abundância e riqueza dos itens ingeridos pela população de ambos os sexos. As variáveis biométricas e a riqueza foram transformados em logaritmo ($\log x + 1$) para atender aos pressupostos dos testes paramétricos (Callegari-Jacques, 2006). A fim de determinar se o tamanho (considerado como CRC) dos exemplares coletados tinha relação com o volume das presas, foi realizado um teste de regressão linear entre essas variáveis (CRC e volume das presas por estômago). A variável biométrica e o volume de presas foram transformados em logaritmo ($\log x + 1$) para atender aos pressupostos dos testes paramétricos (Callegari-Jacques, 2006).

A estimativa da diferença na porcentagem de ocorrência dos itens da dieta entre os sexos (adultos); a análise da porcentagem de ocorrência de anuros e peixes na dieta de entre as estações e a porcentagem de ocorrência de anuros pré e pós metamórficos na

dieta de adultos de *L. catesbeianus* foi testada com tabelas de contingências (Callegari-Jacques, 2006).

As amplitudes dos nichos tróficos foram quantificadas utilizando-se o índice padronizado de Shannon-Wiener (Krebs, 1999), que analisa a heterogeneidade do uso das diversas categorias dos k recursos pelos indivíduos da população, conforme a seguinte expressão:

$$H = - \frac{\sum p_j \log p_j}{\log k}$$

Onde, “ p_j ” corresponde à proporção de indivíduos usando a categoria de recurso alimentar e “ k ” corresponde ao número total de recursos alimentares presentes na amostra. Para as análises dos testes, foram considerados valores entre 0 e 1, sendo que os valores mais próximos de 0 refere-se a um nicho alimentar mais estreito e valores mais próximo de um 1, nicho mais amplo (Krebs, 1999). A amplitude de nicho trófico foi estimada para a população (todos os exemplares), entre os estágios ontogenéticos, e para os indivíduos adultos (entre os sexos) e temporalmente para adultos da população e entre os sexos.

Para determinar se as variáveis ambientais se relacionam com a amplitude do nicho trófico de *L. catesbeianus*, foram realizados testes de correlação de Spearman entre as variáveis ambientais (precipitação mensal (mm) e temperatura média mensal °C) e a amplitude de nicho mensal da população (sexos agrupados) e para cada sexo, com base em todos os exemplares coletados. Para verificar se as variáveis ambientais (precipitação e temperatura) se relacionam com a PO (%) de vertebrados na dieta de indivíduos adultos, machos e fêmeas foi realizado também um teste de correlação de Spearman.

A estimativa de sobreposição de nicho alimentar entre jovens e adultos, entre machos e fêmeas adultas e temporalmente foi quantificada pelo índice padronizado de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

Onde “ p_{ij} ” corresponde a proporção dos recursos “ i ” em relação ao total de recurso utilizado pela espécie “ j ” e “ p_{jk} ”, de maneira similar, corresponde a proporção de recursos “ i ” em relação ao total de recurso utilizado pela espécie “ k ”. Para as análises dos testes, foram considerados valores entre 0 e 1, sendo que os valores mais próximos de 0 refere-se a pouca sobreposição de nicho entre as classes e valores mais próximo de um 1, indicam alta sobreposição de nicho entre as classes (Krebs, 1999).

As análises estatísticas de teste t, tabela de contingência, regressão linear e correlação de Spearman foram realizadas no programa R (R Development Core Team, 2009). As análises para quantificar a amplitude do nicho trófico da espécie foram realizadas no programa PAST (Hammer et al., 2001) e de sobreposição de nicho trófico foi realizada no programa EcoSim (Gotelli e Entsminger, 2000). Todos os testes estatísticos foram realizados com nível de significância de 0,05 (Callegari-Jacques, 2006).

RESULTADOS

Foram analisados 181 exemplares de *L. catesbeianus*, dos quais 104 foram fêmeas e 77 machos. Dos exemplares 173 eram adultos e oito jovens sendo todas fêmeas. Em todos os meses foram coletados exemplares de ambos os sexos, porém a abundância total de machos e fêmeas foi diferente ao longo do ano. Sazonalmente, a

primavera foi a estação com maior abundância de indivíduos, seguido por inverno, verão e outono, porém apenas no verão ocorreu diferença significativa (Tabela 1).

Tabela 1: Proporção sexual de *L. catesbeianus* entre as estações do período de junho de 2008 a maio de 2009. Valores significativos $p > 3,84^*$.

Estação	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Total
Fêmeas	24	33	28	19	104
Machos	20	26	15	16	77
Total	44	59	43	35	181
χ^2	0,36	0,83	3,93*	0,25	4,02*

O comprimento rostro-cloacal (CRC) de todas as fêmeas coletadas variou entre 60,0 e 162,0 mm e a massa corporal (MC) variou entre 20,99 g e 508,30 g. Já, o comprimento CRC de todos os machos variou entre 76,0 e 156,0 mm e a MC entre 38,48 g e 391,50 g.

Os indivíduos adultos não tiveram dimorfismo sexual em relação ao CRC (teste t de Welsh - $t = 0,41$, $Gl = 171$ e $p = 0,52$; média ± 1 desvio padrão: Machos - CRC = $119,1 \pm 42,7$ mm e Fêmeas - CRC = $117,0 \pm 46,4$ mm) e a massa corporal (teste t de Welsh - $t = 0,04$ $Gl = 171$ e $p = 0,83$; média ± 1 desvio padrão: Machos - MC = $195,23 \pm 20.159$ g e Fêmeas: MC = $192,22 \pm 22,49$ g).

Dieta da população

Dentre os estômagos analisados ($n = 181$), 12,71% ($n = 23$) estavam vazios e 87,29% ($n = 158$) continham em média $7,81 \pm 1,56$ itens por estômago (variando de 1 a 78 itens). A análise de abundância e riqueza de itens predados (vertebrados e invertebrados) pelos exemplares analisados indicou que a abundância de itens predados foi correlacionada apenas com as variáveis biométricas, CRC e MC, não estando relacionada com as demais variáveis (Tabela 2). A riqueza dos itens também não foi relacionada com as variáveis biométrica para as análises (Tabela 2). A análise entre o

CRC e o volume das presas indicou que não existe relação entre essas variáveis para a população ($r^2 = 0.0005$; $F = 0.097$; $GL = 180$; $p > 0,75$).

Tabela 2: Valores do coeficiente de regressão linear (r^2) e da probabilidade associada com a hipótese nula (P) obtidos através das análises da abundância e riqueza dos itens presentes na dieta de *L. catesbeianus*, considerando todos exemplares amostrados (presas invertebrados e vertebrados). CRC (comprimento total), MC (massa corporal), LB (largura da mandíbula), ME (massa do estômago) e VE (volume do estômago). Valores significativos $p \leq 0,05$ são indicados por um asterisco (*).

Variável	Abundância de Itens		Riqueza dos Itens	
	r^2	P	r^2	P
Biométrica				
CRC	0,015	0,050*	0,014	0,058
MC	0,021	0,025*	0,013	0,065
LB	0,007	0,128	0,003	0,214
ME	0,013	0,067	0,004	0,186
VE	0,008	0,109	-0,003	0,547

As presas foram divididas em oito grupos taxonômicos de vertebrados e invertebrados. Além destes, foram encontrados fragmentos de penas, plantas e rochas, considerados como ingestão acidental. Os invertebrados foram os itens mais abundantes na dieta de *L. catesbeianus* ($n = 206$, representando 86,20 % da porcentagem de ocorrência (PO%) dos itens que compõem a dieta da espécie (Tabela 3).

Dentre os invertebrados foram consumidos adultos, larvas, pupas e naidas, sendo esses dos grupos: Arachnida, Mollusca, Myriapoda, Annelida, Crustacea e Insecta, grupo mais abundante com dez ordens consumidas (Tabela 3). Os vertebrados tiveram menor ocorrência na dieta de *L. catesbeianus* (PO = 13,80 %, $n = 33$), sendo identificados como presas, anfíbios (Anura) em diferentes estádios ontogenéticos e peixes jovens (Osteichthyes) (Tabela 3).

Tabela 3: Tipos de presas encontradas na dieta de *L. catesbeianus* nos municípios de Campina Grande do Sul, Quatro Barras e Bocaiúva do Sul, Paraná. GRUPO = grandes grupos de itens na dieta; ORDEM/CLASSE e FAMÍLIA/ESPÉCIE = identificação mais refinada dos itens presas dentro de cada grande grupo; NE = número de estômagos que cada item ocorreu; POG = porcentagem de ocorrência dos grandes grupos na dieta; POE = porcentagem de ocorrência das classes ou ordens em cada grande grupo. Insetos imaturos, Na = náiaide; Pu = pupa e L = larva.

GRUPO	ORDEM/CLASSE	FAMÍLIA/ESPÉCIE	NE	POG (%)	POE (%)
ANNELIDA			11	4,60	
	Hirudinea		2		18,18
	Oligochaeta		9		81,82
ARACHNIDA			45	18,80	
	Araneae				
CRUSTACEA			9	3,80	
	Decapoda		5		55,56
	Isopoda		4		44,44
INSECTA			131	54,80	
	Não identificado		62 (1Na/2Pu/3L)		24,49
	Blattodea		5		1,98
	Coleoptera		41 (7L)		16,21
		Scarabaeidae			
		Hydrophilidae			
		Staphylinidae			
		Curculionidae			
		Passalidae			
		Chrysomelidae			
		Elateridae			
	Diptera		6		2,37
	Hemiptera		30		11,86
		Belostomatidae			
		Membracidae			
	Hymenoptera		48		18,97
		Apidae			
		<i>Apis mellifera</i>			
		Formicidae			
	Isoptera		3 (1L)		1,19
	Lepidoptera		15 (10L)		5,93
	Phasmida		3 (1Ni)		1,19
	Odonata		24 (1Ni)		9,49
	Orthoptera		16		6,32
		Gryllotalpidae			
		Gryllidae			
		Proscopiidae			
MOLLUSCA			1	0,40	
	Gastropoda				
MYRIAPODA			9	3,80	
	Diplopoda				
ANURA			27	11,30	
	Girinos	<i>L. catesbeianus</i>	19		57,57
	Adultos		14		42,42
		Adulto NI			
		<i>Rinella abei</i>			
		<i>Physalaemus cuvieri</i>			
		<i>Hypsiboas bichoffi</i>			
OSTEICHTHYES			6	2,50	

Dieta de Jovens

A dieta de jovens foi constituída predominantemente de invertebrados (PO = 88,9 %, n = 7), sendo representados por Insecta (PO = 66,7 %, n = 6) e Arachnida (PO = 22,2 %, n = 2). Já os vertebrados consumidos pertenciam unicamente a Osteichthyes (PO = 11,1 %, n = 1).

Dieta de adultos entre os sexos

A dieta de indivíduos adultos de *L. catesbeianus* foi constituída pelos itens descritos na dieta geral (Tabela 2) e em porcentagens semelhantes salvo, a ocorrência dos itens consumidos por jovens.

A dieta de machos e fêmeas adultos não apresentaram diferença na frequência de ocorrência dos itens na dieta ($\chi^2 = 6,97$; GL 7; $P > 0,5$), sendo que todos os itens foram consumidos por ambos os sexos, salvo Moluscos que não foram predados por fêmeas (Figura 4).

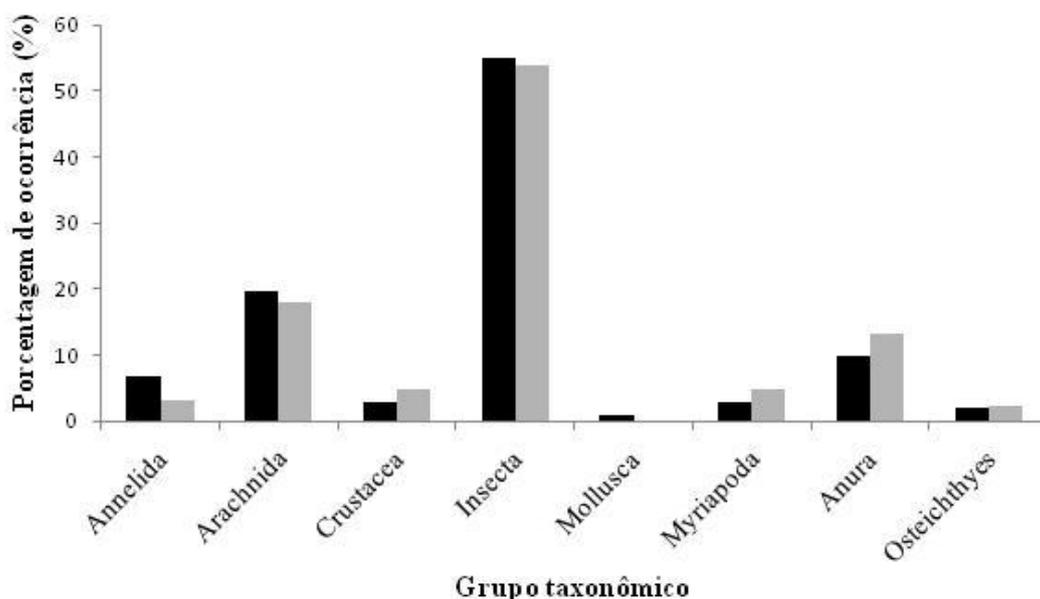


Figura 4: Porcentagem de ocorrência dos itens alimentares em cada grupo taxonômico presente na dieta de machos adultos (barras pretas) e fêmeas adultas (barras cinzas) de *L. catesbeianus* entre os meses de julho de 2008 a maio de 2009.

A PO de vertebrados na dieta de machos e fêmeas adultos de *L. catesbeianus* tem correlação positiva com as variáveis climáticas (precipitação e temperatura), porém apenas a correlação da PO de vertebrados na dieta de machos e precipitação foi significativa (Tabela 4).

Tabela 4: Valores do coeficiente de correlação de Spearman (ρ) e da probabilidade associada com a hipótese nula (p) obtidos através das análises entre a PO de vertebrados na dieta de machos e fêmeas adultas de *L. catesbeianus* com as variáveis ambientais. Valores significativos ($P \leq 0,05$) são indicados por um asterisco (*).

	Fêmeas				Machos			
	Precipitação		Temperatura		Precipitação		Temperatura	
	ρ	P	ρ	P	ρ	P	P	P
PO (%) de vertebrados na dieta	0,159	0,620	0,307	0,330	0,640	0,024*	0,262	0,410

Dieta sazonal de adultos

A análise sazonal da dieta de exemplares adultos indica que em todas as estações do ano foram predados invertebrados e vertebrados. Dentre os invertebrados apenas Mollusca foi predado em uma única estação (verão) e Annelida teve maior consumo no outono se comparada às outras estações. Todos os demais grupos de presas foram consumidos de forma similar entre as estações (Figura 5).

Os vertebrados foram predados por adultos em maior número durante a primavera (PO = 17,39 %, n = 12) seguido por inverno (PO = 15 %, n = 9), verão (PO = 11,32 %, n = 6) e outono (PO = 10,42 %, n = 5). O consumo de peixes foi maior na primavera (PO = 4,35 %, n = 3) e inverno e verão (n = 1), no outono não foram consumidos peixes. A porcentagem de ocorrência de peixes na dieta não apresenta diferença significativa entre as estações ($\chi^2 = 3,8$; GL = 3; $p > 0,5$) (Figura 5).

Os anuros foram itens da dieta em todas as estações, mas, tiveram maior porcentagem de ocorrência na primavera (n = 9), seguido por inverno (n = 8), verão e outono (n = 5). No entanto, a porcentagem de ocorrência foi maior no inverno (PO = 13,33 %) do que na primavera (PO = 13,04 %) e maior no outono (PO = 10,42 %) do

que verão (PO = 9,43 %). A diferença de predação não foi significativa entre as estações ($\chi^2 = 1,88$; GL = 3; $p > 0,25$).

