

# Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 53(23):309-314, 2013

[www.mz.usp.br/publicacoes](http://www.mz.usp.br/publicacoes)  
<http://portal.revistasusp.sibi.usp.br>  
[www.scielo.br/paz](http://www.scielo.br/paz)

ISSN impresso: 0031-1049  
ISSN on-line: 1807-0205

## EFFECTO DEL TAMAÑO DEL HÁBITAT EN LA SUPERVIVENCIA, DESARROLLO Y CRECIMIENTO EN RENACUAJOS DE *ENGYSTOMOPS PUSTULOSUS* (ANURA: LEIUPERIDAE) Y *RHINELLA HUMBOLDTI* (ANURA: BUFONIDAE)

XIOMARA KATHERINE MONTEALEGRE-DELGADO<sup>1,2</sup>

KARINA AVENDAÑO-CASADIEGO<sup>1,3</sup>

MANUEL HERNANDO BERNAL<sup>1,4</sup>

### ABSTRACT

*Tadpole survival is strongly influenced by environmental factors such as temperature, oxygen, food, larval density, water volume and pond drying. Tadpoles of Engystomops pustulosus and Rhinella humboldti develop in ephemeral habitats with strong differences in their size (space and water volume) around the city of Ibagué, Colombia, and at the campus of the University of Tolima. This work evaluates the effect of three habitat sizes (large, medium, and small) on the survival, development and growth of tadpoles of these species under laboratory conditions. We placed five plastic containers per treatment, and in each of them we added 4 g of soil and one macrophyte. Later, ten tadpoles at stage 25 were added. Every twenty days we measured the survival, developmental stage, and total length of tadpoles. The experiments ended when all tadpoles completed metamorphosis or died. In both species we found similar results. Tadpole survival was significantly greater in the large habitat than in the medium and small habitats at 120 days for E. pustulosus, and at 80 days for R. humboldti (Logistic regression,  $p < 0.01$ ). However, survival to reach metamorphosis was less than 50% for all treatments. After 20 days for E. pustulosus and 30 days for R. humboldti (Anova,  $p < 0.01$ ), the development and growth of tadpoles were also significantly higher in the large habitat than the medium and small ones. Our results are contrary to other studies with tadpoles from ephemeral habitats that accelerate their developmental rate and metamorphose at a minimum body size. We conclude, therefore, that under natural conditions, tadpoles of E. pustulosus and R. humboldti will have less chance of survival in small temporal ponds with lesser availability of both space and water.*

KEY-WORDS: Habitat; Tadpoles; Survival; Development; Growth.

1. Grupo de Herpetología, Eco-Fisiología & Etología, Departamento de Biología, Universidad del Tolima, Ibagué, Colombia.

2. E-mail: xikamodell@yahoo.es

3. E-mail: kavendanoc@gmail.com

4. E-mail: mhbernal@ut.edu.co

## INTRODUCCIÓN

Muchas especies de anuros tienen renacuajos que crecen y se desarrollan en hábitats acuáticos temporales que varían en su tamaño, desde lugares pequeños formados en depresiones de troncos caídos hasta charcas grandes generadas por lluvias intensas. Estos hábitats temporales se pueden llenar o secar en respuesta a ciclos hidrológicos, que combinado con la fluctuación en sus recursos generan efectos en la calidad y cantidad del hábitat disponible (Wilbur, 1987). Múltiples factores ambientales influyen directamente en la supervivencia de los renacuajos (Wells, 2007), pero particularmente las tasas de desarrollo y crecimiento son aspectos claves debido a que los renacuajos con un crecimiento rápido metamorfosean en un menor tiempo disminuyendo la mortalidad acumulada (Alford & Richards, 1999). A su vez, las tasas de crecimiento y desarrollo son afectadas por la competencia intra e interespecífica, la temperatura ambiental, el oxígeno disponible, el pH, la radiación UV-B y hasta la acumulación de los productos de desecho (Rugh, 1934; Cummins, 1989; Hayes *et al.*, 1993; Bradford *et al.*, 1994).

