DÉCIO TADEU CORRÊA FILHO

Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado: influências ambientais e filogenéticas

CAMPINAS
2013

SECRETARIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

DÉCIO TADEU CORRÊA FILHO

Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado: influências ambientais e filogenéticas

Este exemplar corresponde à redação fi
da tese defendida pelo(a) candidato (a
DÉCIO TADEU CORRÊA F°
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia para obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Jannini Sawaya
Co-orientadora: Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa Feres

CAMPINAS,
2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
MARA JANAINA DE OLIVEIRA – CRB8/6972
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

C817e

Corrêa Filho, Décio Tadeu, 1987-
Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado: influências ambientais e filogenéticas / Décio Tadeu Corrêa Filho. – Campinas, SP: [s.n.], 2013.

Orientador: Ricardo Jannini Sawaya.
Coorientador: Denise de Cerqueira Rossa Feres.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Fases do ciclo de vida. 2. Hidroperíodo. 3. Ecologia de comunidades. 4. Filogenia. 5. Fenótipo. 6. Diversidade. I. Sawaya, Ricardo Jannini. II. Rossa-Feres, Denise de Cerqueira. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

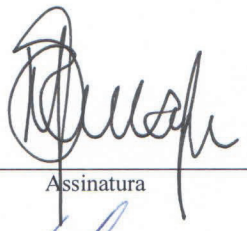
Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Metacommunity structure of tadpoles and adult anurans in the Cerrado: environmental and phylogenetic influences
Palavras-chave em Inglês:
Life cycle stages
Hydroperiod
Community ecology
Phylogeny
Phenotype
Diversity
Área de concentração: Ecologia
Titulação: Mestre em Ecologia
Banca examinadora:
Ricardo Jannini Sawaya [Orientador]
Fernando Rodrigues da Silva
Taran Grant
Data da defesa: 28-02-2013
Programa de Pós Graduação: Ecologia

Campinas, 28 de fevereiro de 2013

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Ricardo Jannini Sawaya (Orientador)



Assinatura

Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva

Assinatura

Prof. Dr. Taran Grant

Assinatura

Dr. Thiago Gonçalves Souza

Assinatura

Dr. Michel Varajão Garey

Assinatura

“Nothing is constant but change! All existence is a perpetual flux of 'being and becoming!'

That is the broad lesson of the evolution of the world.”

Ernst Haeckel (1834 – 1919)

Biólogo e artista alemão, particularmente interessado pela ontogenia, e criador dos termos “ecologia” e “filogenia”.

AGRADECIMENTOS

Essa dissertação é fruto da colaboração, apoio, críticas e ensinamentos diretos ou indiretos de incontáveis pessoas. Naturalmente me esqueci de citar várias delas, então, por essas já peço desculpas antecipadamente e deixo aqui o meu sincero agradecimento! Sintam-se representadas em cada uma das pessoas abaixo.

Sou imensamente grato a todos os professores que tive até hoje (e também serei grato aos futuros). Cada um deles contribuiu de alguma forma para o meu conhecimento e com ele consegui chegar até aqui. Em especial agradeço aos professores Pitágoras C. Bispo, Ciro C. Z. Branco, Thomas M. Lewinsohn, Woodruff W. Benson, Ivan Sazima, Gustavo Q. Romero, André V. L. Freitas e Leandro S. Duarte, com quem aprendi muito e tive ainda mais vontade de me tornar um pesquisador.

O acesso a cada um dos professores seria impossível sem o total apoio e incentivo dos meus pais, Décio e Suely, em cada etapa e decisão do próximo passo a ser seguido na minha vida. Eles não pouparam esforços e muitas vezes se privaram de muitas coisas para que eu tivesse uma boa educação e uma vida confortável. Essa e todas as outras conquistas da minha vida são tão minhas quanto deles.

Todas as outras pessoas da família Corrêa também foram imensamente importantes para a minha formação. Sempre me apoiaram com incentivos e carinho. Tenho muito orgulho de todos e tomo como exemplo de vida cada um de vocês. Meu mais sincero agradecimento aos meus tios, primos, avós e irmã! Meu tio Toninho merece destaque especial. O caminho que segui teve grande influência de sua paixão pela biodiversidade e luta pela preservação da natureza.