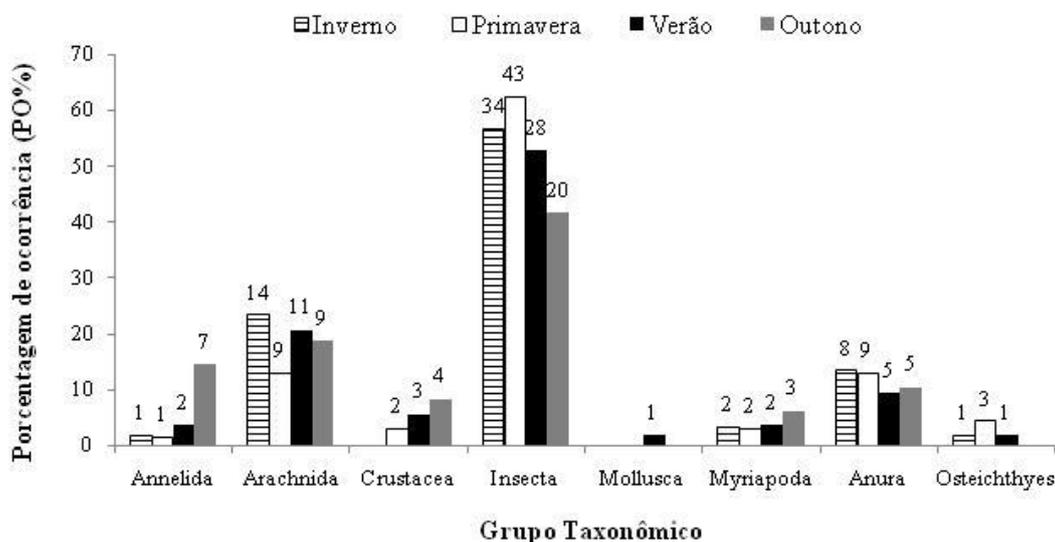


Figura 5: Porcentagem de ocorrência e número de itens (acima das barras) de cada grupo taxonômico entre as estações do ano presente na dieta de exemplares adultos de *L. catesbeianus*. Inverno (preto com branco), primavera (branco), verão (preto) e outono (cinza).

Os girinos foram predados nas quatro estações por adultos de *L. catesbeianus*, sendo que no inverno e verão a predação ocorreu na mesma porcentagem e em maior porcentagem no outono e primavera (Tabela 5). A porcentagem de ocorrência na dieta de anuros pós metamórficos foi maior no inverno e verão, seguido pela primavera e outono. Já, no verão e inverno, as taxas foram similares (Tabela 5). A predação das espécies nativas *R. abei*, *P. cuvieri* e *H. bischoffi* ocorreram no inverno, primavera e outono, respectivamente.

Tabela 5: Porcentagem de ocorrência (PO %) e número (n) de anfíbios girinos e pós metamórficos predados por *L. catesbeianus* durante as estações do ano, entre junho de 2008 e maio de 2008.

Estação	Inverno	Primavera	Verão	Outono
Girinos	50 (4)	58 (7)	50 (4)	80 (4)
Pós metamórficos	50 (4)	42 (5)	50 (4)	20 (1)

Nicho trófico Populacional

A amplitude de nicho da população de *L. catesbeianus* foi estimada em 0,43 indicando uma espécie com tendência generalista. A amplitude de nicho da população foi correlacionada positivamente com a temperatura ($\rho = 0,408$; $P = 1,037$). No entanto, a precipitação foi correlacionada inversa e significativamente ($\rho = - 0,190$; $P = 0,009$). Com relação a variação temporal na amplitude do nicho da espécie o inverno foi a estação com menor amplitude de nicho trófico e o outono a estação com maior amplitude de nicho (Figura 7).

Varição ontogenética na amplitude de nicho

O valor da largura do nicho alimentar de indivíduos adultos foi muito maior do que de indivíduos jovens (Figura 6) e, considerando que os intervalos de confiança são disjuntos, significativamente diferentes.

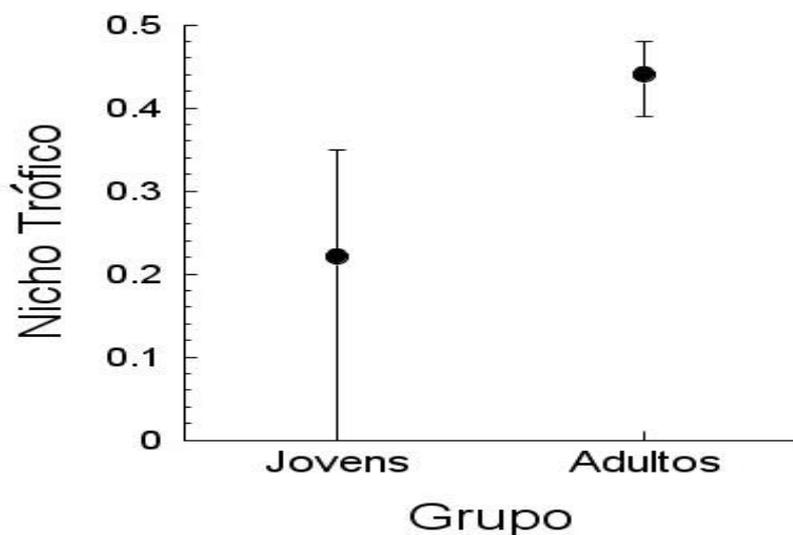


Figura 6: Variação ontogenética da amplitude de nicho trófico (Shannon-Weiner) e intervalo de confiança para adultos e jovens entre os meses de julho de 2008 e maio de 2009.

Varição na amplitude de nicho trófico de adultos entre os sexos

O valor da largura do nicho alimentar de fêmeas adultas foi maior do que de machos adultos, porém a diferença não foi significativa: Machos 0,42 (média) e Fêmeas 0,43 (média). Para as fêmeas e machos adultos a amplitude de nicho teve correlação positiva com a temperatura ($\rho = 0,622$; $P = 0,033$ / $\rho = 0,251$; $P = 0,423$, respectivamente) e fraca correlação com a precipitação ($\rho = 0,125$; $P = 0,691$ / $\rho = 0,055$; $P = 0,860$, respectivamente).

Entre os sexos, a maior amplitude de nicho de machos e fêmeas adultos foi observada no outono e os menores valores de amplitude no inverno para os machos e fêmeas (Figura 7). Analisando a amplitude de nicho entre os sexos, ao longo das estações, observa-se que não ocorreram diferenças significativas, uma vez que a sobreposição nos intervalos de confiança foi grande (Figura 7).

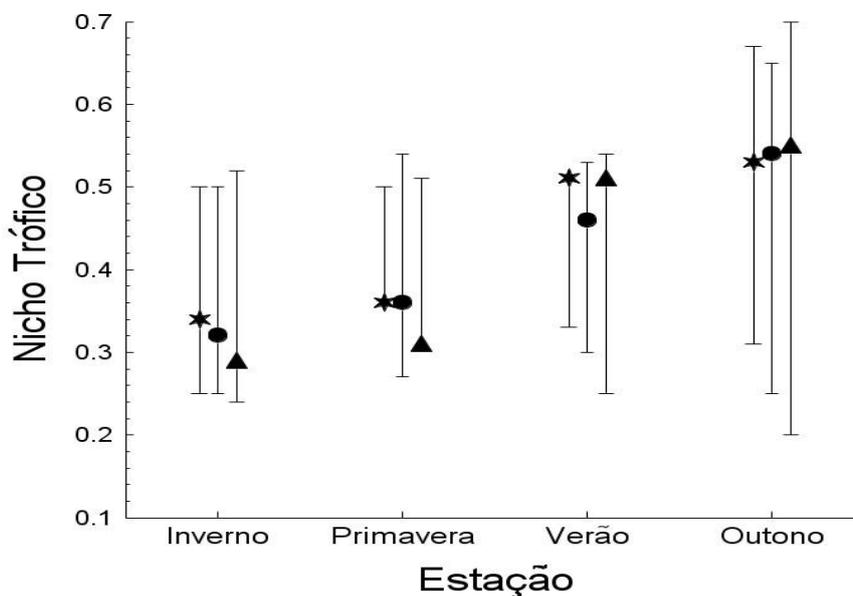


Figura 7: Variação temporal na amplitude de nicho trófico (Shannon-Weiner) e intervalos de confiança para adultos de *L. catesbeianus* como um todo (círculos), fêmeas (estrela) e machos (triângulo) entre os meses de julho de 2008 e maio de 2009.

Sobreposição de nicho trófico entre os sexos

A sobreposição do nicho alimentar entre machos e fêmeas adultos foi alta (0,99). Já a sobreposição de nicho trófico entre jovens e adultos foi inferior que entre os sexos (0,85). Sazonalmente, machos e fêmeas tiveram uma maior sobreposição no inverno e verão e menor na primavera e outono, embora sempre alta (Tabela 6).

Tabela 6: Variação temporal nos valores de sobreposição de nicho trófico entre machos e fêmeas de *L. catesbeianus* entre junho/08 e maio/09.

Estação	Inverno	Primavera	Verão	Outono
Índice de Pianka	0,99	0,94	0,98	0,94

DISCUSSÃO

Embora existam diversos mecanismos potencialmente determinantes no processo de invasão de uma comunidade, as características de história de vida dos organismos e a estrutura da comunidade parecem ser duas métricas que podem ligar os padrões (Shea e Chesson, 2002; MacDougall et al., 2009). Dentre os fatores que contribuem no processo de invasão a amplitude de nicho do organismo invasor favorece o estabelecimento (Vázquez, 2005). Neste contexto, nossos resultados indicam que *Lithobates catesbeianus* possui dieta generalista (Maneyro et. al., 2004), alimentando-se de vertebrados e invertebrados, e nicho trófico amplo, o que parece ser um padrão comum em outros locais onde a espécie é nativa e invasora (Lee, 1969; Bruggers, 1973; Bury e Whelan, 1984; Werner et al., 1995; Hirai, 2004; Boelter e Cechin, 2007; Silva et al., 2009) e derivado da estratégia de predação por conveniência (Toledo et al., 2007) que a espécie possui.

A homogeneidade da dieta entre os sexos havia sido registrada em outros trabalhos em locais onde esta espécie também é invasora (Wang et al., 2007). Esta indiferenciação pode estar relacionada com o tamanho do predador em relação a presa consumida, a semelhança espacial no uso do hábitat ou com o efeito das taxas

metabólicas sobre o consumo (Bull, 2003; Wang et al., 2007). A diferenciação da dieta entre jovens e adultos também deve estar relacionada a esses fatores (Wu, 2005).

Considerando que no geral, machos e fêmeas de *L. catesbeianus* possuem dimorfismo em relação ao tamanho (Howard, 1981; Bury e Whelan, 1984) seria possível que a diferenciação de dieta fosse produto da diferença de tamanho, como ocorre em outras espécies de ranídeos onde existe dimorfismo sexual (e.g Lamb, 1984; Bull, 2003). Os resultados aqui obtidos indicam ausência de dimorfismo sexual no tamanho (massa e comprimento), fator que poderia indicar a mesma capacidade de ingestão de presas o que, por sua vez, diminuiria as chances de variação na dieta entre os sexos (Bury e Whelan, 1984; Werner, 1995; Wu, 2005; Wang et al., 2007). No entanto nossos resultados não mostram relação entre o CRC e volume das presas consumidas.

Além do tamanho, as diferenças nas dietas de machos e fêmeas têm sido consideradas também como produto da diferenciação espacial no uso do hábitat (Werner et al., 1995). Assim, a ausência desta diferenciação na dieta nas populações estudadas neste trabalho pode indicar que machos e fêmeas de *L. catesbeianus* não apresentam ocupação diferenciada no hábitat e/ou que a distribuição das presas é mais homogênea na área.

Outro fator que pode acarretar heterogeneidade na dieta entre os sexos é a diferença na taxa metabólica basal entre machos e fêmeas, a qual é considerada como fator predominante no consumo de presas. Desta forma, a homogeneidade na dieta entre machos e fêmeas pode decorrer de necessidades metabólicas semelhantes, salvo em períodos reprodutivos, onde se esperaria uma alteração no consumo dos itens alimentares (Lamb, 1984; Bull, 2003). Essa hipótese ganha reforço com a observação das variações temporais na amplitude de nicho onde, o valor médio do nicho de machos

em todas as estações foi maior do que o de fêmeas, salvo no inverno e primavera, estações de início de período reprodutivo para a espécie no Brasil (Kaefer et al., 2007; ver capítulo II). Durante o final do inverno e primavera, as fêmeas possivelmente apresentam maior ingestão de alimento que em outras estações para suprir as necessidades metabólicas necessárias para os eventos reprodutivos. Sazonalmente a espécie teve nicho trófico mais amplo no outono e mais estreito no inverno. Este fato também pode estar ligado a baixa atividade dos insetos e dos anuros no inverno, pois, no outono a espécie apresentaria uma maior atividade alimentar para obter reservas energéticas para superar a estação subsequente, o inverno, marcado por baixas temperaturas e baixos índices pluviométricos (Bury e Whelan, 1984).

A diferenciação na dieta de jovens e adultos é outro fato que pode estar relacionada com o tamanho corpóreo. Partindo da premissa de que indivíduos jovens possuem uma restrição maior no tamanho das presas consumidas do que os adultos seria esperado um consumo maior de presas com pequena massa corporal, como invertebrados (Wu, 2005). Assim, considerando a diferença geral de tamanho entre as presas dos grupos de vertebrados e invertebrados, existe a tendência de indivíduos adultos predarem presas maiores (vertebrados) promovendo a variação na amplitude do nicho de adultos e jovens de *L. catesbeianus*.

No entanto, outro fator que também pode estar relacionado com a diferença de amplitude de nicho entre jovens e adultos é a atividade de dispersão. Em geral, indivíduos jovens tem maior atividade de dispersão induzida pela busca de territórios (Willis et al., 1956; Austin et al., 2003), o que pode implicar em uma alimentação bem mais oportunista e que somada a abundância dos invertebrados pode aumentar a diferença nas dietas. Os dados de dieta registrados neste trabalho (“snapshots” sensu

Warburton et al, 1998) e a metodologia utilizada não permitem a avaliação direta desta hipótese.

Além da dieta generalista, as condições climáticas (temperatura e precipitação) podem influenciar a atividade alimentar da espécie. Em geral, estimulados pela precipitação e temperatura, nos meses mais quentes e chuvosos os anuros têm aumento de sua atividade (metabolismo, forrageamento e reprodução) (Duellman e Trueb, 1994). Esta influência das variáveis climáticas na amplitude do nicho pode ser indicada pela correlação positiva entre temperatura/nicho trófico e precipitação/taxa de predação de vertebrados por machos. A correlação positiva entre nicho e temperatura pode estar relacionada ao aumento da atividade de forrageio da espécie, causado por temperaturas mais elevadas o que pode levar a uma maior utilização dos recursos pela espécie (Ryan, 1980). Já a relação positiva da precipitação com a taxa de predação de vertebrados por machos, pode estar relacionada com a maior atividade e disponibilidade de vertebrados anuros como presas em noites chuvosas devido à maior atividade reprodutiva dos anuros (Conte e Machado, 2005; Prado e Haddad, 2005), ocasionando o aumento na taxa de encontros de *L. catesbeianus* com outros anuros.

No presente estudo *L. catesbeianus* predou invertebrados e vertebrados, como descrito anteriormente (Werner et al., 1995; Daza e Castro, 2002; Hirai, 2004; Boelter e Cechin, 2007). A maior porcentagem de ocorrência de invertebrados na dieta foi de exemplares pertencentes as classes Insecta e Arachnida, padrão usual onde a espécie foi introduzida na América do norte e Brasil (Bruggers, 1973; Boelter e Cechin, 2007). Porém, nesses estudos, bem como no presente estudo, os invertebrados constituíram maior parte da alimentação da espécie. Estes resultados divergem da dieta da espécie no Japão onde adultos consumiram unicamente invertebrados, sendo que, os vertebrados (peixes) ocorreram apenas em juvenis (Hirai, 2004). Ainda, a maior porcentagem dos

invertebrados da dieta de adultos foi de crustáceos (Tyler e Hoestenbach, 1979; Hirai, 2004), grupo pouco representado nas nossas análises. Assim, é muito provável que as diferenças no padrão alimentar sejam decorrentes de condições ambientais e disponibilidade de presa no ambiente uma vez que esses dados remetem a população presentes em ilhas.