Wilbur & Collins (1973) desarrollaron un modelo para simular la influencia de numerosos factores sobre la supervivencia, crecimiento y desarrollo en renacuajos. Ellos detectaron que las tasas de desarrollo y el tamaño metamórfico de los individuos de la misma especie variaban ampliamente dentro de un mismo ambiente físico, sugiriendo que esta podía ser una ventaja evolutiva de las especies para ajustar las tasas de desarrollo en respuesta a su crecimiento. De tal manera que si las condiciones acuáticas fueran favorables para permitir un rápido crecimiento, los renacuajos podrían disminuir su desarrollo hasta metamorfosear a un tamaño grande. Por el contrario, si las condiciones no fueran favorables, los renacuajos podrían acelerar su desarrollo y metamorfosear a un tamaño mínimo para continuar creciendo durante su etapa terrestre. Sin embargo, este modelo tiene el problema de la falta de un mecanismo específico que interrelacione la tasa de crecimiento sobre la tasa de desarrollo, por lo que se han propuesto otros modelos (Smith-Gill & Berven, 1979; Collins, 1979; Pandian & Marian, 1985; Werner, 1986; Ludwig & Rowe, 1990; Rowe & Ludwig, 1991). No obstante, la variabilidad temporal y espacial en las condiciones ambientales de los hábitats de los renacuajos hace difícil predecir la supervivencia y las tasas de desarrollo y crecimiento de muchas especies.

*Engystomops pustulosus* (Cope, 1864) y *Rhinella humboldti* (Gallardo, 1965) son dos especies comunes

de anuros en Colombia que se distribuyen en zonas de tierras bajas (Ruiz-Carranza *et al.*, 1996). Ambas especies se reproducen en cuerpos de agua temporales. La primera especie deposita entre 300 y 600 huevos en un nido de espuma que flota sobre el agua, en tanto que *R. humboldti* pone entre 4000 y 5000 huevos a manera de cadena dentro del agua (Guayara & Bernal, 2012). *E. pustulosus* se ha observado cerca de la ciudad de Ibagué (Tolima), Colombia, y *R. humboldti* en el campus de la Universidad del Tolima, en pequeños estanques con diferentes tamaños y volúmenes de agua. De acuerdo con estas observaciones, surgió la pregunta de cómo las diferencias en el tamaño del hábitat (espacio y volumen de agua) podrían afectar la supervivencia, el desarrollo y crecimiento de los renacuajos de estas dos especies. Inicialmente hipotetizamos que dada la abundancia de estas especies en estos lugares deberían tener una alta plasticidad en sus caracteres de historia de vida, y que los renacuajos presentes en los hábitats pequeños deberían tener un acelerado desarrollo y crecimiento, en comparación con los de tamaño mayor, para alcanzar rápidamente la metamorfosis y salir de estos ambientes potenciales de desecación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

En febrero y octubre del 2011 se recolectaron embriones de *E. pustulosus* en el municipio de Mariquita (05°12'97"N, 74°53'29"W), Colombia, y *R. humboldti* en el campus de la Universidad del Tolima, Ibagué (04°25'40"N, 75°12'48"W), Colombia, los cuales se llevaron al laboratorio de Herpetología de la Universidad del Tolima y se colocaron en recipientes con agua de clorada hasta que los renacuajos alcanzaron el estadio 25 (Gosner, 1960). Posteriormente, 150 renacuajos de cada especie fueron seleccionados al azar y se trasladaron a tres tratamientos con diferencias en el tamaño de hábitat: pequeño (13.5 × 9.5 × 3.5 cm de profundidad con 100 ml de agua), mediano (16.5 × 16.5 × 9 cm de profundidad con 1000 ml de agua) y grande (30.5 × 24 × 12.4 cm de profundidad con 2000 ml de agua). Cada tamaño de hábitat fue replicado en cinco recipientes plásticos con agua previamente de clorada por aireación, 4 g de tierra y una macrófita, provenientes del Jardín Botánico de la Universidad del Tolima, esto con el fin de simular algunas condiciones de campo, y a cada recipiente se le agregó diez renacuajos (5 recipientes × 10 renacuajos × 3 tratamientos). Estos recipientes con los renacuajos se dejaron en un área del laboratorio con un ciclo de luz-oscuridad aproximado de