Ser orientado pelo Ricardo e pela Denise foi ótimo. A relação de amizade transmitida por eles, sem perder o profissionalismo, torna o convívio e o trabalho muito mais prazeroso. O convívio com a Denise vem de mais tempo. Com ela comecei a entrar na ciência, e desde cedo aprendi como é importante gostar e se empolgar pelo que se faz. Toda a sua

dedicação aos alunos a torna ainda mais especial. O contato com o Ricardo também foi muito importante e gratificante. A liberdade que ele me deu para o desenvolvimento dessa dissertação, sem faltar apoio e incentivo, foi indispensável para o meu crescimento. Seja no laboratório, Skype ou mesa de bar as conversas são sempre muito boas. Muito obrigado aos dois!

Em todo esse tempo de mestrado também aprendi muito com os grandes amigos em cada um dos laboratórios que fiz parte:

IBILCE: Dioguinho, Michel, Lucas, Verônica, Helô, Estela, Sayuri, Mainara, Katiuce, Cassia, Mariluce, Vitão e Nandão.

UNIFESP: Thiaguinho, Thiagão, Coy, Amom, Mumuca, Fausto, Leo, Zé Mato e Vinícius.

Antes de agradecer o pessoal do lab na UNICAMP tenho antes que agradecer o professor Gustavo Romero. Sabendo que eu não tinha um espaço fixo na UNICAMP prontamente me convidou para ficar em seu laboratório. Muito obrigado Gustavo por permitir o convívio com pessoas geniais como você e seus alunos: Thaís, Paula, Camila, Thiago toyoyo, Rafa, Ana Z, Pablo, Gustavo talharini, Gustavo Cauê, Tiago diabético, Fátima, Sandra, Alexandre supertramp, Maraísa, Andressa, Rodolfo e Wendell.

Tenho muito a agradecer também a todos os amigos fiz que durante o mestrado, e que tornaram esse período muito mais agradável. É tanta gente que certamente me esquecerei de muitos, mas sintam-se representados por todos que consigo lembrar nesse momento... Tem o pessoal da Pós e da UNICAMP: Edinho, Marília, Edu, Camila (s), André, Luciana, Anninha, Victor, Jana, Cris, Sebá, Jessie, Tina, Maru, Carlão, Guilherme cabeça, Michel, Carol, Júlia, Daniel, Paulo Manzani, Célia, Artur... Os que passaram pela república: Nersão, Rafa, Conrado, Omar, Tamires, Suzana, Nallarett, Nazaré, Fernanda... Aqueles de longe: Gui Becker e David Rodriguez... e tantos outros...

Nesses quase dois anos e meio de história no Jataí tenho muito a agradecer a todos os funcionários da Estação (Paulinho, Marquinho, Quirera, Bin Laden, Jair, Edson, D.

Antonia, S. Carlito, Cícera) e a todos que se dispuseram a nos ajudar em campo (S. Paulinho, Amom, Thiagão, Anderson monstro, Cybele, Donizete, Zé Mário, Pará, Thaís, Karina, Juliana, João Lucas, André jaú). Em todo esse tempo de campo sempre pude contar com a ótima companhia do Sergio (coy), Thiago (thiaguinho) e Murilo (murilei). Foi um grande aprendizado conviver com vocês! Aquela breja no degrau das lamentações faz falta!

Durante todo o desenvolvimento dessa dissertação duas pessoas me ajudaram muito: Thiago (toyoyo) Gonçalves-Souza e Diogo (dioguinho) Provete. Muito obrigado por sempre estarem dispostos a me ajudar em toda a parte estatística, filosófica ou qualquer outra.

Sou muito grato também aos membros da pré-banca: Dr. Fernando Silva, Dr. Thiago Gonçalves Souza e Dr. Vitor Prado. A qualidade desse trabalho melhorou significativamente após todas as sugestões feitas por vocês. Também já agradeço os doutores Fernando Silva, Taran Grant, Michel Garey e Thiago Souza por aceitarem a participação na minha banca. Sem dúvida, a qualidade do trabalho será muito superior após a avaliação e sugestões de admiráveis pesquisadores como vocês.

Por fim agradeço a minha namorada Deise, pelo amor, apoio e compreensão em todas as horas, e por sempre levar felicidade aos lugares que são iluminados com o seu sorriso.

Durante o desenvolvimento desta dissertação contei com bolsa da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

Este trabalho foi financiado pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UNICAMP e pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), através do projeto Jovem Pesquisador: “Diversidade, Distribuição e Conservação da Herpetofauna do Estado de São Paulo” (proc. nº 2008/54472-2).