A participação de vertebrados na dieta de *L. catesbeianus* no presente estudo foi restrita a ocorrência de anuros e peixes. Porém, existem registros de atividade predatória da espécie sobre outros grupos de vertebrados de maior porte e hábitos diferenciados como: aves, salamandras, mamíferos (morcegos e ratos) e répteis (tartaruga e cobras) (Lee, 1969; Gollop, 1978; Corse e Metter, 1980; Graham, 1984; Carpenter, et al., 2002; Campbell e Ryder, 2004; Wu et al., 2005). No Brasil, em ambiente natural não há registro de predação de mamíferos e aves tendo sido, somente, registrada a predação de várias espécies de anfíbios nativos, peixes e serpentes, como *Bothrops jararaca* (Boelter e Cechin, 2007; Camargo Filho, et al., 2008).

A predação de girinos de *L. catesbeianus*, no presente estudo caracteriza a atividade canibalista para a espécie como registrado em estudos anteriores (Bury e Whelan, 1985; Werner et al., 1995; Beard e Baillie, 1998; Boelter e Cechin, 2007; Barasso et al., 2009). No entanto, não existem indícios que os animais reconheçam a atividade canibalista, sendo mais provável que essa atividade seja produto do comportamento de forrageamento da espécie (Duellman e Trueb, 1994, Toledo et al., 2007). Sazonalmente ocorreu maior número de registros na primavera e outono, meses com maior abundância de girinos na área de estudo, dado o início (primavera) e fim (outono) da estação reprodutiva (ver capítulo II).

A predação de espécies nativas de anfíbios descrita nesse trabalho é relatada para vários lugares onde *L. catesbeianus* é introduzida (Werner, 1995; Wang, et al.,

2007; Barrasso, 2009). No Brasil a predação de anuros por *L. catesbeianus* foi descrita para os estados de Minas Gerais (Silva et al., 2009) e Rio Grande do Sul (Boelter e Cechin, 2007), onde os anuros de pequeno porte (e.g. Hylidae e Microhylidae) representaram o item mais importante na dieta da espécie. Registros de predação de espécies de grande porte, como *R. abei* registrada nesse estudo, não são usualmente encontradas na dieta dos anuros, fato atribuído a presença de estruturas de defesa da espécie (Ahola et al., 2006). No entanto, com o registro de predação nesse estudo e de *R. pombali* (Baldissera-Jr, Caramaschi & Haddad, 2004) em um recente estudo no estado de Minas Gerais (Silva et al., 2009), podemos sugerir que os mecanismos de defesa dessas espécies parecem ser ineficientes perante a atividade predatória de *L. catesbeianus*.

O hábito alimentar generalista e a amplitude do nicho de *L. catesbeianus* indicam que a espécie está exercendo atividade predatória sobre as espécies de anuros nativos e pode estar influenciando a dinâmica trófica de populações de anuros nativos por competição alimentar, uma vez que a sua dieta engloba presas participantes da dieta de várias espécies de anuros nativas, como de *Leptodactylus latrans* (Steffen, 1815) (Barrasso et al., 2009; Leivas e Moura dados não publicados). A partir dessa análise, o nicho trófico amplo de *L. catesbeianus* pode ter sido uma característica importante e um dos mecanismos facilitadores no processo de invasão e estabelecimento dessa espécie na localidade estudada, conforme hipotetizado previamente (Vázquez, 2005; MacDougall, et al., 2009).

Os ambientes primariamente utilizados por *L. catesbeianus* são antropizados (ou em fase de recuperação), um tipo de sistema que facilita a invasão por espécies generalistas, pois, possuem uma estrutura ecológica menos complexa (Shea e Chesson, 2002; Marvier et al., 2004). Soma-se a esta característica o fato de *L. catesbeianus* ter

como hábitat natural poças permanentes (Wang et al., 2007; D'Amore et al., 2009), o processo de adaptação da espécie (estratégias alimentares e reprodutivas, por exemplo) é produto das forças de seleção que ocorreram neste tipo de ambiente. Assim, as condições ambientais e climáticas que *L. catesbeianus* encontrou nas áreas invadidas facilitam o estabelecimento das populações pelo hábito generalista. Além disso, a presença de populações em criadouros podem ter fornecido um prévia aclimatação diminuindo o stress fisiológico as condições climáticas locais. No entanto, as características de dominância nos sistemas em estudo não são apenas produto do hábito generalista, mas sim de vantagens no valor adaptativo no ambiente, normalmente associado aos padrões de reprodução (ver capítulo II).

Esse indicativo reforça a necessidade de desenvolvimento de estudos tanto auto quanto sinecológicos em longo prazo para se aumentar a compreensão do sistema e, assim, planejar ações mais efetivas que visem controlar/erradicar esta espécie de ambientes naturais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ahola M., M. Nordstro, E. Korpima, P.B. Banks, e N. Laanetu. 2006. Alien mink predation induces prolonged declines in archipelago amphibians. *Proceedings of the Royal Society*. 273: 1261–1265.
- Alford R.A., e S.J. Richards. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ecology Systmatic* 30: 133–165.
- Austin J. D., S.C. Lougheed e P.T. Boag. 2004. Controlling for the effects of history and nonequilibrium conditions in gene flow estimates in northern Bullfrog (*Rana catesbeiana*) populations. *Genetics* 168: 1491–1506.
- Barrasso D.A., R. Cajade, S.J. Nenda, G. Baloriani, e R. Herrera. 2009. Introduction of the American Bullfrog *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in Natural and Modified Environments: An Increasing Conservation Problem in Argentina. *South American Journal of Herpetology* 4: 68-75.
- Batista C.G. 2002. *Rana catesbeianus* (bullfrog). Effects on native anuran community. *Herpetology* 33: 131.
- Beard K. H. e J. Baillie. 1998. *Rana catesbeiana*. Diet. *Herpetology Review* 29: 1- 40.
- Berger L., R. Speare, P. Daszak, E. Green, A.A. Cunningham, C.L. Goggin, R. Slocombe, M.A. Ragan, A.D. Hyatt, K.R. McDonald, H.B. Hines, K.R. Lips, G. Marantelli, e H. Parkes. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *National Academy of Sciences USA* 95: 9031–9036.
- Boelter, R.A., e S.Z. Cechin. 2007. Impact of the bullfrog diet (*Lithobates catesbeianus* Anura, Ranidae) on native fauna: case study from the region of Agudo,RS,Brazil. *Natureza & Conservação* 5 (2):115-123.
- Borror, D.J., C. A. Triplehorn, N.F. Johnson. 1992. An introduction to the study of insects. 6th ed. Harcourt Brace College Publishers. Philadelphia.

- Bruggers, R. L. 1973. Food Habits of Bullfrogs In Northwest Ohio. *The Ohio Journal of Science* 73 (3): 185.
- Bull, E. L. 2003. Diet and prey availability of Columbia spotted frogs in northeastern Oregon. *Northwest Science* 77: 349–356.
- Bury, B.R., e J.A. Whelan. 1984. Ecology and management of the bullfrog. Fish and Wildlife Service, Washington.
- Callegari-Jacques, S. M. 2003. Bioestatística: princípio e aplicações. Artmed, Porto Alegre.
- Camargo Filho, C. B., H.C. Costa, E.T. Silva, O.P. Ribeiro Filho, e R.N. Feio. 2008. *Lithobates Catesbeianus* (American Bullfrog) Prey. *Herpetological Review* 39: 338.
- Campbell, W., G. R. Ryder, e W. Afiel. 2004. Field Observations of Bullfrog (*Rana Catesbeina*) Prey In British Columbia. *Wildlife Afiel*.
- Carpenter, N.M., M.L. Casazza, e G.D. Wylie. 2002. *Rana catesbeianus* (bullfrog). Diet. *Herpetology Review* 33: 130.
- Conte, C.E., e R.A. Machado. 2005. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 4.
- Corse W. A., e D. E. Metter. 1980. Economics, adult feeding and larval growth of *Rana catesbeiana* on a fish hatchery. *Journal of Herpetology* 14: 231–238.
- Crump, M.L., N.J. Scott, W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.C. Hayek, L. C., e M.S. Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians.
- D'amore, A.E., e K. McNicholhas. 2009. Invasive species shifts ontogenetic resource partitioning and microhabitat use of a threatened native amphibian. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 534–541.

- Daszak, P., A. Cunningham, e A.D. Hyatt. 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity Distribution* 9: 141–50.
- Davis, M.A., J.P. Grime, e L. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534.
- Daza, J.D., e F. Castro, F. 2002. Hábitos alimenticios de la rana toro (*Rana catesbeiana*) Anura: Ranidae en el Valle del Cauca, Colômbia. *Revista de la Académica Colombiana de Ciencias*. 8: 265-274.
- Duellman, W. E., e L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Ehrlich, P.R. 1986. Which animal will invade? In: Mooney, H.A. e J. A Drake (eds.) *Ecology of biological invasions of North American and Hawaii*, pp. 79–95. New York.
- Facon, B., J. Genton, J. Shykoff, P. Jarne, A. Estoup, e P.D. Benoit. 2006. General eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology e Evolution*. 21(3): 130-135.
- Ficetola, G. F., W. Thuiller, e C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species-the American bullfrog. *Diversity and Distribution* 13: 476–485.
- Frost, D.R. 1985. *Amphibian Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference*. Allen Press, Lawrence.
- Gamradt, S. C., e L.B., Kats. 1996 Effect of introduced crayfish and mosquitofish on California newts. *Conservation Biology* 10: 1155– 1162.
- Garner, T.W.J., M.W. Perkins, P. Govindarajulu, D. Seglie, S. Walker, A.A. Cunningham, e M.C. Fisher. 2006. The emerging amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* globally infects introduced populations of the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Biology Letter* 2:455–459.
- Giovanelli, J. G. R., C. F. B. Haddad, e J. Alexandrino. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions* 10: 585-590.

- Gollop T. 1978. Bullfrogs preying on cedar waxwing. *Herpetological Review* 9: 47–48.
- Gotelli, N.J., e G.L. Entsminger. 2000. EcoSim: Null models software for ecology. Version 5.0. Acquired Intelligence Inc. e Kesity-Bear.
- Graham, T. E. 1984. *Pseudemys rubriventris* (Red-bellied turtle). Predation. *Herpetology Review* 15:19–20.
- Guix J.C. 1990. Introdução e colonização de *Rana catesbeiana* (Shaw,1802) em um pequeno vale no Município de Suzano (SP), Sudoeste do Brasil. *Grupo Estudos Ecologicos* 2: 32-34.
- Hammer O., D.A.T. Harper, e P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistic software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 9.
- Hirai, T. 2004. Diet composition of introduced bullfrog, *Rana catesbeiana*, in the Mizorogaike Pond of Kyoto Japan. *Ecological Research* 19: 375-380.
- Holland, R. E. 1993. Changes in planktonic diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island area, Western Lake Erie, since the establishment of the zebra mussel. *Journal of Great Lakes Research* 19: 617–624.
- Howard, R.D. 1981. Sexual Dimorphism in Bullfrogs. *Ecology* 62 (2): 303-310.
- Jared, C., e R.C. Toledo. 1989. Considerações sobre o veneno dos anfíbios. *Ciência e Cultura*. 41: 250-258.
- Jefferies, R.L. 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food web dynamics. *Trends Ecology Evolution* 15: 19–22.
- Kaefer, I.L., R. A. Boelter, e S. Z. Cechin. 2007. Reproductive biology of the invasive bullfrog *Lithobates catesbeianus* in southern Brazil. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board* 44: 435–444.
- Kats, L.B., e R.P. Ferrer. 2003. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. *Diversity Distribution* 9: 99–110.

- Keane, R. M., e M.J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17 (2): 167-170.
- Kiesecker, J.M., e A.R. Blaustein. 1998. Effects of introduced bullfrog and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12: 776–787.
- Knapp, R.A., e K.R. Matthews. 2000. Non-native fish introductions and the decline of the mountain yellow-legged frog from within protected areas. *Conservation Biology* 14: 428–438.
- Kolar, C.S., e D.M. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecology Evoution* 16: 199–204.
- Korschgen, L., e T. Baskett. 1963. Foods of impoundment and stream dwelling bullfrogs in Missouri. *Herpetologica* 19: 89-99.
- Korsu, K., A. Huusko, e T. Muotka. 2007. Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents. *National Academy of Sciences* 104: 9725-9729.
- Krebs, C.J. (1999). *Ecological methodology*. Addison Wesley Educational Publishers. Menlo Park, California.
- Kupferberg, S.J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) Invasion of a California river: the role of competition. *Ecology* 78: 1736-1751.
- Lamb, T. 1984. The influence of sex and breeding condition on microhabitat selection and diet in the Pig Frog *Rana grylio*. *American Midland Naturalist* 111: 311–318.
- Lawler S.P., D. Dritz, T. Strange, e M. Holyoak. 1999. Effects of introduced mosquito fish and bullfrog on the threatened California red-legged frog. *Conservation Biology* 13: 613-22.
- Lee, D. S. 1969. Notes on the feeding behavior of the cave-dwelling bullfrogs. *Herpetologica* 25: 211-212.

- Lodge, D.M. 1993. Biological Invasions: lessons for ecology. *Trends Ecology and Evolution* 8: 1337.
- Longcore, J.E., A.P. Pessier, e D.K. Nichols. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia* 91(2): 219-227.
- MacDougall, A.S., G.B. Jonathan, e M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche *Journal of Ecology* 97: 609–615.
- Magnusson, W. E., A. P. Lima, W. A. Silva, e M. C. Araújo. 2003. Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia*, 2003: 13 -19.
- Maneyro, R., D. E. Naya, I. Rosa, A. Canavero, A. Camargo. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia, Série Zoologia*, 94 (1).
- Marvier, M., P. Kareiva, e M. G. Neubert. 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* 24:869-878.
- McKinney, M.L., e J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 450–453.
- McNeely, J.A., H.A. Mooney, L.E. Neville, P.J. Schei, e J.K. Waage. 2001. A global strategy on invasive alien species. IUCN, Gland, Switzerland.
- Ministério do Meio Ambiente (MMA), 2006. Espécies Exóticas Invasoras: Secretaria de Biodiversidade e Florestas Situação Brasileira, Brasília
- Moyle P.B., e J.E. Willams. 1990. Biodiversity loss in the temperate zone: decline of the native fish fauna of California. *Conservation Biology* 4:275-84.
- Nicholls, K. H., e G. J. Hopkins. 1993. Recent changes in Lake Erie (North Shore) phytoplankton: cumulative impacts of phosphorus loading reductions and the zebra mussel introduction. *Journal of Great Lakes Research* 19: 637–647.

Neville L.E. e S. Murphy. 2001. Invasive Alien Species: Forging Cooperation to Address a Borderless Issue. International Association for Ecology (INTECOL) Newsletter, Spring/Summer 2001: 3-7.

Parker, I. M., D. Simberloff, M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P.M. Kareiva, M.H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J.E. Beyers, L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions*. 1: 3–19.

Pearl, C. A., M.J. Adams, R.B. Bury, e B. McCreary. 2004. Asymmetrical effects of introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) on native ranid frogs in Oregon. *Copeia* 11–20.

Petren K., e T.J. Case. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77: 118-32.

Phillips, B. L., G. P. Brown, e R. Shine. 2003. Assessing the potential impact of cane toads on Australian snakes. *Conservation Biology* 17: 1738-1747.

Pianka, E.R. (1973). The structure of lizards communities. *Ecology and Systematics* 4: 53–74.

Prado, C. P. de A., M. Uetanabaro, e C. F.B. Haddad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 211-221.

R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

Ricciardi, A., e J.B. Rasmussen. 1998. Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55:1759-1765.