12:12 horas y una temperatura ambiental promedio de  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ . Cada siete días se realizó un recambio parcial del agua (mitad del volumen) junto con la remoción de material en descomposición de todos los recipientes, y cada 20 días se hizo el recambio total del agua y los materiales. Durante este recambio se registró la supervivencia, el estadio de desarrollo y, como medidor de su crecimiento, la longitud total de los renacuajos (distancia entre el hocico y la punta de la cola). Cuando se encontraron animales muertos, estos fueron removidos y se realizó una redistribución de los individuos sobrevivientes entre los recipientes por tratamiento, para mantener el número inicial de diez renacuajos por recipiente o hasta un mínimo de ocho. Los experimentos finalizaron cuando los renacuajos metamorfosearon o murieron.

La supervivencia de los renacuajos expuestos a los tres tamaños de hábitat fueron analizados mediante una regresión logística para cada especie, a tres intervalos de tiempo hasta que la mayoría de los renacuajos habían metamorfoseado o muerto; particularmente a los 20, 60 y 120 días para *E. pustulosus*, y a los 30, 80 y 160 días para *R. humboldti*. El desarrollo de los renacuajos fue registrado de acuerdo con la tabla de Gosner (1960) y se compararon entre los tres tamaños de hábitat experimentales, a los 20, 40 y 60 días para *E. pustulosus*, y a los 30, 80 y 140 días para *R. humboldti*, a través de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (Zar, 1996). La longitud total de los renacuajos se comparó entre los tres tratamientos con un análisis de varianza (ANOVA), a los 0, 20, 40 y 60 días para *E. pustulosus*, y los 0, 30, 80 y 140 días para *R. humboldti*. Los análisis estadísticos se realizaron mediante los programas estadísticos Infostat versión 2011 y SPSS Statistics 17.0.

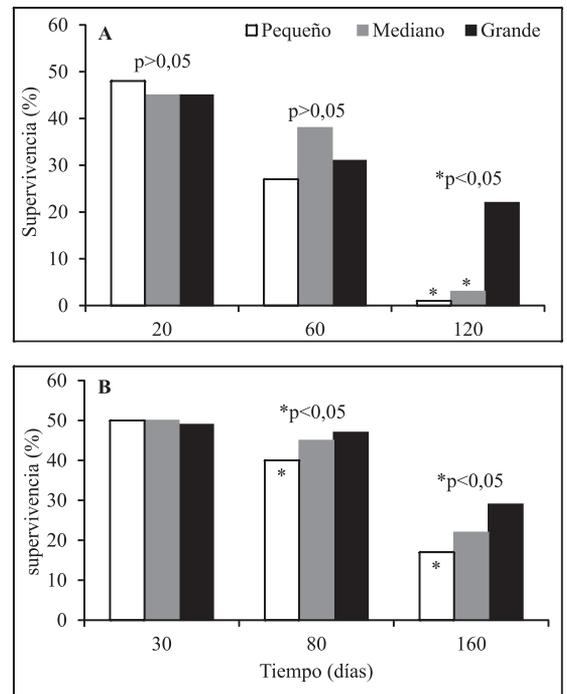
**RESULTADOS**

No hubo una diferencia significativa en la supervivencia de los renacuajos en los tres tamaños de hábitats experimentales de *E. pustulosus* a los 20 ni a los 60 días; tampoco hasta los 30 días para *R. humboldti*. Sin embargo, la supervivencia de los renacuajos de *E. pustulosus* disminuyó significativamente a los 120 días en el hábitat de tamaño pequeño, seguida por el de tamaño medio y luego por el hábitat más grande (Regresión logística,  $p < 0.05$ ; Fig. 1A). En *R. humboldti*, a los 80 y 160 días, la supervivencia fue significativamente mayor en los renacuajos del hábitat grande con respecto al pequeño (Regresión logística,  $p < 0.05$ ), pero no con los del hábitat de tamaño mediano (Fig. 1B). Al finalizar los experimentos, la