ÍNDICE

Resumo geral 1

Abstract 3

Considerações iniciais 5

Referências bibliográficas 9

Capítulo 1: Hidroperíodo como variável chave na concordância entre comunidades de adultos e girinos de anfíbios anuros 11

Resumo 12

Introdução 13

Métodos 15

Resultados 20

Discussão 21

Referências bibliográficas 27

Tabelas 32

Figuras 37

Capítulo 2: Integrando adultos e girinos para a compreensão da estrutura das comunidades de anuros: o papel dos atributos fenotípicos, da filogenia e de características ambientais 44

Resumo 45

Introdução 46

Métodos 49

Resultados 57

Discussão 60

Referências bibliográficas 66

Tabelas 71

Figuras 76

Síntese 86

Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado: influências ambientais e filogenéticas

RESUMO GERAL

Anfíbios anuros possuem ciclo de vida complexo e as fases larval e adulta podem ocupar ambientes totalmente distintos. Isso faz com que cada uma das fases esteja sujeita a diferentes pressões ambientais. Desta forma, girinos e adultos podem seguir caminhos evolutivos diferentes, ainda que apresentem as mesmas relações filogenéticas. O objetivo deste estudo foi investigar os aspectos ecológicos e evolutivos que atuam na estruturação de uma metacomunidade de anuros nas fases adulta e larval. Realizamos o estudo em uma região de Cerrado no sudeste do Brasil. O trabalho está dividido em dois capítulos. No primeiro, testamos se as comunidades de adultos e girinos são concordantes, e analisamos a influência das variáveis ambientais e espaciais na abundância e composição de espécies em cada fase ontogenética. No segundo capítulo, verificamos como a diversidade fenotípica se distribui ao longo da filogenia e como os corpos d'água influenciam a diversidade fenotípica e filogenética das espécies. Além disso, verificamos a evidência de filtros ambientais na montagem das comunidades estudadas a partir da associação entre atributos fenotípicos, relações filogenéticas e variáveis ambientais. Nossos resultados do primeiro capítulo indicam que as comunidades de adultos e girinos são concordantes, ou seja, são distribuídas de maneira similar entre os habitats. As variáveis ambientais foram mais importantes do que as espaciais, sendo a área da superfície e o hidroperíodo dos corpos d'água as características que melhor explicaram a distribuição dos adultos e girinos entre os corpos d'água. A maioria das espécies esteve associada aos habitats temporários de média a longa duração. Locais temporários não apresentam predadores importantes como peixes e retém água por tempo suficiente para a metamorfose dos girinos. No segundo capítulo, verificamos que os atributos fenotípicos nos adultos são mais

conservados do que nos girinos. A diversidade fenotípica dos adultos é concentrada em poucos nós da filogenia, enquanto que nos girinos é dispersa pela filogenia. A metacomunidade de adultos é estruturada por filtros ambientais relacionados principalmente aos microhabitats de vocalização. Espécies da família Hylidae que vocalizam empoleiradas, por exemplo, são associadas aos locais com maior diversidade de vegetação na margem dos corpos d'água. Para os girinos não foi observada evidência de filtro ambiental. Além disso, não houve relação clara entre os atributos fenotípicos dos girinos e características ambientais como observado para os adultos. Entretanto, a maioria dos girinos esteve associada a locais que podem oferecer maior disponibilidade de recursos alimentares e menor risco de predação, como corpos d'agua temporários, de dossel aberto e com muita vegetação em seu interior. Concluímos que os adultos determinam a distribuição dos girinos nas comunidades. Entretanto, a escolha do habitat de reprodução é baseada em parte pelos atributos dos adultos, mas também ponderada por locais de melhor desenvolvimento e sobrevivência de sua larva. Nossos resultados ressaltam a complexidade da organização das comunidades de anuros, principalmente no que diz respeito às relações entre as fases ontogenéticas, e contribuem de forma inédita para melhor compreensão da organização de comunidades de animais de ciclo de vida complexo como os anuros.