- Ruxton, G.D. 2006. The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann–Whitney U test. *Behavioral Ecology* (4):688-690.
- Schloegel, L. M., A. M. Picco, A. M. Kilpatrick, A. J. Davies, A. D. Hyatt, e P. Daszak. 2009. Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation*, 142: 1420-1426.
- Schoener, T. W. 1977. Competition and the niche. In: *Biology of the Reptilia*. Vol. 7. C. Gans e D. W. Tinkle (eds.), p. 35–136. Academic Press, New York.
- Schoener, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70: 1559–1589.
- Settle, W. H., e L.T. Wilson. 1990. Invasion by the Variegated Leafhopper and Biotic Interactions: Parasitism, Competition, and Apparent Competition. *Ecology*. 71(4): 1461-1470.
- Shea, K., e P.L Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170-176.
- Silva, E. T., E. P. Reis, R. E. Feio, e O. P. R. Filho. 2009. Diet of the invasive frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: ranidae) in Viçosa, Estado de Minas Gerais, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 4 (3): 286-294.
- Stumpel, A.H.P. 1992. Successful reproduction of introduced bullfrogs, *Rana catesbeiana*, in northwestern Europe: a potential threat to in-digenous amphibians. *Biological Conservation* 60:61–62.
- Toledo, L. F., F. B. Britto, O. G. S. Araújo, L. M. O. Giasson, e C. F. B. Haddad. 2006. The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology* 1(3):185-191.
- Toledo, L. F., R. R. Silva, e, C. F. B. Haddad. 2007. Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology* 271: 170-177.

- Tyler J. D., e R. D. Jr. Hoestenbach. 1979. Differences in foods of bullfrogs (*Rana catesbeiana*) from pond and stream habitats in southwestern Oklahoma. *Southwestern Naturalist*. 24: 33–38.
- Vázquez, D. P. 2005. Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. In M.W. Cadotte, S.M. McMahon, e T. Fukami (eds.), *Conceptual ecology and invasions biology*, 317–332. Gran Bretanha.
- Vizotto, L.D. (1984). Ranicultura. *Ciencia Cultura* 36: 42-5.
- Vitousek, P.M., C.M., D'antonio, L.L. Loope, M. Réjmanek, e R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal Ecology* 21 (1): 1-16.
- Vitule, J.R.S. 2009. Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. *Neotropical Biology and Conservation* 4 (2):111-122.
- Wang, Y., Z. Guo, C.A. Pearl, e Y. Li. 2007. Body size affects the predatory interactions between introduced American Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) and native anurans in China: an experimental study. *Journal of Herpetology* 41: 514–520.
- Warburton, k., S. Retif e D. Hume. 1998. Generalists as sequential specialists: diets and prey switching in juvenile silver perch. *Environmental Biology of Fishes* 51: 445–454.
- Wekerlin, D.F. 1988. Métodos para a alimentação e desenvolvimento da *Rana catesbeiana* nas diferentes fases em regiões quentes e frias no Brasil. Dados não publicados, Monografia de especialização, Pontifícia Universidade Católica do Paraná, Curitiba.
- Werner, E.E., G.A. Wellborn, e M.A. McPeck. 1995. Diet composition in post metamorphic bullfrogs and green frogs: implications for interspecific predation and competition. *Journal of Herpetology* 29: 600-607.
- White, E.M., J.C. Wilson, e A.R. Clarke. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12: 443–455.

Willis, Y.L., D.L. Moyle, e T.S. Baskett. 1956. Emergence, breeding, hibernation, movements and transformation of the Bullfrog, *Rana catesbeiana* in Missouri. *Copeia* 30–41.

Wu, Z., Y. Li, Y. Wang, e M. J. Adams. 2005. Diet in introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*): Predation on and diet overlap with native frogs on Daishan Island, China. *Journal of Herpetology* 39: 668–674.

CAPÍTULO II

Padrão reprodutivo da espécie invasora

***Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura)**

RESUMO

A Rã-Touro (*Lithobates catesbeianus*) é uma espécie invasora de anuro no Brasil e outros países, e pode interferir na dinâmica de comunidades e populações nativas de anuros. No entanto, os mecanismos que permitiram o estabelecimento dessa espécie não são conhecidos. Considerando que a reprodução é característica chave na dinâmica e estabelecimento de espécies invasoras em novo ambiente, o presente trabalho investigou a biologia reprodutiva de *L. catesbeianus* em área subtropical no sul do Brasil. Foram realizadas coletas mensais de *L. catesbeianus* (junho de 2008 a maio de 2009) em três pontos no estado do Paraná, sendo coletados 104 fêmeas e 79 machos. No laboratório, foi realizada a biometria, determinado o sexo e o desenvolvimento macroscópico das gônadas dos exemplares. Posteriormente, as gônadas foram retiradas e pesadas para determinação do IGS individual, sendo uma sub-amostra foi processada para análise histológica. Foram determinados cinco estágios de desenvolvimento ovariano e quatro estágios de desenvolvimento testicular através da análise microscópica. A observação histológica de ovários semidesovados permitiu caracterizar a desova do tipo parcelada para a espécie. A curva de maturação, confeccionada através da variação dos valores de IGS médio mensal, separadamente, para fêmeas e machos, verificou-se que a primavera e o verão foram os períodos de maior atividade reprodutiva. A curva de maturação de fêmeas mostrou graficamente dois picos reprodutivos durante o período de análise, um de agosto a novembro e outro em fevereiro, corroborando com a desova do tipo parcelada. Machos apresentaram pouca variação nos valores de IGS médio mensal durante o período, obtendo os maiores valores entre agosto a fevereiro. O CRC da primeira maturação para fêmeas foi estimado em 84,5 mm, o menor macho em maturação tinha 76,0 mm.

PALAVRAS-CHAVE: espécie exótica, rã-touro, reprodução, Brasil.

ABSTRACT

Bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) is an invasive anura introduced in Brazil and others countries that can affect the dynamics of communities and populations of native frogs. However, the mechanisms that have allowed the establishment of this species are not known. Considering that reproduction is a key feature in the dynamics and establishment of an invasive species in the new environment, this study investigated the reproductive biology of *L. catesbeianus* in subtropical area in southern Brazil. Sampling were done monthly, from June 2008 to May 2009 at three points in the State of Paraná. During this period we collected 104 females and 79 males. In the laboratory, we conducted measurements; sex determination and the macroscopic gonadal stage were assigned. Subsequently, the gonads were removed and weighed to determine the individual GSI. Also, a sub-sample was processed for histological analysis. We determined five stages of ovarian development and four stages of testicular development by microscopic analysis. The curve of maturation, using the mean monthly variation of GSI for females and males, showed that spring and summer were the periods of higher reproductive activity. The curve of maturation of females showed, graphically, two reproductive peaks during the analysis period, one from August to November and other in February. Males showed little variation in mean monthly of GSI values during the period, with higher values from August to February. The CRC of the first maturation for females was estimated in 84,5 mm, and the smallest male was in 76,0 mm.

KEYWORDS: biological invasion, Bullfrog, reproduction.

INTRODUÇÃO²

As invasões biológicas são consideradas uma das principais causas de perda de biodiversidade mundial (Moyle e Williams, 1990; Vitousek et al., 1997; MMA, 2006). Para que o processo de invasão biológica ocorra é necessário que uma espécie com potencial de invasão seja introduzida em novo hábitat e supere as resistências ecológicas desse local, sejam estas impostas pelo ambiente (filtros abióticos) ou pela comunidade invadida (filtros bióticos) (Rahel, 2000). Caso uma espécie exótica supere tais mecanismos ela pode se estabelecer e se desenvolver, mantendo sua população viável ao longo do tempo, o que a define como uma espécie invasora (Rejmánek, 1999). Embora o reconhecimento de uma espécie como invasora seja direto, a definição de quais mecanismos favoreceram o processo de invasão bem como a dinâmica desses fatores no processo de invasão não são totalmente conhecidos (Lodge, 1993). Muitos estudos indicam que, o tempo de sucesso de invasão e dispersão de uma espécie depende de características do ambiente invadido e dos atributos biológicos individuais e populacionais da espécie (Rahel, 2000; Sakai et al., 2001; D'Amore et al., 2009). Dentre os atributos ambientais, a combinação de fatores bióticos e abióticos como, clima, isolamento entre comunidades (geográfico e histórico), baixa diversidade nas comunidades invadidas (Moyle e Ellsworth, 2004; White et al., 2006), atividades antrópicas (Bohn et al., 2004; D'Amore et al., 2009), ausência de competidores (ou presença de competidores inferiores), predadores e de parasitas, bactérias e vírus são fundamentais no sucesso da invasão (Sakai et al., 2001; Wolfe, 2002).

Dentre os atributos biológicos que podem ser fundamentais para determinar o sucesso no estabelecimento de uma população exótica, considera-se a capacidade de respostas evolutivas rápidas (Sakai et al., 2001), característica do nicho trófico,

² Texto formatado segundo normas da revista *Journal of Herpetology*.

temporal e espacial (Vázquez, 2005) e características reprodutivas (fecundidade elevada, longo período reprodutivo, maturidade sexual precoce e cuidado parental) (Wootton, 1998) sejam fundamentais. Neste contexto, as características reprodutivas mais generalistas de uma espécie invasora deveria influenciar positivamente a dinâmica populacional desta espécie no ambiente recém invadido, permitindo, como consequência, um aumento na abundância de propágulos, o que poderia levar a uma expansão populacional mais rápida e um aumento na probabilidade de sucesso no processo de colonização (Meshaka, 2001; Lockwood, 2005).

Dentre as espécies invasoras, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) é considerada uma das 100 espécies com maior potencial de invasão no mundo (Lowe et al., 2004), e uma das causas do declínio populacional global de anfíbios (Alford e Richards, 1999). Dentre os efeitos negativos sobre as comunidades nativas podemos citar a competição por recursos (sobreposição de nicho espacial e alimentar) (Kupferberg, 1997; Pearl et al., 2004), predação (Wu et al., 2005; Boelter e Cechin, 2007) e transmissão de patógenos como o fungo *Batrachochytrium dendrobatidis*, causador da quitridiomíose, doença apontada atualmente como uma das principais causadoras do declínio populacional de anuros em várias partes do mundo (Berger et al., 1998; Longcore et al., 1999; Toledo et al., 2006; Schloegel et al., 2009). *Lithobates catesbeianus* é uma espécie de rã de grande porte e ocorre naturalmente no Canadá, parte dos EUA (leste e centro sul) e parte do México (norte) (Frost, 1985; Giovanelli et al., 2008). No entanto, devido ao seu potencial econômico foi introduzida em mais de 40 países (Ficetola et al., 2007). Atualmente, a ocorrência da espécie é descrita para outros estados brasileiros como Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais e Rio de Janeiro (Giovanelli et al., 2008). Nos ambientes onde é nativa, a espécie habita poças permanentes, apresenta coloração esverdeada em seu dorso e branca no ventre,

apresenta indivíduos adultos variando entre 8 e 20 cm comprimento rostro-cloacal (CRC) e tem longevidade entre 10 e 16 anos (Bury e Whelan, 1984). A espécie apresenta dimorfismo sexual em relação ao tamanho (CRC), no tamanho da membrana timpânica, onde o tamanho da membrana timpânica nos machos, é cerca de 50% maior que nas fêmeas, e na região gular, que é amarelada nos machos (Ryan, 1980; Shofner e Feng, 1981).

Na área de distribuição original, *L. catesbeianus* possui atividade predominantemente noturna onde, durante o período reprodutivo (abril/maio a junho/julho) (Ryan, 1980), os machos iniciam sua atividade de vocalização em coros. O comportamento reprodutivo da espécie é marcado pela atividade vocal dos machos, presença de machos territorialistas (território com tamanho variando de 4 a 25 m de raio) (Emlen, 1976; Ryan, 1980) e intensa movimentação de fêmeas durante o período reprodutivo onde, após a seleção do macho, ocorre o amplexo e a postura dos ovos no território do macho elegido (Howard, 1978; Ryan, 1980). A postura pode ocorrer uma ou duas vezes em um ciclo reprodutivo, trabalhos indicam que a desova em ambiente natural tem massa média de 3.208 cm³ e contém aproximadamente 7.360 ovos (Emlen, 1977; Ryan, 1980; Govindarajulu et al., 2006), podendo esse número chegar a 47.870 ovos (McAuliffe, 1978).

Os eventos reprodutivos (desovas) de *L. catesbeianus*, como em outros grupos de anuros, são regidos por fatores endógenos (estímulos hormonais) e exógenos (estímulos ambientais). Dentre os estímulos ambientais, os fatores abióticos como fotoperíodo, temperatura, umidade e precipitação são considerados como os principais agentes determinantes da duração e época do ano de reprodução dos anfíbios (Ryan, 1980; Duellman e Trueb, 1994; Prado et al., 2005). As espécies de regiões temperadas, como *L. catesbeianus* em sua distribuição original, apresentam ciclos reprodutivos

descontínuos devido à influência desses fatores (principalmente temperatura e pluviosidade) (Ryan, 1980). As espécies de regiões tropicais podem apresentar ciclos reprodutivos sazonais ou contínuos, esses, mais dependentes da precipitação. (Duellman e Trueb, 1994; Conte e Machado, 2005; Prado e Haddad, 2005; Santos e Oliveira, 2007).

O conhecimento sobre aspectos populacionais de *L. catesbeianus* em regiões tropicais onde foi introduzida são escassos. Ainda, a maioria dos resultados conhecidos é produto de análises que visam o aprimoramento de técnicas de manejo para criação da espécie em cativeiro e na biologia reprodutiva da espécie, porém, realizados em cativeiro (Costa et al., 1998; Lima et al., 1998). Apenas um estudo no Brasil investigou a biologia reprodutiva de *L. catesbeianus* em vida livre (Kaefer et al., 2007). Os resultados indicam que a espécie está adaptada as condições climáticas locais, sendo potencialmente reprodutiva durante o ano todo, embora com atividade reprodutiva mais intensa durante o verão e a primavera (Kaefer et al., 2007). No entanto, existe a necessidade de se compreender detalhadamente a autoecologia de *L. catesbeianus* ao longo da distribuição geográfica, para se entender o processo de adaptação as condições ambientais e ecológicas nos ambientes naturais.

A necessidade de se analisar localmente os processos de estruturação populacional em ambientes naturais são de extrema importância para entender como a espécie responde as mudanças ambientais, partindo da premissa que a localização geográfica de uma espécie influencia diretamente a história de vida, como o número de eventos reprodutivos, o tamanho do corpo e o tamanho na maturidade sexual (Bury e Whelan, 1984). Assim, considerando que a reprodução é uma característica chave para a dinâmica populacional e tem papel fundamental na intensidade de pressão de propágulo (Lockwood, 2005) de uma espécie invasora, o presente trabalho tem como objetivo geral

descrever as características reprodutivas de *L. catesbeianus* em ambientes que foi introduzida através da análise histológica de gônadas sexuais de machos e fêmeas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido em três pontos amostrais, nos municípios de Quatro Barras (25°18'47"S e 48°58'07"W), Campina Grande do Sul (25°17'09"S, 49°00'05"W) e Bocaiúva do Sul (25°14'21"S e 49°02'10"W), no Estado do Paraná (ver figura 1, capítulo I). Estas áreas estão distribuídas em aproximadamente 12 km, sobre domínio vegetacional de Floresta Ombrófila Mista Montana, *i.e.* Floresta de Araucária, exploradas por ação antrópica. As áreas estão localizadas no Primeiro Planalto paranaense sobre os sedimentos de idade pleistocênica da Bacia de Curitiba, com altitude aproximada de 918 m.