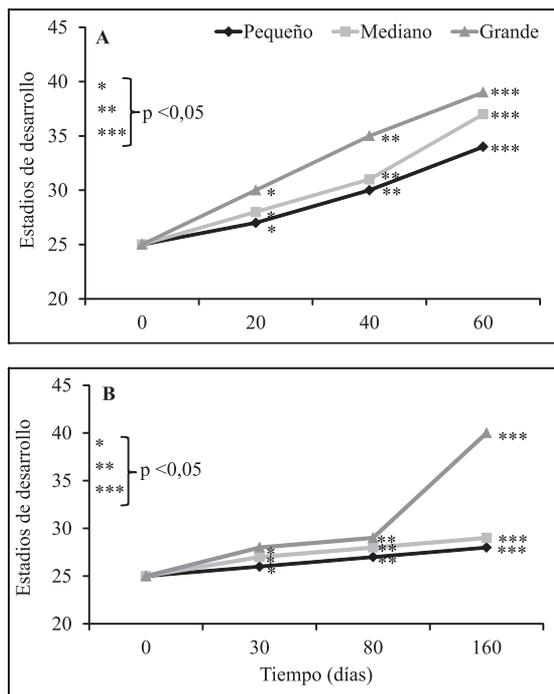
supervivencia acumulada (renacuajos que llegaron hasta la metamorfosis) en *E. pustulosus* fue 44% en el hábitat grande, 2% en el mediano, y 1% en el pequeño; en *R. humboldti*, la supervivencia fue de 4%, 0%, 0%, respectivamente.

Los renacuajos de *E. pustulosus* presentaron un estadio de desarrollo significativamente más avanzado en el hábitat grande que en los hábitats mediano y pequeño (Fig. 2A) a los 20 días (Kruskal-Wallis,  $H = 94.9$ ,  $p < 0.01$ ), 40 días (Kruskal-Wallis,  $H = 101$ ,  $p < 0.01$ ), y 60 días (Kruskal-Wallis,  $H = 37.7$ ,  $p < 0.01$ ). En *R. humboldti* se observó un resultado similar (Fig. 2B), en los registros comparados a los 30 días (Kruskal-Wallis,  $H = 99$ ,  $p < 0.01$ ), los 80 días (Kruskal-Wallis,  $H = 85$ ,  $p < 0.01$ ) y los 140 días (Kruskal-Wallis,  $H = 68.8$ ,  $p < 0.01$ ).

La longitud total de los renacuajos no fue diferente estadísticamente al inicio de los experimentos, ni para *E. pustulosus* (Anova,  $F = 2.43$ ,  $p = 0.09$ ) ni para *R. humboldti* (Anova,  $F = 0.29$ ,  $p = 0.74$ ). Sin embargo, a los 20 días los renacuajos de *E. pustulosus* ya mostraron longitudes totales diferentes (Anova,  $F = 48.2$ ,  $p < 0.01$ ), siendo los renacuajos del hábitat grande y mediano significativamente mayores que los del hábitat pequeño (Tukey,  $p < 0.05$ ); esta diferencia fue más notable a los 40 días (Anova,  $F = 91.1$ ,



**FIGURA 1:** Porcentaje de supervivencia de los renacuajos de *E. pustulosus* (A) y de *R. humboldti* (B) en los tres tamaños de hábitat experimentales a diferentes tiempos.