Palavras-chave: fases do ciclo de vida, hidroperíodo, ecologia de comunidades, filogenia, fenótipo, diversidade

Metacommunity structure of tadpoles and adult anurans in the Cerrado: environmental and phylogenetic influences

ABSTRACT

Anuran amphibians have complex life cycles, and the larval and adult stages can occupy completely different environments. Thus, each stage is subject to different environmental pressures. Tadpoles and adults can follow different evolutionary paths even though they show the same phylogenetic relationships. The aim of this study was to investigate the ecological and evolutionary aspects structuring an anuran metacommunity in both larval and adult stages. We conducted this study in a savanna region in southeastern Brazil. The study comprises two chapters. In the first, we tested if tadpole and adult communities show community concordance. Then we analyzed the influence of environmental and spatial variables on the abundance and composition of species in each ontogenetic stage. In the second chapter, we verified how the phenotypic diversity is distributed throughout the phylogeny, and how water bodies affect phenotypic and phylogenetic diversity of species. Additionally, we verified the evidence of environmental filters acting in the community assembly based on the association among phenotypic traits, phylogeny, and environmental variables. Our results in the first chapter indicated that communities of adults and tadpoles are concordant, because they have a similar distribution across the set of water bodies. Environmental variables were more important than space, because area and hydroperiod of the water bodies were the variables that best explained the distribution of species for both ontogenetic stages. Most species were associated with medium and long-term temporary habitats. Temporary habitats have no important predators like fish and could retain water long enough for tadpoles to achieve metamorphosis. In the second chapter, we find that adult traits are more conserved, which was not observed for tadpoles. The phenotypic diversity of adults is concentrated in a few nodes, while in tadpoles it is widespread

throughout phylogeny. The adult metacommunity is regulated by environmental filters related to vocalization microhabitats. Hylidae species that vocalize perched on vegetation, for instance, are associated with greater vegetation diversity on the edge of the water body. Tadpoles were not affected by environmental filters. Furthermore, there was not clear relationship between tadpole traits and environmental characteristics as observed for adults. However, most of the tadpoles were associated with sites that may offer greater availability of food resources and low predation risk, such as open canopy and temporary water bodies with vegetation inside. We conclude that adults determine the distribution of tadpoles. However, even if environmental filters affect adults, the choice of the breeding habitat is based in part by adult traits and also weighted for habitats that promote better development and survival of their larvae. Our results underscore the complexity involved in frog community assembly, particularly regarding the relationship between ontogenetic stages, and thus, contribute to a better understanding of the assembly of complex life cycle communities.

Key-words: life cycle stages, hydroperiod, community ecology, phylogeny, phenotype, diversity

CONSIDERAÇÕES INICIAIS

O objetivo central em ecologia de comunidades é entender os processos responsáveis pelas diferenças de abundância e composição de espécies nas comunidades (Vellend 2010). A busca por esse entendimento faz com que essa disciplina seja permeada por um grande número de hipóteses relacionadas aos vários processos que podem levar aos padrões observados na natureza (Vellend 2010). A estruturação de uma comunidade depende em grande parte do conjunto de espécies disponíveis na área, conhecido como "*pool* de espécies" (Ricklefs 1987, Chase 2003, Fukami 2004). A presença desse conjunto de espécies em uma área é determinada principalmente por eventos históricos, que incluem processos biogeográficos como dispersão e vicariância, e evolutivos, como especiação, radiação adaptativa e extinção (Ricklefs 1987, Wiens & Donoghue 2004, Emerson & Gillespie 2008, Cavender-Bares et al. 2009). A partir desse conjunto de espécies, as comunidades são estruturadas, e a persistência de uma espécie em uma comunidade depende dos processos demográficos e da habilidade das espécies em tolerar as interações bióticas e abióticas as quais estão expostas (Vellend 2010).

As interações entre as espécies nas comunidades e destas com o ambiente são mediadas pelos seus atributos fenotípicos (Pausas & Verdú 2010, HilleRisLambers et al. 2011, Mouquet et al. 2012). Esses atributos tem base evolutiva e podem estar dispostos de diferentes maneiras na filogenia (Cavender-Bares et al. 2009, Pausas & Verdú 2010, HilleRisLambers et al. 2011). Assim, a incorporação da informação filogenética nos estudos ecológicos possibilita uma avaliação única dos aspectos evolutivos envolvidos na estrutura das comunidades ecológicas (Johnson & Stinchcombe 2007, Mouquet et al. 2012). As características ambientais da comunidade podem favorecer a ocorrência de somente determinados atributos fenotípicos, por exemplo, processo conhecido como filtro ambiental (Webb et al. 2002, Emerson & Gillespie 2008, Pausas & Verdú 2010). Esses atributos

podem ter evoluído de forma conservada ou convergente entre as espécies (Emerson & Gillespie 2008, Pausas & Verdú 2010), e a detecção dessa variação só é possível quando utilizada a informação filogenética. A partir disso é possível inferir e investigar a base evolutiva da estrutura das comunidades (Johnson & Stinchcombe 2007, Mouquet et al. 2012). Essa nova abordagem está sendo cada vez mais desenvolvida e é mais viável devido principalmente aos avanços metodológicos e a disponibilidade de hipóteses filogenéticas robustas (Webb et al. 2002, Vamosi et al. 2009, Mouquet et al. 2012).