Com relação a estrutura hidrográfica, a região amostral possui duas bacias denominadas por Bacia do Iraí e Bacia do Capivari. As áreas estão sobre o mesmo domínio morfoclimático sendo o clima do tipo temperado subtropical (Cfb). Durante o período de estudo a temperatura média anual foi de $17,33 \pm 0,67$ °C sendo $12,49 \pm 0,73$ °C a média geral para os meses mais frios (junho e julho de 2008) e $22,19 \pm 0,65$ °C a média para os meses mais quentes (dezembro de 2008 a fevereiro de 2009). As precipitações são freqüentes e bem distribuídas durante o ano, e no período de estudo tiveram média mensal de $95,18 \pm 17,99$ mm/mês e acumulado de anual de 1.142, 20 mm/ano. A umidade relativa do ar média mensal foi de $84 \pm 0,94$ %, com ocorrência regular de geadas durante o inverno (SIMEPAR) (ver figura 2, capítulo I).

A seleção dos ambientes amostrados foi baseada em estudos prévios (Leivas e Machado, dados não publicados) que registraram a espécie *L. catesbeianus*, em período

anterior ao ano de 2001. Utilizou-se como critério de seleção: a presença e abundância da espécie, o tempo de estabelecimento de suas populações nos municípios, a acessibilidade ao local do estudo e a viabilidade da captura dos exemplares.

Cada ponto de coleta foi constituído por um conjunto de tanques (4 a 6 tanques), que foram utilizados para a piscicultura e encontravam-se desativados a cerca de cinco anos. Os tanques apresentavam características estruturais semelhantes como: tamanho (variando entre 50 m² a 200 m²), a cobertura vegetal do entorno constituída por parcelas com espécies arbóreas e arbustivas e parte coberta apenas com gramíneas e profundidade aproximada de 2 m com vegetação aquática no interior (ver figura 3, capítulo I).

Amostragem

Durante o período de estudo, os dados abióticos (temperatura e pluviosidade) foram obtidos a partir da estação meteorológica do Sistema Meteorológico do Paraná (SIMEPAR) localizada no município de Quatro Barras.

Para o estudo foram realizadas amostragens mensais no período de junho de 2008 a maio 2009. As coletas foram noturnas, entre 20:30 e 24:00 h, em cada ponto amostrado. Cada fase de campo mensal correspondeu a uma noite em cada ponto amostral, totalizando três noites de amostragem a cada mês. Em campo, utilizou-se o método de busca ativa (Crump et al., 1994), onde os indivíduos de *L. catesbeianus* foram localizados e capturados. Após a captura os indivíduos foram acondicionados separadamente em sacos plásticos, transportados ao laboratório e, posteriormente, sacrificados de acordo com a legislação vigente (CFMV, resolução 714) para a análise das gônadas e tomada dos dados biológicos. A captura dos exemplares foi realizada sob a licença de coleta do IBAMA nº10277-1 e os exemplares testemunhos de cada

município amostrado, foram depositados no Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná.

Procedimento Laboratorial

Em laboratório, os exemplares foram mensurados nas variáveis biométricas: comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa total (MC). Todas as medidas de massa (MC e massa da gônada (MG) foram realizadas com auxílio de balança de precisão (0,001 g) e expressa em gramas (g). As medidas de comprimento foram determinadas com o auxílio de um paquímetro digital e expressas em milímetros (mm).

Após a tomada dos dados morfométricos, os exemplares tiveram a região ventral seccionada, para a exposição das gônadas, permitindo a determinação do sexo e análise macroscópica da gônada para determinação do desenvolvimento gonadal. As gônadas foram retiradas e determinada a massa (MG), sendo que parte da amostra mensal foi fixada em ALFAC por 18 h, para a confecção de lâminas histológicas. O material destinado à análise histológica foi processado rotineiramente, incluído em parafina e corado com Hematoxilina e Eosina (HE). As lâminas confeccionadas foram analisadas em microscopia de luz e com base na quantidade e tipos celulares do parênquima, presentes nas gônadas em ambos os sexos, foi confirmada ou corrigida a determinação dos estágios de desenvolvimento gonadal macroscópica.

Análise de Dados

Foi testada a existência de dimorfismo sexual em adultos de *L. catesbeianus* com base na comparação das variáveis biométricas (variáveis dependentes), comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa total (MC) através do teste t de Student com correção de Welsh entre os adultos de ambos os sexos (variável independente). O teste t

de Welsh foi usado porque o teste das variâncias entre os grupos indicou que não eram homogêneas mesmo após transformação logarítmica. A diferença básica na análise da estatística t é que as variâncias não são agrupadas e sim calculadas separadamente para cada grupo (Ruxton, 2006).

Para o estudo da biologia reprodutiva utilizou-se a análise histológica para determinação dos estágios de desenvolvimento gonadal. Este conjunto de técnicas foi utilizado por permitir a visualização da distribuição percentual mensal dos estágios de desenvolvimento gonadal, separadamente para machos e fêmeas. As análises dos tipos celulares que estabelecem a escala de maturidade sexual para fêmeas e machos (ovogênese e espermatogênese) foram baseadas em Costa et al. (1998 a e b).

A fim de caracterizar o ciclo reprodutivo da espécie foi determinado o Índice Gônado-Somático (IGS), que apresenta a participação da massa da gônada em relação a massa total do indivíduo, representado pela expressão:

$$\text{IGS} = \left(\frac{\text{Mg}}{\text{Mc}} \right) \times 100$$

Onde, “Mg” representa a massa da gônada e “Mc” a massa corporal do indivíduo.

O IGS foi calculado para cada indivíduo. Posteriormente, os valores foram agrupados de acordo com o mês de coleta e o sexo, o que resultou em um valor de IGS médio mensal para cada sexo, permitindo, desta forma, confeccionar as curvas de maturação da espécie ao longo do ano.

A caracterização histológica dos estágios de desenvolvimento das gônadas auxiliou na distribuição mensal de indivíduos jovens e adultos no período de estudo. Independentemente do sexo, foram considerados jovens somente os indivíduos que apresentaram gônadas no estágio imaturo (I) e adultos, os exemplares que apresentaram gônadas nos outros estágios de desenvolvimento.

Para se determinar a relação entre os fatores abióticos (temperatura e precipitação) com a atividade reprodutiva de *L. catesbeianus*, foram utilizados testes de correlação de Spearman. Foram testadas a correlação das variáveis climáticas (temperatura média mensal, (°C) e precipitação acumulada mensal, (mm) com a ocorrência dos estágios de maturação sexual mensal para machos e fêmeas da população e posteriormente com o IGS individual para a população (machos e fêmeas) e para os sexos separados. Foi realizada também uma análise de correlação utilizando os dados de IGS individual dos exemplares com a estimativa de amplitude de nicho trófico mensal para a espécie (ver capítulo I). Essa análise foi realizada para a população (machos e fêmeas) e para sexos separados a fim de determinar possíveis relações entre alimentação e períodos reprodutivos.

O comprimento rostro-cloacal de primeira maturação foi estimado para fêmeas, segundo Vazzoler (1996), sendo definido como o menor CRC em que 50 % dos indivíduos da população encontram-se adultos, participando ativamente do processo reprodutivo. Este foi determinado através da curva que relaciona o ponto médio das classes de comprimento total com a frequência relativa de indivíduos adultos. Para ajuste da curva, foi utilizada a equação:

$$Fr = 1 - e^{-aCRC^b}$$

onde: “fr” frequência relativa de indivíduos adultos, “e” base do logaritmo neperiano, “a” e “b” coeficientes estimados pelo método dos mínimos quadrados aplicado na relação linear obtida pela transformação das variáveis envolvidas, “CRC” ponto médio das classes de CRC total.

A razão sexual foi determinada mensalmente no período de estudo, através da frequência absoluta de fêmeas e machos, sendo o ajuste a proporção de 1:1 testadas pelo método do Qui-quadrado (χ^2), de acordo com Vazzoler (1996). Para o teste de χ^2 foi

aplicado o Fator de Correção de Yates sendo, o uso indicado para amostragens com n inferior a 10 indivíduos (Callegari-Jacques, 2006).

RESULTADOS

Foram analisados 183 exemplares de *L. catesbeianus*, dos quais 104 foram fêmeas e 79 machos sendo que, em todos os meses foram coletados exemplares de ambos os sexos. Durante todos os meses de amostragem foram coletados indivíduos machos e fêmeas, sendo que diferenças significativas na captura entre os sexos ocorreram nos meses de junho, julho e dezembro (Tabela 1).

Tabela 1: Variação temporal na razão sexual de machos e fêmeas de *L. catesbeianus* durante o período amostrado. Os valores do teste de qui-quadrado que possuem um asterisco (*) indicam os meses em que a hipótese nula da igualdade de captura entre os sexos foi rejeitada.

Mês-ano	Machos	Fêmeas	χ^2
jun-08	10	2	5,41*
jul-08	3	12	5,46*
ago-08	9	10	0,10
set-08	6	12	2,05
out-08	6	11	1,52
nov-08	14	10	0,70
dez-08	4	13	4,82*
jan-09	5	8	0,76
fev-09	6	7	0,15
mar-09	8	6	0,35
abr-09	4	7	0,90
mai-09	4	6	0,5
TOTAL	79	104	3,42

O comprimento rostro-cloacal (CRC) das fêmeas coletadas variou entre 60,0 e 162,0 mm e a massa corporal (MC) variou entre 20,99 g e 508,30 g. Já, o comprimento CRC dos machos variou entre 76,0 e 156,0 mm e a MC entre 38,48 g e 391,50 g. Dentre os exemplares amostrados 175 eram adultos e oito jovens sendo, esses apenas fêmeas. Não houve dimorfismo sexual em relação ao CRC de adultos (teste t de Welsh - $t = 0,59$, $Gl = 173$ e $p = 0,44$; média ± 1 desvio padrão: Machos - CRC = $119,2 \pm 41,6$ mm e Fêmeas - CRC = $117,0 \pm 46,4$ mm) e a massa corporal (teste t de Welsh - $t = 0,14$ $Gl =$

172,9 e $p = 0,70$; média \pm 1 desvio padrão: Machos - MC = $196,16 \pm 19.60$ g e Fêmeas: MC= $192,22 \pm 22,49$ g) dos exemplares coletados.

Através da análise histológica foram determinados os estágios de desenvolvimento ovariano e testicular para todos os indivíduos, baseados na frequência e composição de células germinativas (Costa et al., 1998 a e b). Para as fêmeas foram determinados cinco estágios de desenvolvimento ovariano: Imaturo (I), em Maturação (EM), Maduro (M), Semidesovado (SD) e Desovado/Recuperado (D) (Tabela 2 e Figura 4). A determinação do estágio semidesovado caracterizou a desova do tipo parcelada, para *L. catesbeianus*.

Para os machos foram determinados quatro estágios de desenvolvimento testicular: Imaturo (I), em Maturação (EM), Maduro (M), Esvaziado (D) (Tabela 2 e Figura 5).

Tabela 2: Escala de maturidade sexual para fêmeas e machos de *L. catesbeianus*, baseada nas características microscópicas das gônadas sexuais (ovários e testículos). Adaptado segundo Costa et al., 1998 a e b.

Estágio	Característica (Fêmeas)	Característica (Machos)
Imaturo (I)	folículos ovarianos nas fases I e II	Túbulos seminíferos contendo espermatogônias e células de Sertoli
Em Maturação (EM)	folículos ovarianos nas fases I, II, III	Túbulos seminíferos contendo diferentes células da linhagem espermiática: espermatogônias, espermatócitos, espermátides e poucos espermatozóides
Maduro (M)	predomínio de folículos ovarianos na fase IV	Túbulos seminíferos contendo grande quantidade de espermatozóides no lume
Semi-desovado (SD)	folículos vazios e células nas fases II, III e IV	-----
Desovado/Recuperado (D)	folículos vazios e folículos ovarianos nas fases I e II	Túbulos seminíferos com quantidade diminuída de espermatozóides em relação ao estágio anterior, presença de espermatogônias e aumento de tecido conjuntivo entre os túbulos

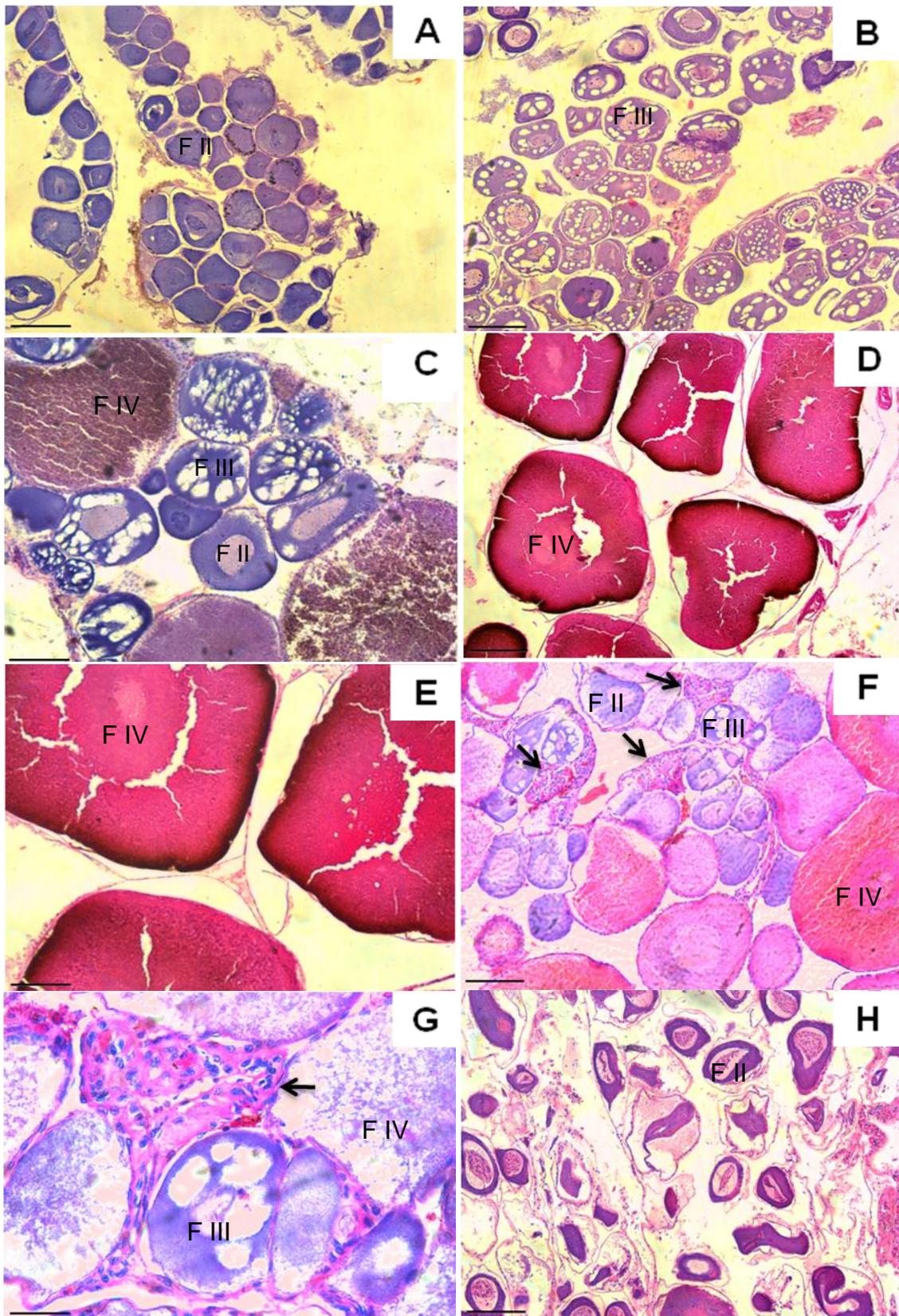


Figura 4. Cortes histológicas de gônadas femininas de *L. catesbeianus* e em detalhe os folículos ovarianos nas diferentes fases de desenvolvimento: fase II (FII), fase III (FIII) e fase IV (FIV). A - ovário imaturo escala 80 μm; B e C - ovário em maturação escala 80 μm; D e E- ovário maduro escala 188 μm e 80 μm; F e G - ovário semidesovado, escala 80 μm e 20 μm; H - ovário desovado escala 80 μm. As setas indicam folículos vazios. Coloração HE.