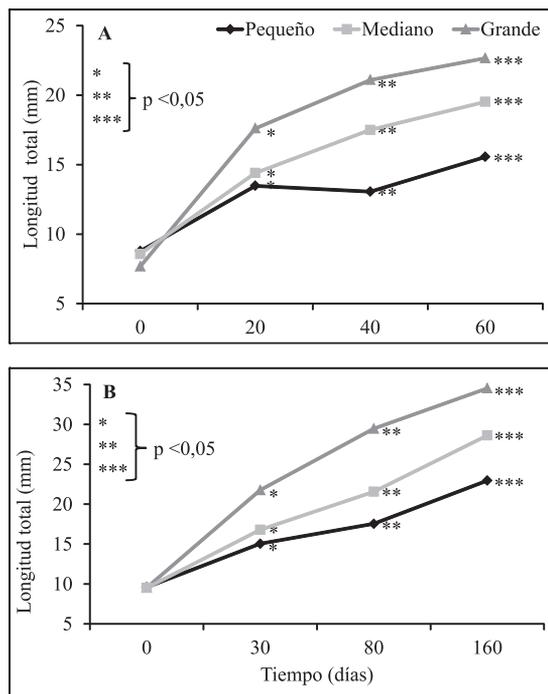


**FIGURA 2:** Desarrollo de los renacuajos en los tres tamaños de hábitat experimentalmente a diferentes tiempos. (A) *E. pustulosus*, (B) *R. humboldtii*. Estadios de desarrollo según Gosner (1960).

$p < 0.01$ ) y a los 60 días (Anova,  $F = 47.86$ ,  $p < 0.01$ ), donde las diferencias fueron significativas entre los tres tamaños de hábitats (Tukey,  $p < 0.05$ ; Fig. 3A). Un resultado similar se obtuvo en la longitud corporal de *R. humboldtii* a los 30 días (Anova,  $F = 62.2$ ,  $p < 0.01$ ), los 80 días (Anova,  $F = 101.1$ ,  $p < 0.01$ ) y los 140 días (Anova,  $F = 65.2$ ,  $p < 0.01$ ; Fig. 3B), en donde los renacuajos del hábitat grande fueron de mayor longitud total, seguidos del hábitat mediano y finalmente los del hábitat pequeño (Tukey,  $p < 0.05$  en todos los casos).

## DISCUSIÓN

En un ambiente acuático con condiciones variables, la supervivencia de los renacuajos depende en gran medida de la plasticidad fenotípica en las tasas de crecimiento y desarrollo (Wilbur & Collins, 1973; Kaplan & Cooper, 1984). Así, especies que se reproducen en cuerpos de aguas temporales, con altos riesgos de desecación, tienen larvas con tasas de desarrollo aceleradas (Denver, 1997; Wells, 2007), llegan a la metamorfosis con tamaños reducidos (Crump, 1989) y la mortalidad acumulada disminuye (Alford & Richards, 1999). En este trabajo se encontró que la supervivencia fue menor en el hábitat de tamaño



**FIGURA 3:** Longitud total de los renacuajos de *E. pustulosus* (A) y de *R. humboldtii* (B) en los tres tamaños de hábitat experimentalmente a diferentes tiempos.

pequeño, seguida del mediano y luego del grande. Esta alta mortalidad acumulada en el hábitat pequeño se podría explicar por las tasas de desarrollo lentas y tamaños corporales pequeños que retardan el umbral de metamorfosis de los renacuajos, el cual se ha atribuido a un compromiso entre el crecimiento y desarrollo (Wilbur & Collins, 1973; Werner, 1986). El que se haya registrado una mortalidad alta ( $> 50\%$ ) en los renacuajos, aún en los hábitats experimentales denominados grandes, muestra que a pesar de la plasticidad fenotípica intraespecífica que pueden tener las especies de hábitat temporales, la reducción del volumen de agua de una charca puede llegar a ser letal.

En este estudio los renacuajos del hábitat de tamaño pequeño presentaron un desarrollo más lento y una longitud total menor en comparación con los otros hábitats. Este resultado es contrario a otros reportes (Semlitsch, 1987; Newman, 1988; Semlitsch & Gibbons, 1988; Crump, 1989) donde las tasas de desarrollo de los renacuajos fueron más rápidas a menores niveles de agua, probablemente porque ellos disminuyeron paulatinamente los volúmenes experimentales de agua, mientras que en nuestro caso permanecieron constantes. Los resultados de este estudio con *E. pustulosus* y *R. humboldtii* son equivalentes a los de Crump (1989), en los dos tratamientos del volumen de agua constante que usó: alta (1500 ml) y