Animais com ciclo de vida complexo relacionam-se em comunidades totalmente diferentes em cada uma de suas fases ontogenéticas (Wilbur 1980). O fenótipo das fases larval e adulta também é totalmente diferente. De forma geral, uma das fases, geralmente a adulta, é responsável pela dispersão e reprodução, enquanto que a fase larval geralmente tem o papel de adquirir recursos rapidamente durante essa fase temporária até atingir com sucesso a metamorfose (Wilbur 1980). Isso faz com que as fases larval e adulta se relacionem de forma diferente com o ambiente e, consequentemente, sofram pressões evolutivas distintas (Wilbur 1980, Moran 1994, Bossuyt & Milinkovitch 2000). Cada uma das fases se comporta de maneira muito diferente e podem inclusive exercer no ambiente o papel de duas espécies distintas (Wilbur 1980, Whiles et al. 2006). Ainda assim, as larvas e adultos não são independentes, e as pressões em cada uma delas devem em conjunto determinar a estrutura da comunidade dessas espécies (Skelly 2001).

Tradicionalmente as fases larval e adulta são estudadas de forma independente, como é o caso dos anfíbios anuros, e poucos trabalhos consideram as duas fases das mesmas comunidades (e. g. Santos et al. 2007, Moreira et al. 2010). Isso pode, de certa forma, prejudicar uma interpretação mais abrangente da estrutura das comunidades, já que características ambientais associadas a fase adulta, por exemplo, podem na verdade ser somente relacionadas ao desenvolvimento larval (Skelly 2001). As pressões ambientais diferenciadas em cada fase ontogenética também podem ter feito com que os atributos

fenotípicos de cada fase evoluíssem de forma distinta (Bossuyt & Milinkovitch 2000). Desta forma, o estudo conjunto das fases larval e adulta de uma mesma comunidade pode contribuir de forma única para a compreensão da estrutura das comunidades de animais de ciclo de vida complexo. Além disso, a incorporação da filogenia nesses estudos, aliada ao mapeamento da distribuição dos atributos fenotípicos e as suas relações com as características ambientais são fundamentais, tanto para a investigação como para a geração de hipóteses sobre os aspectos evolutivos das comunidades de animais de ciclo de vida complexo.

Nesse contexto, o objetivo principal desta dissertação foi estudar os aspectos ecológicos e evolutivos de uma metacomunidade de anfíbios anuros nas fases larval e adulta. A metacomunidade é composta por dez corpos d'água localizados na Estação Ecológica de Jataí, município de Luís Antônio-SP. Essa área é um dos maiores fragmentos de Cerrado protegidos no Estado, que apresenta uma vegetação predominante de Cerrado com manchas de floresta estacional semidecidual. A dissertação está dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo utilizamos uma abordagem mais usual da ecologia de comunidades. Testamos se há concordância entre as comunidades de adultos e girinos, ou seja, se as duas fases estão distribuídas da mesma forma no ambiente. Além disso, verificamos o papel relativo das variáveis ambientais e espaciais na diversidade de espécies, bem como na associação de variáveis ambientais a cada fase do desenvolvimento. No segundo capítulo buscamos compreender a estrutura da metacomunidade de forma mais integrada, desta vez utilizando uma abordagem da ecofilogenética, na qual é possível incorporar os atributos fenotípicos das espécies, suas relações filogenéticas e as características ambientais dos habitats. Neste capítulo, verificamos como é distribuída na filogenia a diversidade fenotípica de adultos e girinos e testamos se os corpos d'água funcionam como filtros ambientais para as duas fases ontogenéticas, o que poderia levar a um agrupamento fenotípico e/ou filogenético. Além

disso, verificamos quais as variáveis ambientais medidas contribuem para a estruturação das comunidades e que atributos e linhagens são afetados por essas variáveis.

REFERÊNCIAS BILIOGRÁFICAS

BOSSUYT, F. & MILINKOVITCH, M. C. 2000. Convergent adaptive radiations in Madagascan and Asian ranid frogs reveal covariation between larval and adult traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97:6585–90.

CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K. H., FINE, P. V. A. & KEMBEL, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693–715. Blackwell Publishing Ltd.

CHASE, J. M. 2003. Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136:489–98.