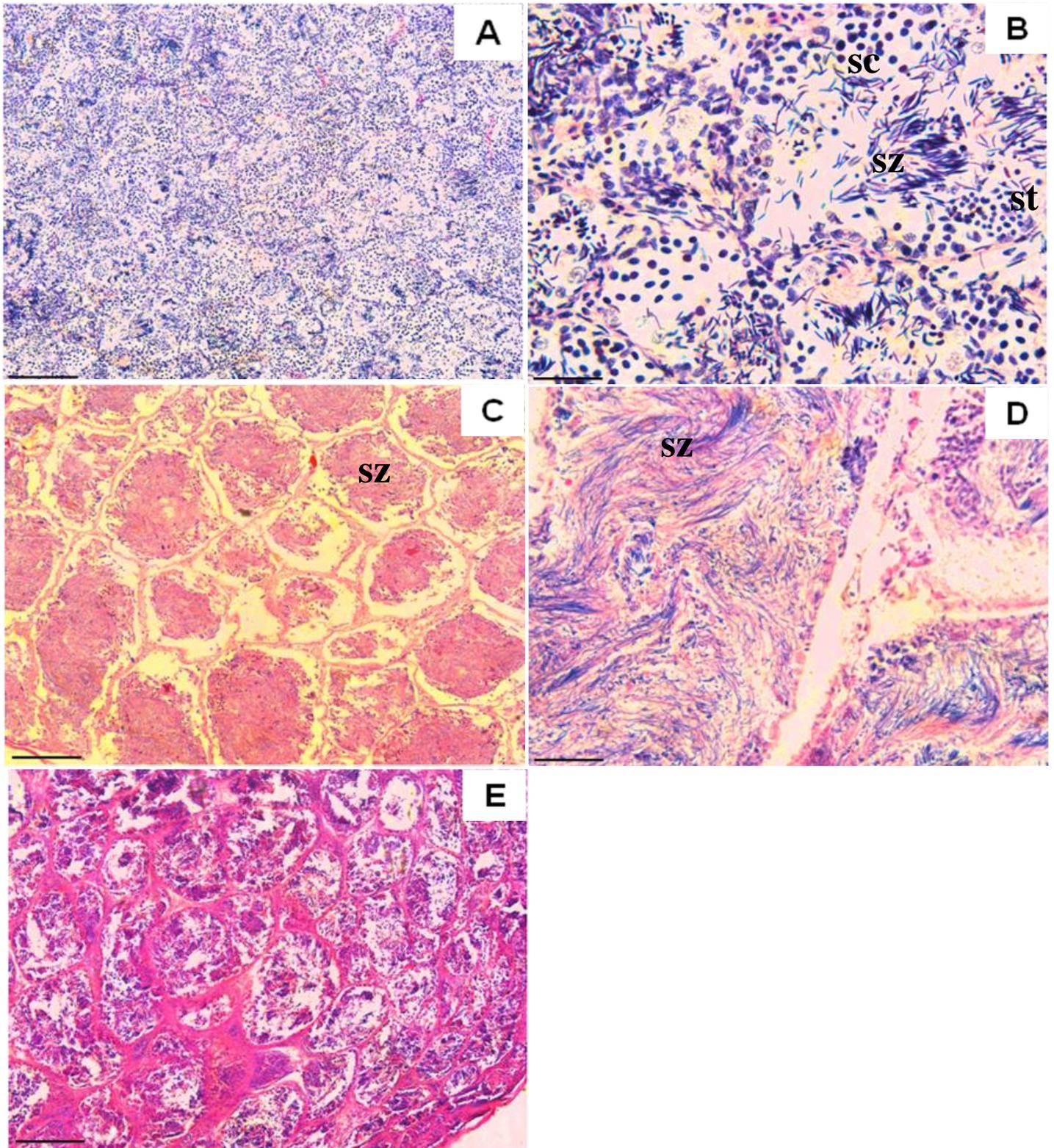


Figura 5. Cortes histológicas de gônadas masculinas de *L. catesbeianus* e em detalhe células germinativas masculinas (SC espermatócito, ST espermatídes e SZ espermatozóide). A e B - testículo em maturação escala 80 µm e 20 µm; C e D - testículo maduro, escala 80 µm e 20 µm; E - testículo esvaziando, escala 80 µm. Coloração HE.

Ciclo reprodutivo

Através da análise gráfica do IGS individual das fêmeas de *L. catesbeianus* (Figura 6 a), foi observado os maiores valores do IGS nos meses de agosto, setembro, outubro, novembro e fevereiro. Da mesma forma, a curva de maturação de fêmeas, baseada nos valores médios mensais (Figura 6 b), indicou dois picos de IGS médio mensal, correspondendo aos dois eventos reprodutivos (desovas), o primeiro de agosto a novembro e o segundo pico no mês de fevereiro, o que permitiu a caracterização da desova do tipo parcelada para a espécie, reforçando os resultados das análises histológicas (estágio semidesovado).

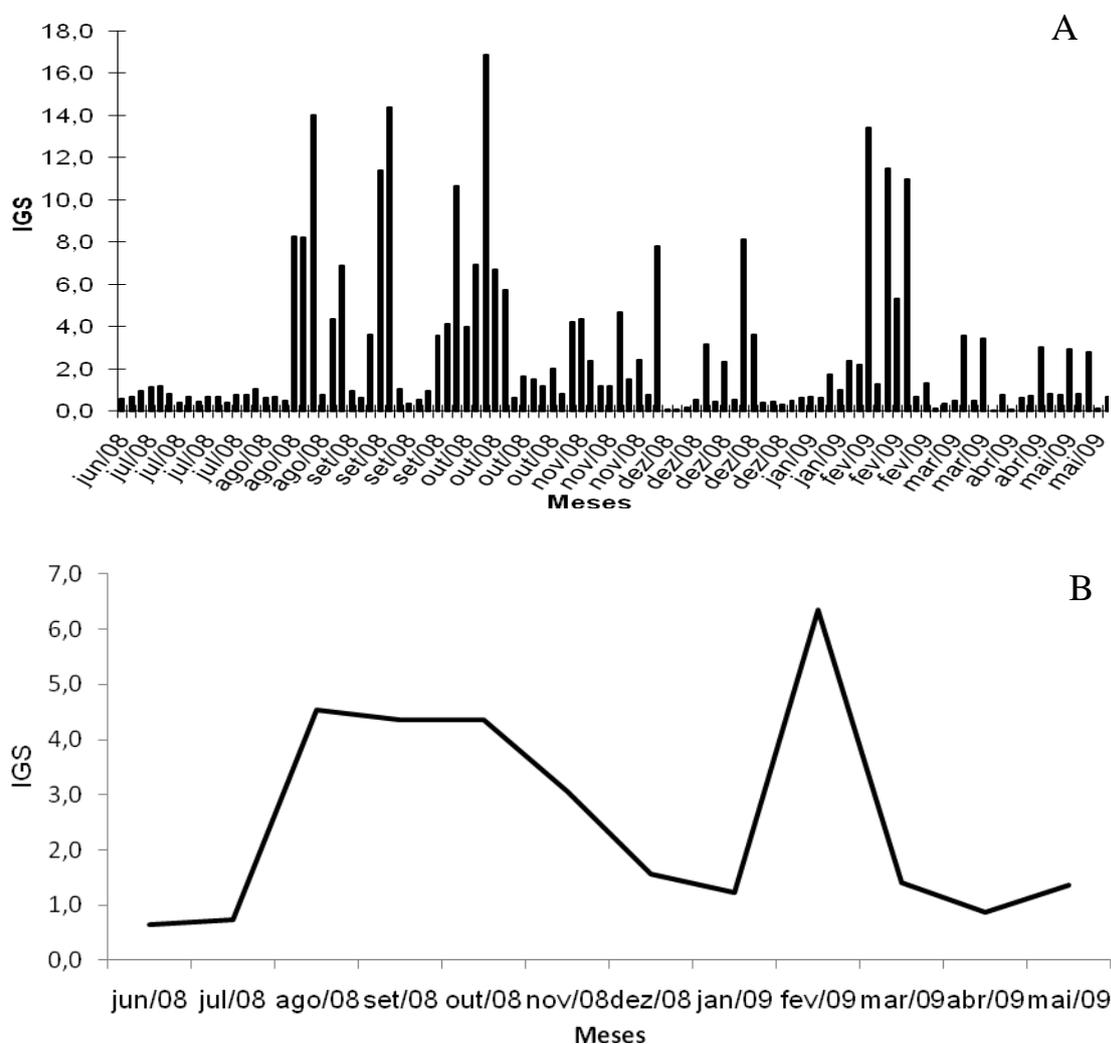


Figura 6. Valores de IGS individuais (A) e valores de IGS médios mensais (B) para fêmeas de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009.

A análise gráfica do IGS individual de machos (Figura 7 a) indicou a presença de valores altos de IGS em todo o período de estudo. A análise da curva de maturação (Figura 7 b) indicou que os maiores valores do IGS médio mensal para os machos ocorreram no período de agosto de 2008 a fevereiro de 2009. Neste período ocorreu a menor variação de massa das gônadas de machos em relação a massa das gônadas das fêmeas.

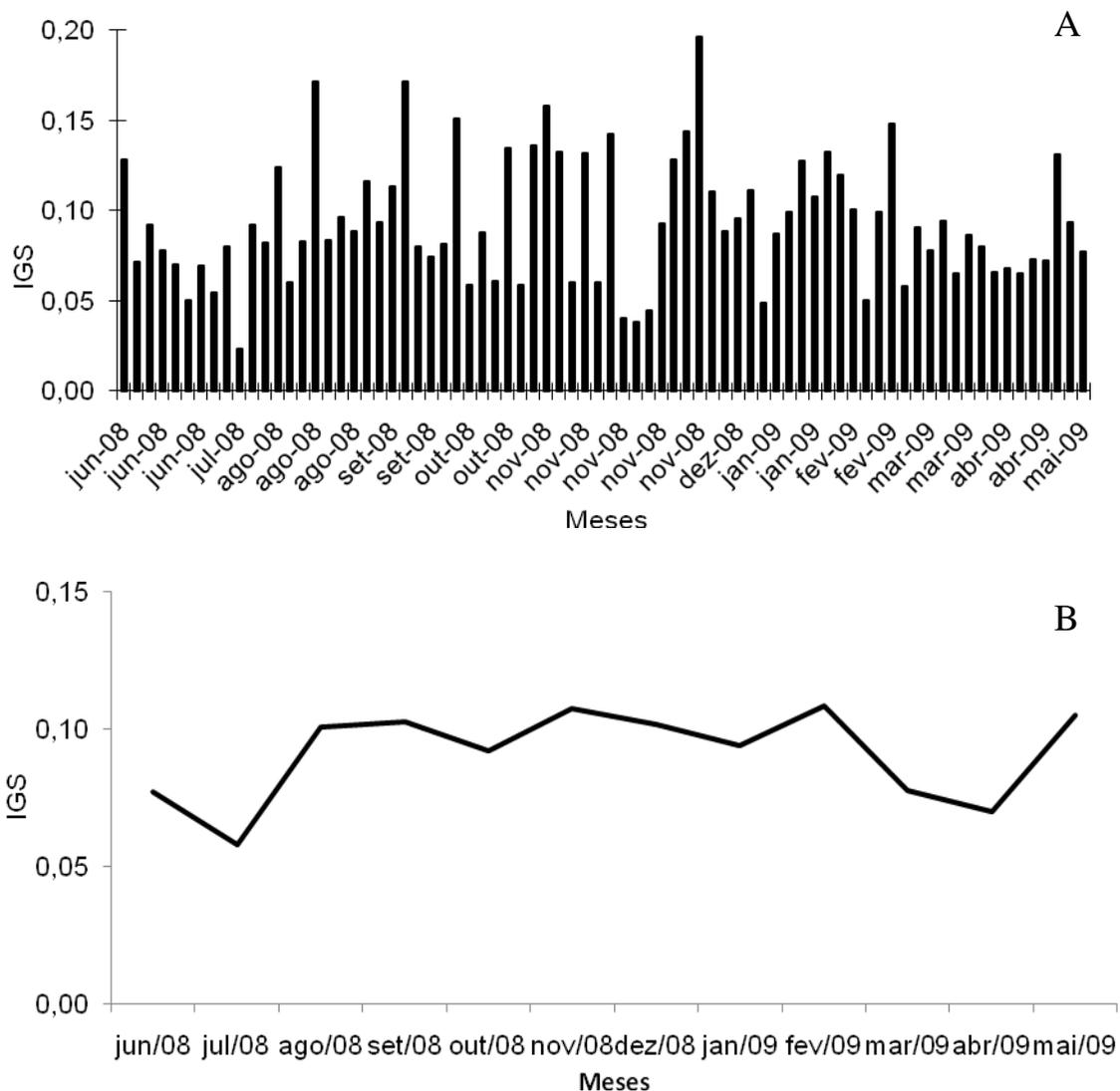


Figura 7. Valores de IGS individuais (A) e valores de IGS médios mensais (B) para machos de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009.

Através da análise da distribuição percentual mensal do desenvolvimento ovariano (Figura 8) determinou-se o período reprodutivo, entre os meses de agosto a

março, considerando a presença de indivíduos com a gônada madura e/ou semidesovada. A soma percentual de fêmeas maduras e semidesovadas foi superior a 50 % entre os meses de agosto e novembro. Após este período, os indivíduos imaturos passaram a predominar no sistema (de dezembro a março), bem como as fêmeas desovadas, que foram mais amostradas nos meses de dezembro e janeiro. Fêmeas em maturação aumentaram em número a partir de abril.

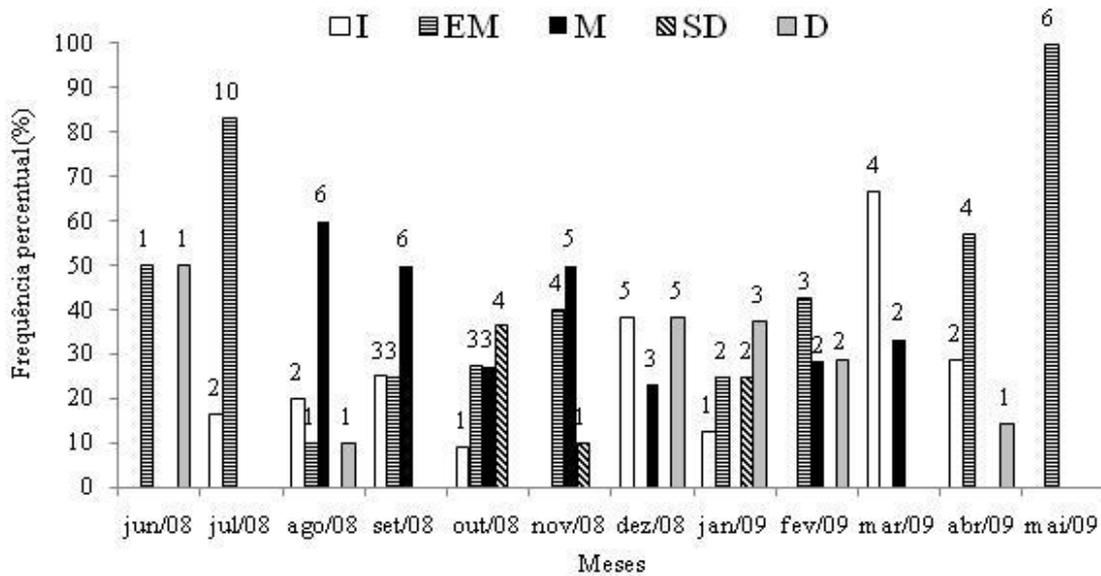


Figura 8. Distribuição mensal da frequência percentual dos estágios de desenvolvimento gonadal (barras) e número de exemplares (acima das barras) para as fêmeas de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009. Estádios: I (imaturo), EM (em maturação), M (maduro), SD (semidesovado) e D (desovado)

A análise da distribuição percentual mensal do desenvolvimento testicular mostrou a presença de machos maduros nos meses de junho e agosto a fevereiro e de um único macho esvaziado no mês de janeiro. Indivíduos em maturação foram encontrados em todos os meses amostrados (Figura 9).