baja (500 ml). Ella encontró que en el menor nivel de agua, los renacuajos de *IsthmoHyla pseudopuma* (*Hyla pseudopuma* auctorum) demoraron más tiempo para alcanzar la metamorfosis, en contraste con el tratamiento de mayor nivel de agua. Aunque en nuestro experimento el agua de los recipientes fue cambiada parcialmente cada semana y totalmente cada 20 días, es posible que materiales de excreción y menores niveles de oxígeno disuelto puedan haber disminuido el desarrollo y crecimiento de los renacuajos en los hábitat pequeños, en donde había un volumen de agua menor para un mismo número de renacuajos a comparar entre los tratamientos experimentales. Por ejemplo, se conoce que el incremento de amonio, producto de excreción de los renacuajos, retrasa el desarrollo y crecimiento larval (Jofre & Karasov, 1999), al igual que los niveles bajos de oxígeno disuelto (Seymour *et al.*, 2000; Bernal *et al.*, 2011).

De acuerdo con los resultados de este trabajo, nuestra hipótesis inicial que en niveles de agua bajos los renacuajos deberían acelerar su desarrollo y crecer rápidamente para metamorfosear y salir de este ambiente acuático debe ser rechazada. Por el contrario, bajo estas circunstancias se presenta un desarrollo y crecimiento lento con una mortalidad alta. En conclusión, los renacuajos de *E. pustulosus* y *R. humboldti* expuestos en charcas temporales con poca disponibilidad de espacio y agua tendrán una menor probabilidad de completar la metamorfosis y sobrevivir.

## RESUMEN

*La supervivencia de los renacuajos es afectada por numerosos factores ambientales como la temperatura, oxígeno, alimento, densidad larval, volumen de agua y desecación de la charca. Renacuajos de las especies Engystomops pustulosus y Rhinella humboldti se desarrollan en hábitats temporales con diferencias en su tamaño (espacio y volumen de agua) alrededor de la ciudad de Ibagué, Colombia, y en el campus de la Universidad del Tolima. Este trabajo evalúa el efecto de tres tamaños de hábitat: grande, mediano y pequeño, sobre la supervivencia, el desarrollo y crecimiento de los renacuajos de estas especies en condiciones de laboratorio. Para esto se colocaron cinco recipientes por tratamiento, a cada uno de ellos se le adicionó 4 g de tierra, una macrófita y diez renacuajos en estadio 25. A los 20 días se registró la supervivencia, estadio de desarrollo y longitud total. Los experimentos finalizaron cuando los renacuajos completaron la metamorfosis o murieron. En las dos especies se encontró un resultado similar. La supervivencia de los renacuajos fue significativamente mayor en el hábitat grande que en el*

*hábitat mediano y pequeño a los 120 días para E. pustulosus, y a los 80 días para R. humboldti (Regresión logística,  $p < 0.01$ ). Sin embargo, la supervivencia hasta alcanzar la metamorfosis fue menor que el 50% para todos los tratamientos. El desarrollo y el crecimiento de los renacuajos también fue significativamente mayor en el hábitat grande que en los hábitats mediano y pequeño, después de 20 días en E. pustulosus y 30 días en R. humboldti (Anova,  $p < 0.01$ ). Nuestros resultados son contrarios a otros estudios con renacuajos que se desarrollan en hábitats temporales, los cuales aceleran su tasa de desarrollo y metamorfosean a una talla menor. Por lo tanto, se concluye que bajo condiciones naturales, los renacuajos de E. pustulosus y R. humboldti tendrán menos oportunidad de alcanzar la metamorfosis y sobrevivir en charcas temporales con poca disponibilidad de espacio y agua.*

**PALABRAS-CLAVE:** Hábitat; Renacuajos; Supervivencia; Desarrollo; Crecimiento.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Fondo de Investigaciones y Desarrollo Científico de la Universidad del Tolima por el apoyo económico para el desarrollo de este trabajo, a través del proyecto aprobado con el código 490110. A Claudia Marsela Montes y Angélica Arenas por el apoyo en la colecta de las posturas en campo y en los montajes experimentales. Este trabajo cuenta con el permiso de investigación científica en diversidad biológica otorgado por la Corporación Autónoma Regional del Tolima, CORTOLIMA (Resolución N° 2886 de 2011).