EMERSON, B. C. & GILLESPIE, R. G. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23:619–30.

FUKAMI, T. 2004. Community assembly along a species pool gradient: implications for multiple-scale patterns of species diversity. *Population Ecology* 46:137–147. Springer Japan.

HILLERISLAMBERS, J., ADLER, P. B., HARPOLE, W. S., LEVINE, J. M. & MAYFIELD, M. M. 2011. Rethinking Community Assembly Through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227–248.

JOHNSON, M. T. J. & STINCHCOMBE, J. R. 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology & Evolution* 22:250–257.

MORAN, N. 1994. Adaptation and constraint in the complex life cycles of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:573–600.

MOREIRA, L. F. B., MACHADO, I. F., GARCIA, T. V. & MALTCHIK, L. 2010. Factors influencing anuran distribution in coastal dune wetlands in southern Brazil. *Journal of Natural History* 44:1493–1507.

MOUQUET, N., DEVICTOR, V., MEYNARD, C. N., MUNOZ, F., BERSIER, L.-F., CHAVE, J., COUTERON, P., DALECKY, A., FONTAINE, C., GRAVEL, D., HARDY, O. J., JABOT, F., LAVERGNE, S., LEIBOLD, M., MOUILLOT, D., MÜNKEMÜLLER, T., PAVOINE, S., PRINZING, A., RODRIGUES, A. S. L., ROHR, R. P., THÉBAULT, E. & THUILLER, W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87:769–785.

PAUSAS, J. G. & VERDÚ, M. 2010. The Jungle of Methods for Evaluating Phenotypic and Phylogenetic Structure of Communities. *BioScience* 60:614–625.

RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional preocess. *Science* 235:167–171. Washington.

SANTOS, T., ROSSA-FERES, D. & CASATTI, L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia: Série Zoologia* 97:37–49.

SKELLY, D. 2001. Distributions of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47:313–332.

VAMOSI, S. M., HEARD, S. B., VAMOSI, J. C. & WEBB, C. O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572–92.

VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85:183–206.

WEBB, C. O., ACKERLY, D. D., MCPEEK, M. A. & DONOGHUE, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505. Palo Alto.

WHILES, M. R., LIPS, K. R., PRINGLE, C. M., KILHAM, S. S., BIXBY, R. J., BRENES, R., CONNELLY, S., COLON-GAUD, J. C., HUNTE-BROWN, M., HURYN, A. D., MONTGOMERY, C. & PETERSON, S. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:27–34.

WIENS, J. J. & DONOGHUE, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19:639–44.

WILBUR, H. 1980. Complex life cycles. *Annual review of Ecology and Systematics* 11:67–93.

Capítulo 1

Hidroperíodo como variável chave na concordância entre comunidades de adultos e girinos de anfíbios anuros

RESUMO

Em animais com ciclo de vida complexo como os anuros espera-se que os locais de desova dos adultos estejam relacionados com as condições adequadas de desenvolvimento de suas larvas. Assim, a distribuição dos organismos adultos e suas larvas seriam concordantes e estariam associadas de forma semelhante em relação as características ambientais. Durante 12 meses, amostramos uma metacomunidade de adultos e girinos de anfíbios anuros em um fragmento de floresta estacional semidecidual e Cerrado no sudeste do Brasil. Analisamos dez corpos d'água que variavam em estrutura e distância entre si. Investigamos se as comunidades de anuros e girinos eram concordantes. Além disso, verificamos a influência relativa das variáveis ambientais e espaciais na diversidade de espécies, bem como a associação de variáveis ambientais a cada fase do desenvolvimento das espécies. As comunidades de adultos e girinos foram concordantes. A variação na diversidade de espécies nas comunidades esteve relacionada ao hidroperíodo e área dos corpos d'água tanto para adultos como para girinos, e pouco relacionada às variáveis espaciais. A maioria das espécies esteve associada aos habitats temporários de média a longa duração. Locais temporários não apresentam predadores importantes como peixes e retém água por tempo suficiente à metamorfose dos girinos. Espécies que estiveram associadas a locais efêmeros são aquelas que apresentam características reprodutivas diferenciadas que as possibilitam ocupar corpos d'água de curta duração. Nossos resultados sugerem que a estrutura de comunidades dos anfíbios anuros é em grande parte influenciada pelos locais de melhor desenvolvimento e sobrevivência dos girinos, e que o hidroperíodo é a variável ambiental de maior importância para as espécies.