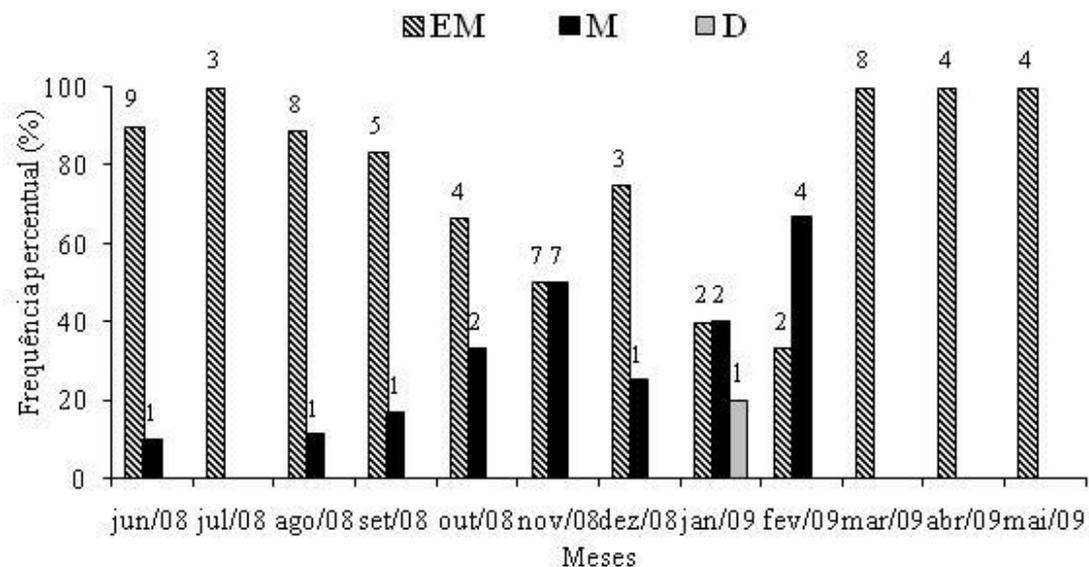


Figura 9. Distribuição mensal da frequência percentual dos estágios de desenvolvimento testicular (barras) e número de exemplares (acima das barras) para machos de *L. catesbeianus* entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009. Estádios: EM (em maturação), M (maduro) e D (desovado)

As análises de correlação entre o IGS da população e as variáveis climáticas, indicaram que o valor de IGS tem correlação positiva com a precipitação ($\rho = 0,733$; $P = 0,325$) mas não com a temperatura ($\rho = 0,041$; $P = 0,575$). A análise de correlação para machos e fêmeas separadamente, indicou que o IGS das fêmeas está relacionado de forma significativa e positiva com a precipitação ($\rho = 0,316$; $P = 0,001$) mas não com a temperatura ($\rho = 0,004$; $P = 0,965$). Já o IGS dos machos foi relacionado positivamente com a precipitação ($\rho = 0,214$; $p = 0,060$) e temperatura ($\rho = 0,111$; $P = 0,336$).

O IGS da população de *L. catesbeianus* e o IGS das fêmeas não foram correlacionados com a amplitude do nicho trófico da espécie ($\rho = -0,011$; $P = 0,892$) e de fêmeas ($\rho = -0,005$; $P = 0,996$). Já para os machos a amplitude de nicho trófico foi correlacionada negativamente com IGS individual dos machos ($\rho = -0,418$; $P = 0,001$).

A frequência de indivíduos nos estágios de maturação sexual de machos e fêmeas de *L. catesbeianus* foram, no geral, foram relacionados positivamente com a precipitação e temperatura (Tabela 3). No entanto, a frequência de fêmeas no estágio EM foi correlacionado negativamente com a precipitação e temperatura ao passo que a

frequência de machos nesses estágio, foi correlacionado negativamente apenas com a temperatura (Tabela 3).

Para as fêmeas a frequência de ocorrência dos indivíduos nos estágios M e D foram correlacionadas com a precipitação, mas, não teve correlação com frequência de ocorrência de fêmeas nos outros estágios de maturação (Tabela 3). A frequência de ocorrência de fêmeas no estágio SD foi correlacionada com a temperatura. Já para machos a frequência de ocorrência no estágio de maturação M foram positivamente correlacionadas com a temperatura e precipitação (Tabela 3).

Tabela 3: Valores do coeficiente de correlação de Spearman (ρ) e da probabilidade associada com a hipótese nula (P) entre a frequência de indivíduos (machos e fêmeas) nos estágios de maturação e as variáveis ambientais precipitação acumulada mensal (mm) e temperatura média mensal ($^{\circ}\text{C}$). Valores significativos ($p \leq 0,05$) são indicados por um asterisco (*).

Estágio	Fêmeas				Machos			
	Precipitação		Temperatura		Precipitação		Temperatura	
	ρ	P	ρ	P	ρ	P	ρ	P
I	0,022	0,944	0,090	0,779	-----	-----	-----	-----
EM	-0,517	0,084	-0,182	0,570	0,167	0,603	-0,516	0,085
M	0,483	0,111	0,321	0,308	0,577	0,049*	0,494	0,102
Sd	0,005	0,986	0,403	0,193	-----	-----	-----	-----
D	0,583	0,046 *	0,300	0,341	0,043	0,8928	0,393	0,206

O CRC de primeira maturação sexual foi determinado somente para fêmeas. A ausência de indivíduos machos imaturos impossibilitou a determinação deste dado biológico para machos. O comprimento de primeira maturação sexual para fêmeas foi estimado em 84,5 mm e o comprimento em que todas as fêmeas se encontram adultas foi de 252,9 mm (Figura 10). O menor CRC para fêmea e macho em maturação foi respectivamente 65,0 mm e 76,0 mm sendo esta, uma medida conservativa e pontual do comprimento de primeira maturação.

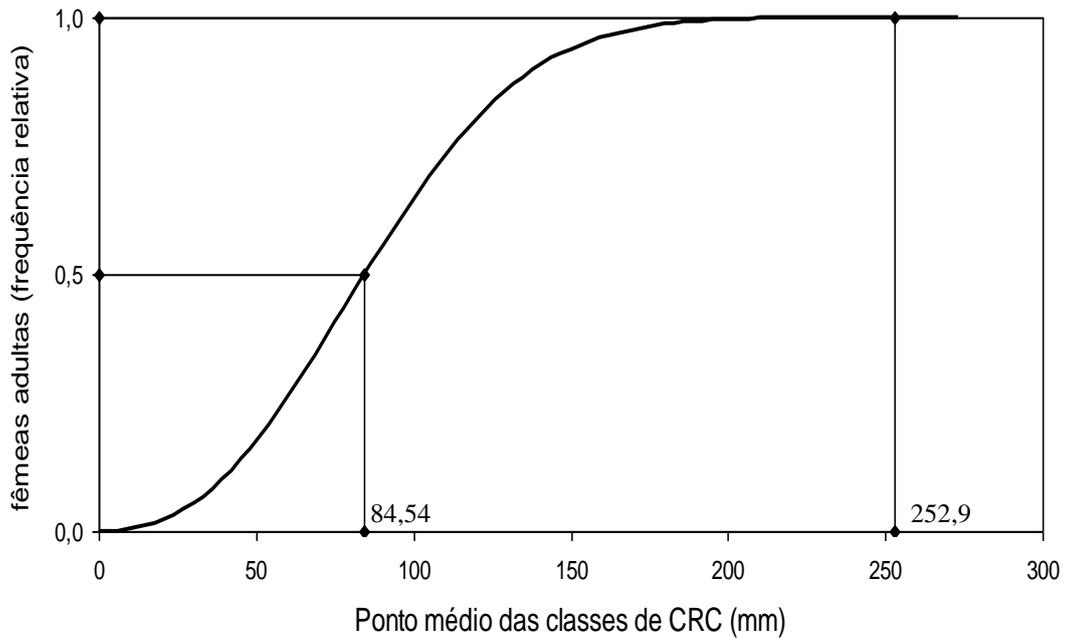


Figura 10. Curva de estimativa de primeira maturação para fêmeas de *L. catesbeianus*, em ambientes naturais na localidade estudada, entre os meses de junho de 2008 e maio de 2009.

A partir da análise da proporção de jovens e adultos verificou-se que adultos ocorreram em todos os meses de amostragem e indivíduos jovens, em números reduzidos, ocorrem, no período de julho de 2008 a abril de 2009 (Figura 11).

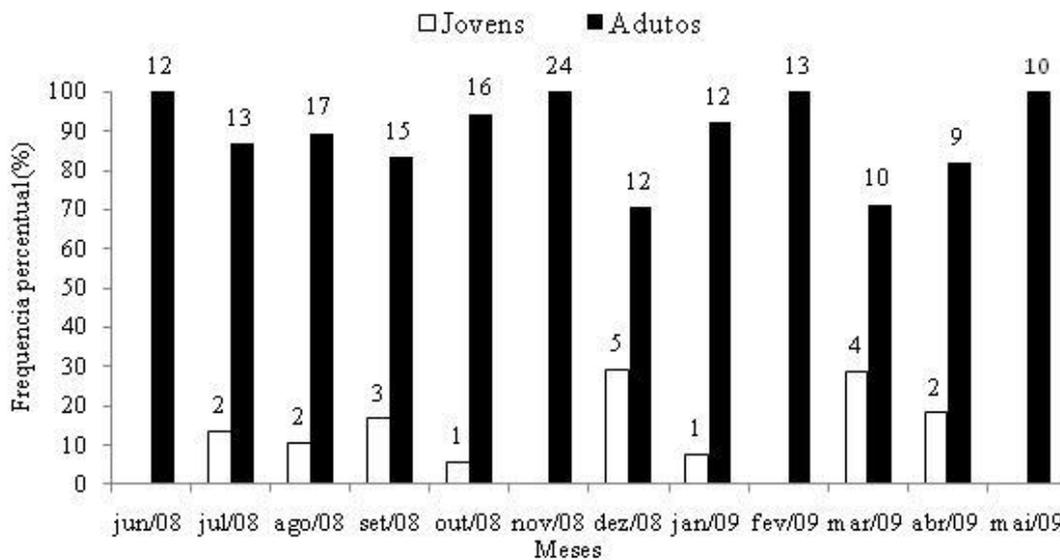


Figura 11. Frequência sazonal de jovens e adultos de *L. catesbeianus*, para sexos agrupados amostrados durante os meses de junho de 2008 e maio de 2009.

DISCUSSÃO

Dentre os mecanismos bióticos, aspectos da biologia da espécie invasora, como as características reprodutivas, são apontados como um dos principais agentes no processo de invasão, pois o sucesso de dispersão, de ocupação e de dominância das espécies invasoras no sistema depende da adaptação às condições ambientais em que foi introduzida (MacDougall et al., 2009). Neste contexto, as táticas reprodutivas de *L. catesbeianus*, (período de duração, atividade reprodutiva contínua de machos e fêmeas e assincronia na maturação das fêmeas) identificados neste estudo, indicam que a espécie está respondendo adaptativamente às condições climáticas da área subtropical estudada, mantendo algumas características semelhantes às aquelas de onde é nativa (Ryan, 1980; Govindarajulu et al., 2006). Na América do Norte, onde a espécie é nativa ou introduzida, a atividade reprodutiva ocorre após o torpor de inverno, estimulada por fatores exógenos como elevação das temperaturas (ar e da água) e precipitação, entre os meses de abril/maio a junho/julho (Bruneau e Magnin, 1980; Ryan, 1980; Govindarajulu et al., 2006).

Foi constatado que machos e fêmeas de *L. catesbeianus* apresentaram sincronia em seus períodos de atividade reprodutiva, especialmente entre os meses de agosto de 2008 e março de 2009, quando ocorreram fêmeas maduras e semi-desovadas e machos maduros e esvaziados. Esses meses correspondem também ao período de intensa atividade vocal de machos da espécie na área de estudo (*obs pess.*). Esse mesmo padrão foi encontrado em estudos realizados com *L. catesbeianus* no Rio Grande do Sul (Kaefer et al., 2007) e também com espécies nativas no sul e sudeste do Brasil (Melchioris et al., 2004; Santos e Oliveira, 2005; Toledo e Haddad, 2005; Zina et al., 2007).

Segundo Wells (2007), os anfíbios podem apresentar um, dois ou três eventos reprodutivos (desovas) em um ciclo reprodutivo, sendo esses considerados períodos de maior quantidade de desova das fêmeas em uma população. A realização de mais que uma desova em um ciclo reprodutivo foi descrita para *Dendropsophus rhodopeplus* (Günther, 1859 "1858"), que pode realizar duas desovas com intervalo de 31 dias (Crump, 1974); *Rana clamintas* (Latreille, 1801) com intervalo de 15 dias (Wells, 1976) e *Discoglossus sardus* (Knoepffler, 1961) que em laboratório pode realizar até seis desovas em um único ciclo (Knoepffler, 1962). Para *L. catesbeianus* existe apenas um registro de que a espécie realiza mais que uma desova em um ciclo reprodutivo, sendo este em ambiente onde a espécie é nativa (Emlen, 1977). Neste estudo onde a espécie é nativa, cinco fêmeas realizaram duas desovas em um ciclo reprodutivo, com intervalo de três semanas. No entanto, até o presente momento, estudos não mostraram evidências de que *L. catesbeianus* apresentasse mais que uma desova no mesmo ciclo reprodutivo nos locais em que foi introduzida, seja para exemplares em vida livre ou em cativeiro (ver Costa et al., 1998; Govindarajulu et al., 2006; Kaefer et al., 2007).

O fato de *L. catesbeianus*, apresentar a desova parcelada pode contribuir para o sucesso de invasão pois, os machos que participam dos diferentes eventos reprodutivos, podem ser diferentes, o que acarreta no aumento da variabilidade genética na população. Da mesma forma, deve ocorrer uma seleção direcionada ao tamanho dos machos, já que as fêmeas tendem a eleger os machos maiores e territorilistas segundo Emlen (1976) e Ryan (1980). Esta tática reprodutiva segundo Emlen (1977) para os anuros pode ser considerada uma resposta as condições ecológicas locais (competição, predação e mortalidade de girinos) e individuais (tamanho corpóreo e obtenção energética).

Os dois eventos reprodutivos registrados nesse estudo podem estar relacionados à estímulos ambientais (variáveis climáticas), à disponibilidade de recursos alimentares

e fatores genéticos conservados após a introdução que, em conjunto, atuam para produzir o padrão bimodal de reprodução. Os eventos reprodutivos de *L. catesbeianus* ocorreram concomitantemente à elevação das temperaturas e à maior quantidade de chuvas no período da primavera (primeiro evento) e verão (segundo evento), sendo assim esses fatores tem relação direta com a atividade reprodutiva da espécie. Esse fato é indicado pela correlação positiva entre as variáveis ambientais e a frequência de ocorrências de fêmeas (M e D) e machos (M). Este mesmo padrão de atividade reprodutiva foi observado anteriormente no estado do Rio Grande do Sul (Kaefer et al., 2007).

Além das variáveis climáticas, os recursos alimentares também se mostraram influentes, já que a alimentação é um processo de aquisição energética para manutenção dos eventos reprodutivos. Durante a estação reprodutiva, as fêmeas tiveram maior amplitude de nicho trófico em relação aos machos (ver capítulo I), sugerindo que possam ter exercido maior atividade predatória e, conseqüentemente, adquirindo maior reserva energética para a reprodução. Assim, como descrito para outros anuros (Marlof, 1956; Howard 1978) a aquisição de alimento e rápida reposição energética podem ter propiciado ao primeiro evento reprodutivo um período mais longo que o segundo, e também a liberação de óvulos maiores e em maior quantidade (Wells, 2007). A questão energética pode ser fundamental principalmente para fêmeas que realizam desova parcelada (Marlof, 1956; Emlen, 1977), pois, em pouco tempo precisam repor seu estoque energético e se restabelecer para realizar uma segunda ou terceira desova. No entanto, nossos dados não apresentam relação entre IGS e nicho trófico de fêmeas.