## REFERENCIAS

- ALFORD, R. & RICHARDS, S. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30:133-165.
- BERNAL, M.H.; ALTON, L.A.; CRAMP, R.L. & FRANKLIN, C.E. 2011. Does simultaneous UV-B exposure enhance the lethal and sub-lethal effects of aquatic hypoxia on developing anuran embryos and larvae? *Journal of Comparative Physiology B*, 181(7):973-980.
- BRADFORD, D.; GRABER, D. & TABATABAI, F. 1994. Population declines of the native frog, *Rana muscosa*, in Sequoia and Kings Canyon National Parks, California. *The Southwestern Naturalist*, 39(4):323-327.
- COLLINS, J.P. 1979. Intrapopulation variation in the body size at metamorphosis and timing of metamorphosis in the bull frog, *Rana catesbeiana*. *Ecology*, 60(4):738-749.
- CRUMP, M.L. 1989. Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pseudopuma*. *Copeia*, 1989(3):794-797.

- CUMMINS, C. 1989. Interaction between the effects of pH and density on growth and development in *Rana temporaria* L. tadpoles. *Functional Ecology*, 3(1):45-52.
- DENVER, R.J. 1997. Environmental stress as a developmental cue: Corticotropin-releasing hormone is a proximate mediator of adaptive phenotypic plasticity in amphibian metamorphosis. *Hormones and Behavior*, 31(2):169-179.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16(3):183-190.
- GUAYARA, M.G. & BERNAL, M.H. 2012. Fecundidad y fertilidad en once especies de anuros colombianos con diferentes modos reproductivos. *Caldasia*, 34(2):483-496.
- HAYES, T.; CHAN, R. & LICHT, P. 1993. Interactions of temperature and steroids on larval growth, development, and metamorphosis in a toad (*Bufo boreas*). *The Journal of Experimental Zoology*, 266(3):206-215.
- JOFRE, M.B. & KARASOV, W.H. 1999. Direct effect of ammonia on three species of North American anuran amphibians. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 18(8):1806-1812.
- KAPLAN, R.H. & COOPER, W.S. 1984. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the "adaptive coin-flipping" principle. *The American Naturalist*, 123(3):393-410.
- LUDWIG, D. & ROWE, L. 1990. Life history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraints. *The American Naturalist*, 135(5):686-707.
- NEWMAN, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution*, 42(4):774-783.
- PANDIAN, T.J. & MARIAN, M.P. 1985. Predicting anuran metamorphosis and energetics. *Physiological Zoology*, 58(5):538-552.
- ROWE, L. & LUDWIG, D. 1991. Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology*, 72(2):413-427.
- RUGH, R. 1934. The space factor in the growth rate of tadpoles. *Ecology*, 15(4):407-411.
- RUIZ-CARRANZA, P.M.; ARDILA-ROBAYO, M.C. & LYNCH, J.D. 1996. Lista actualizada de la fauna amphibia de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 20(77):365-415.
- SEMLITSCH, R.D. 1987. Relationship of pond drying to the reproductive success of the salamander *Ambystoma talpoideum*. *Copeia*, 1987(1):61-69.
- SEMLITSCH, R.D. & GIBBONS, J.W. 1988. Fish predation in size-structured populations of tree frog tadpoles. *Oecologia*, 75(3):321-326.
- SEYMOUR, R.G.; ROBERTS, J.D.; MITCHELL, N.J. & BLAYLOCK, A.J. 2000. Influence of environmental oxygen on development and hatching of aquatic eggs of the Australian frog, *Crinia georgiana*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(4):501-507.
- SMITH-GILL, S.J. & BERVEN, K.A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *The American Naturalist*, 113(4):563-585.
- WELLS, K.D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago. 1160 p.
- WERNER, E. 1986. Amphibian metamorphosis: Growth rate, predation rate, and the optimal size at transformation. *The American Naturalist*, 128(3):319-341.
- WILBUR, H. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68(5):1437-1452.
- WILBUR, H. & COLLINS, J. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182(4119):1305-1324.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. New Jersey, Prentice Hall. 662 p.

Aceito em: 02/05/2013  
Impresso em: 30/06/2013