INTRODUÇÃO

Uma das questões centrais em ecologia de comunidades é a interpretação de quais fatores estão relacionados às diferenças na diversidade de espécies em comunidades (Morin 2011). As espécies utilizam de forma distinta os recursos do ambiente, e a interação das espécies com as características ambientais é um fator importante na determinação da abundância e composição de espécies nas comunidades ecológicas (Morin 2011). Em animais com ciclo de vida complexo ocorre uma mudança ontogenética em relação ao habitat utilizado, o que faz com que as fases larval e adulta ocorram em comunidades bastante distintas durante seu ciclo de vida, e consequentemente sejam expostas a diferentes características ambientais (Wilbur 1980). O sucesso reprodutivo do adulto depende da sobrevivência de sua larva até a metamorfose, portanto, é de se esperar que as características do habitat de reprodução reflitam melhores condições de desenvolvimento das larvas (Skelly 2001).

Estudos com algumas espécies de insetos e anuros demonstraram que o adulto seleciona locais com características ambientais correspondentes ao melhor desenvolvimento de sua larva (Howard 1978, Seale 1982, Petranka et al. 1994, Sherratt & Church 1994, Kiflawi et al. 2003, Blaustein et al. 2004). Apesar disso, a grande maioria desses trabalhos é de estudos populacionais e pouco se sabe como isso ocorre no nível da comunidade, ou seja, se as comunidades larval e adulta são concordantes e respondem da mesma forma às características ambientais. Em comunidades de Odonata, por exemplo, os adultos desovam indiscriminadamente em qualquer corpo d'água, independentemente das características ambientais relacionadas à comunidade larvária (R. Shaw e M. Leibold, com. pessoal).

Os anfíbios constituem o único grupo de animais entre os tetrápoda com ciclo de vida complexo (Wells 2007). Sabe-se que comunidades de anfíbios anuros são influenciadas por características ambientais tanto em sua fase larval como adulta (veja

revisão em Wells 2007). Apesar disso, historicamente o estudo de comunidades de anuros dedica-se a investigar somente uma das fases ontogenéticas, com poucas exceções (e. g. Santos et al. 2007, Moreira et al. 2010).

Diversas são as características ambientais que influenciam as comunidades de anuros. Há aquelas mais relacionadas ao desenvolvimento e sobrevivência dos girinos como o nível de cobertura de dossel (Skelly et al. 2002, Schiesari 2006) e hidroperíodo (Skelly 1997, Babbitt et al. 2003). Quanto maior a cobertura de dossel, menor o número de predadores e competidores, mas a disponibilidade de recursos também é menor (Werner & Glennemeier 1999, Schiesari 2006, McCauley et al. 2008). Quanto maior o hidroperíodo, menor será o risco de dessecação do corpo d'água, mas a diversidade de predadores é maior (Wellborn et al. 1996, Skelly 1997, Werner et al. 2007). Adultos também são afetados pelo hidroperíodo. Aqueles de reprodução prolongada necessitam de locais que contenham água no mínimo pelo tempo de duração de sua atividade reprodutiva (Brasileiro et al. 2005, Vasconcelos et al. 2011a). Outro grupo de variáveis ambientais importantes na organização de comunidade de anuros são aquelas relacionadas à heterogeneidade do corpo d'água e disponibilidade de microhabitats. Maiores quantidades de vegetação e maior área e profundidade podem disponibilizar um maior número de microhabitats e sustentar mais espécies (Rosenzweig 1995, Babbitt 2005, Santos et al. 2007, Parris & McCarthy 2009, Keller et al. 2009, Silva et al. 2011).

Apesar de características ambientais serem importantes na estruturação das comunidades de anuros, a própria disposição espacial das comunidades e a autocorrelação espacial entre as características ambientais podem ter influência na distribuição das espécies (Parris 2004, Ernst & Rödel 2008, Keller et al. 2009). A detecção da autocorrelação espacial e o reconhecimento de sua influência na composição das comunidades tem sido reconhecido como um dos paradigmas atuais da ecologia (Legendre 1993). Embora processos em maiores escalas sejam mais influenciados pelo espaço, devido à capacidade

migratória das espécies por exemplo (Hubbell 2008), é desejável saber o quanto das comunidades está relacionado às características ambientais e o quanto é fruto da proximidade entre os locais, mas isso tem sido pouco avaliado nas comunidades de anuros (e. g. Parris 2004, Ernst & Rödel 2008, Keller et al. 2009).