Os machos de *L. catesbeianus* que têm elevado custo energético, pela atividade de vocalização e defesa de seu território (Emlen, 1968), comportamento intensificado pelo aumento da seleção sexual, neste estudo, ocorre uma relação inversa entre nicho

trófico e IGS ou seja, quando executam essas atividades de vocalização e manutenção do seu território (fundamental para seleção da fêmea) o macho realiza pouca atividade de forrageio e alimentação (Emlen, 1977; Ryan, 1980; Duellman e Trueb, 1994).

O período reprodutivo dos machos de *L. catesbeianus* foi semelhante a outras espécies de anuros nativas (Santos e Oliveira, 2005), com base na distribuição de machos maduros ao longo do ano, pois, o IGS teve pequena variação descrito para exemplares desta espécie para os estados de São Paulo e Rio Grande do Sul (Sasso-Cerri et al., 2004; Kaefer et al., 2007). Sendo assim, o IGS não foi um bom parâmetro para determinar a capacidade reprodutiva dos machos, uma vez que a alteração da massa das gônadas não está relacionada somente ao número de células reprodutoras produzidas, mas também ao volume testicular no que diz respeito ao tecido intersticial, mais espesso no inverno que no verão (estação que ocorre maior produção de células germinativas) (Sasso-Cerri et al., 2004) e ao fato que devido ao tamanho das células germinativas esta relação não seja tão clara.

Em *L. catesbeianus*, o período entre os dois eventos reprodutivos foi marcado pela ocorrência de fêmeas imaturas, semi desovadas e desovadas, correspondente aos meses de menor valor do IGS. As fêmeas imaturas provavelmente metamorfosearam na estação reprodutiva do ano anterior, uma vez que podem levar de 1 a 2 anos para alcançar a maturidade sexual (Bruneau e Magnin, 1980; Bury e Whelan, 1984; Govindarajulu et al., 2006), e a ocorrência de fêmeas semi-desovadas ou desovadas é atribuída ao primeiro evento reprodutivo na primavera.

Os valores de CRC de primeira maturação estimado para as fêmeas e o CRC do menor macho em maturação coletado, foram inferiores aos registrados tanto nas populações em ambientes naturais quanto em cativeiro no Brasil, além de serem também inferiores aos registrados em ambientes onde *L. catesbeianus* é nativa ou

introduzida na América do Norte (Lima et al., 1998, Govindarajulu et al., 2006; Kaefer et al., 2007). Estudos em ecologia evolutiva indicam que a redução no tamanho de primeira maturação pode ser produto da pressão da mortalidade nos adultos e competição intra e interespecífica ou um efeito residual da dinâmica de população imposta no cativeiro (Harvey & Zamutto, 1985). A maturação sexual antecipada de *L. catesbeianus* pode representar uma estratégia reprodutiva onde, ao longo de seu ciclo de vida um exemplar passaria por um maior número de eventos reprodutivos aumentando o número de novos indivíduos na população e conseqüentemente a pressão de propágulos no ambiente, uma das questões fundamentais no sucesso e manutenção de uma espécie invasora (Vitule, 2009).

A partir dos resultados, observou-se que a espécie tem população estabelecida e ciclo reprodutivo influenciado principalmente por fatores abióticos (precipitação e temperatura). Sugerimos que a temperatura influencia a estrutura populacional não somente via reprodução, mas também através da aceleração da metamorfose e padrões de alimentação dos girinos (Govindarajulu et al., 2005). Outro fator que pode influenciar a atividade reprodutiva da espécie é a carga genética, pois, apresenta atividade nos meses correspondentes ao período que está ativa reprodutivamente na área de distribuição natural (Ryan, 1980; Govindarajulu et al., 2006). Além disso, a espécie apresentou como característica reprodutiva o padrão de desova parcelada, o que pode ser uma tática reprodutiva importante nos ambientes não nativos porque é capaz de proporcionar a liberação dos propágulos, com maior frequência no ambiente e promover variabilidade genética na população.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alford, R.A., e S.J. Richards. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ecology and Systematics* 30: 133-165.

Boelter, R.A., e S.Z. Cechin. 2007. Impact of the bullfrog diet (*Lithobates catesbeianus* Anura, Ranidae) on native fauna: case study from the region of Agudo-RS-Brazil. *Natureza & Conservação* 5(2):115-123.

Bohn, T., O.T. Sandlund, P. Amundsen, e R. Primicerio. 2004. Rapidly changing life history during invasion. *Oikos* 106: 138-150.

Bruneau, M., e E. Magnin. 1980. Croissance, nutrition et reproduction des ouaouarons *Rana catesbeiana* Shaw (Amphibia Anura) des Laurentides au nord de Montreal. *Canadian Journal of Zoology* 58: 175–183.

Bury, B.R., e J.A. Whelan. 1984. Ecology and management of the bullfrog. Fish and Wildlife Service, Washington.

Callegari-Jacques, S.M. 2003. Bioestatística: princípio e aplicações. Artmed, Porto Alegre.

Conte, C.E., e R.A. Machado. 2005. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 4.

Costa, C.L.S., S.L. Lima, e D.R. Andrade. 1998 a. Caracterização morfológica dos estágios de desenvolvimento do aparelho reprodutor feminino da rã-touro, *Rana catesbeiana*, no sistema anfigranja de criação intensiva. *Revista Brasileira de Zootecnia* 27(4): 642-650.

Costa, C.L.S., S.L. Lima, e D.R. Andrade. 1998 b. Caracterização morfológica dos estágios de desenvolvimento do aparelho reprodutor masculino da rã-touro, *Rana catesbeiana*, no sistema anfigranja de criação intensiva. *Revista Brasileira de Zootecnia* 27(4): 651-657.

- Crump, M.L. 1974: Reproductive strategies in a tropical anuran community. Museum of Natural History Miscellaneous Publication, University Kansas 61: 1-68.
- Crump, M.L., N.J. Scott, W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.C. Hayek, L. C., e M.S. Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians.
- D'amore, A.E., e K. McNicholhas. 2009. Invasive species shifts ontogenetic resource partitioning and microhábitat use of a threatened native amphibian. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19: 534–541.
- Duellman, W. E., e Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Emlen, S.T. 1968. Territoriality in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Copeia* 2: 240-243.
- Emlen, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 283-313.
- Emlen, S.T. 1977. "Double clutching" and its possible significance in the bullfrog. *Copeia* 4: 749-751.
- Espínola, L.A., e H.F.Júlio. 2007. Espécies invasoras: concertos, modelos e atributos/ Invader species: concepts, models and attributes. *Interciência* 32(9): 580-585.
- Ficetola, G. F., W. Thuiller, e C. Miaud. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species-the American bullfrog. *Diversity and Distribution* 13: 476–485.
- Frost, D.R. 1985. *Amphibian Species of the World: A Taxonomic and Geographical Reference*. Allen Press, Lawrence.
- Giovanelli, J.G.R., C.F.B. Haddad, e J. Alexandrino. 2008. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions* 10: 585-590.

Govindarajulu, P., R. Altwegg e B.R. Anholt. 2005. Matrix Model Investigation of Invasive Species Control: Bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological Applications* 15(6): 2161-2170.

Govindarajulu, P., W.M.S. Price, e B.R. Anholt. 2006. Introduced Bullfrogs (*Rana catesbeiana*) in Western Canada: Has Their Ecology Diverged? *Journal of Herpetology* 40(2): 249-260.

Harvey, P.H., e R.M. Zammuto. 1985. Patterns of mortality and age at first reproduction in natural populations of mammals. *Nature* 315: 319 - 320.

Howard, R.D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.

Kaefer, I.L., R. A. Boelter, e S. Z. Cechin. 2007. Reproductive biology of the invasive bullfrog *Lithobates catesbeianus* in southern Brazil. *Finnish Zoological and Botanical Publishing Board* 44: 435-444.

Kiesecker, J.M., e A.R. Blaustein. 1998. Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use, growth, and survival of native red-legged frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12: 776-787.

Knoepffler, L.P. 1962. Contribution à l'étude du genre *Discoglossus* (Amphibiens, Anoures). *Vie Milieu* 13(1): 1-94.

Kupferberg, S.J. 1997. Bullfrog (*Rana catesbeiana*) Invasion of a California river: the role of competition. *Ecology* 78: 1736-1751.

Lima, S.L., C.L.S. Costa, C.A. Agostinho, D.R. Andrade, e H.P. Pereira-Filho. 1998. Estimativa do tamanho da primeira maturação sexual da rã-touro, *Rana catesbeiana*, no sistema anfigranja de criação intensiva. *Revista Brasileira de Zootecnia* 20: 416-420.

Lodge, D.M. 1993. Biological Invasions: lessons for ecology. *Trends Ecology and Evolution* 8: 1337.

Lowe, S., M. Browne, S. Boudjelas, e M. De Poorter. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. *The*

Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

MacDougall, A.S., G.B. Jonathan, e M. Levine. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609-615.

Martof, B.S. 1956. Factors influencing size and composition of populations of *Rana clamitans*. *American Midland Naturalist* 56: 224-245.

McAuliffe, J. R. 1978. Biological survey and management of sport-hunted bullfrog populations in Nebraska. Lincoln: Nebraska Game Parks Com., Rept.

Melchior, J., M. Di-Bernardo, G.M.F. Pontes, R.B. Oliveira, M. Solé, e A. Kwet. 2004. Reprodução de *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa* 3: 61-68.

Meshaka, W.E., Jr. 2001. The Cuban Treefrog in Florida: Life History of a Successful Colonizing Species. University Press of Florida, Gainesville, Florida, USA.

Ministério do Meio Ambiente (MMA), 2006. Espécies Exóticas Invasoras: Secretaria de Biodiversidade e Florestas Situação Brasileira, Brasília

Moyle, P.B., e S. Ellsworth. 2004. Alien invaders. In Moyle, P. e D. Kelt (Eds.) *Essays on wildlife conservation*.

Moyle P.B., e J.E. Willams. 1990. Biodiversity loss in the temperate zone: decline of the native fish fauna of California. *Conservation Biology* 4: 275-84.

Pearl, C.A., M.P. Hayes, R. Haycock, J.D. Engler, e J. Bowerman. 2005. Observations of interspecific amplexus between western North American ranid frogs and the introduced American bullfrog (*Rana catesbeiana*) and an hypothesis concerning breeding interference. *The American Midland Naturalist* 154: 126-134.

Prado, C.P. de A., e C.F.B. Haddad. 2005. Size-Fecundity Relationships and Reproductive Investment in Female Frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. *Herpetological Journal* 15: 181-189.

- Prado, C.P. de A., M. Uetanabaro, e C.F.B. Haddad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 211-221.
- Rejmánek, M. 1999. Invasive plants and invulnerable ecosystems. In Sandlund, O.T., Schei, P.J., A. Viken. (Eds.) *Invasive Species and Biodiversity Management*. Kluwer. Boston.
- Ruxton, G.D. 2006. The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann–Whitney U test. *Behavioral Ecology* 4: 688-690.
- Ryan, M.J. 1980. The reproductive behavior of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Copeia*, (1): 108-114.
- Sakai, A.K., F.W. Allendorf, J.S. Holt, D.M. Lodge, J. Molofsky, e K.A. With. 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305–332.
- Santos, L.R.S., e C. Oliveira. 2007. Morfometria testicular durante o ciclo reprodutivo de *Dendropsophus minutus* (Peters) (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (1): 64-70.
- Sasso-Cerri, E., F.P. Faria, E. Freymüller, e S. M. Miraglia. 2004: Testicular morphological changes during the seasonal reproductive cycle in the bullfrog *Rana catesbeiana*. *Journal of Experimental Zoology* 301: 249-260.
- Shofner, W.P. e A.S. Feng. 1981. Post-metamorphic development of the frequency selectivities and sensitivities of the peripheral auditory system of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Journal of Experimental Biology* 93: 181-196.
- Schloegel, L. M., A. M. Picco, A. M. Kilpatrick, A. J. Davies, A. D. Hyatt, e P. Daszak. 2009. Magnitude of the US trade in amphibians and presence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and ranavirus infection in imported North American bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *Biological Conservation*, 142: 1420-1426.
- Toledo, L.F. e C.F.B. Haddad. 2005. Reproductive biology of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History*; 39(32): 3029-3037.

Toledo, L.F., F.B. Britto, O. G. S. Araújo, L.M.O. Giasson, e C.F.B. Haddad. 2006. The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology* 1(3): 185-191.

Vázquez, D.P. 2005. Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. In M.W. Cadotte, S.M. McMahon, e T. Fukami (eds.), *Conceptual ecology and invasions biology*, 317-332. Gran Bretanha.

Vazzoler, A.E.M. 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá.

Vitousek, P.M., C.M., D'antonio, L.L. Loope, M. Réjmanek, e R. Westbrooks. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal Ecology* 21(1): 1-16.

Vitule, J.R.S. 2009. Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. *Neotropical Biology and Conservation* 4 (2): 111-122.

Zina, J., J. Ennsler, S.C.P. Pinheiro, C.F.B. Haddad, e L.F. Toledo. 2007. Taxocenose de anuros de uma mata semidecídua do interior do Estado de São Paulo e comparações com outras taxocenoses do Estado, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 7(2): <http://www.biotaneotropica.org.br/v7n2/pt/abstract?article+bn00607022007>

Wells, K.D. 1976. Multiple egg clutches in the green frog (*Rana clamitans*). *Herpetologica* 32(1): 85-87.

Wells, K.D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University Of Chicago Press. Chicago.

White, E.M., J.C. Wilson, e A.R. Clarke. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity and Distributions* 12: 443-455.

Wolfe, L.M. 2002. Why alien invaders succeeds support the escape from enemy hypothesis. *American Naturalist* 160: 705-711.

Wootton, R.J. 1998. *Ecology of teleost fishes*. Second edition. Kluwer Academic Publishers. 386 pp.

Wu, Z., Y. Li, Y. Wang, e Adams M. J. 2005. Diet in introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*): Predation on and diet overlap with native frogs on Daishan Island, China. *Journal of Herpetology* 39: 668–674.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os dados do presente trabalho indicam que *L. catesbeianus* tem nicho trófico amplo, dieta generalista, alimentando-se de invertebrados e vertebrados, além de exercer interações diretas com espécies nativas de anuros pela atividade predatória. Entre os sexos não existe diferença significativa na amplitude de nicho da espécie, já ontogeneticamente o nicho trófico de adultos é maior que o de indivíduos jovens. Em uma análise temporal ocorre alta sobreposição de nicho entre machos e fêmeas durante as estações climáticas e a espécie apresenta variação na amplitude de nicho durante as estações.

Os aspectos da biologia reprodutiva da espécie levantados nesse estudo como longo período reprodutivo, desova parcelada para fêmeas e comprimento reduzido de maturação sexual, indicam que a espécie respondeu adaptativamente as condições bióticas e abióticas subtropicais nos ambientes que foi introduzida no sul do Brasil. A espécie durante seu ciclo reprodutivo anual tem dois períodos de atividade reprodutiva intensa sendo, um mais longo durante a primavera e outro pontual durante o verão. Os machos e fêmeas apresentam atividade reprodutiva aparentemente contínua durante as estações. Outro fator que está relacionado com a atividade reprodutiva é a amplitude de nicho trófico, principalmente para os machos. Assim, podemos concluir que a atividade reprodutiva da espécie está relacionada com as variáveis ambientais precipitação e temperatura e tem reflexo na obtenção energética para período reprodutivo da espécie.

Sendo assim, como hipotetizado inicialmente com base nas características biológicas de *L. catesbeianus* levantadas nesse estudo, a espécie está reprodutivamente ativa em ambientes subtropicais onde foi introduzida e devido seu nicho trófico amplo pode estar interferindo na dinâmica da comunidade local por predação e competição.