Neste estudo, investigamos a concordância entre comunidades de adultos e girinos em dez corpos d'água localizados em um fragmento de floresta estacional semidecidual e Cerrado localizado em uma região com sazonalidade climática marcada. Além disso, verificamos a influência de variáveis ambientais e espaciais nessas comunidades. Especificamente, as nossas perguntas e predições foram as seguintes: (i) As comunidades de adultos e girinos se distribuem da mesma forma entre os habitats, ou seja, são concordantes? Acreditamos que sim, já que o sucesso reprodutivo do adulto depende do sucesso da larva; (ii) Quais são as variáveis mais importantes para as comunidades de adultos e girinos, ambientais ou espaciais? Como a escala espacial estudada é pequena (alguns quilômetros), esperamos uma maior influência das características ambientais em relação às espaciais; e (iii) Entre as características ambientais consideradas (cobertura de dossel, hidroperíodo, vegetação no interior da água, área da superfície do corpo d'água e profundidade), quais são as mais relacionadas à composição e abundância das espécies? Como a região do estudo apresenta forte sazonalidade climática, com estação seca pronunciada e pluviosidade variável a cada estação chuvosa (Abramides et al. 2003), acreditamos que o hidroperíodo está entre as variáveis ambientais mais importantes relacionadas à distribuição das espécies entre os corpos d'água.

MÉTODOS

Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Estação Ecológica de Jataí (EEJ; 21°30' a 21°40' S e 47°40' a 47° 50' O; Fig. 1), município de Luís Antônio, nordeste do estado de São Paulo. A

EEJ é um dos maiores fragmentos protegidos do Estado, com cerca de 9000 ha (Zanatto *et al.* 2010), composto por um mosaico de floresta estacional e várias fisionomias de Cerrado. O clima da região é caracterizado por uma estação chuvosa entre outubro a março, quando são registradas as maiores temperaturas médias anuais (mínimas de 17°C e máximas de 41°C, 100 a 500 mm de pluviosidade mensal), e uma estação seca entre abril a setembro, com as menores médias anuais de temperatura (mínimas de 11°C e máximas de 31°C, 10 a 100 mm de pluviosidade mensal) (Zanatto *et al.* 2010).

Caracterização dos corpos d'água

Amostramos dez corpos d'água (Tabela 1), mensalmente, entre outubro de 2009 e setembro de 2010. Esse conjunto compreendeu os corpos d'água lênticos disponíveis na área, e que não continham peixes predadores. Os seguintes parâmetros foram utilizados na caracterização dos corpos d'água:

a) Hidroperíodo: proporção de meses com água ao longo dos 12 meses amostrados;
b) Cobertura vegetal na superfície da água: a área do corpo d'água foi dividida em quatro quadrantes e a porcentagem de área de cada quadrante coberta por vegetação foi estimada;
c) Cobertura do dossel: proporção de dossel coberto. Utilizando um densiômetro esférico côncavo realizamos medidas a cada 10 metros circundando o perímetro do corpo d'água. A estimativa de porcentagem de cobertura do dossel correspondeu à média dessas proporções;
d) Área: área máxima (m^2) da superfície da água;
e) Profundidade: profundidade máxima (cm) do corpo d'água;

Amostragem

Anfíbios anuros adultos foram amostrados a partir do método de "procura em locais de reprodução" (Scott Jr. & Woodward 1994). Cada corpo d'água foi amostrado uma vez por mês, do início ao fim do turno de vocalização das espécies, aproximadamente entre 18:00 h até 00:00 h. Durante esse período, percorríamos todo o corpo d'água e registrávamos a abundância de machos em atividade de vocalização. A abundância total de uma espécie em cada corpo d'água foi considerada como a soma de suas abundâncias mensais. Baseado em dados de marcação e recaptura que possuímos na área (Guimarães *et al.*, dados não publicados), verificamos que a substituição de indivíduos é grande entre os meses. Portanto, a soma as abundâncias mensais evita que a abundância total de espécies de hábito reprodutivo prolongado seja subestimada. Apesar das espécies de hábito reprodutivo explosivo serem muito abundantes durante seus eventos reprodutivos, elas ocorrem em curtos períodos, portanto o procedimento adotado não superestima a abundância dessas espécies.

Os girinos foram amostrados mensalmente em cada corpo d'água. Um puçá de 35 cm de diâmetro, tela de arame de malha de 3 mm² e cabo de 150 cm era passado em todos os microhabitats acessíveis do corpo d'água, do fundo à superfície, até que toda a área fosse percorrida. Os girinos foram fixados imediatamente em formol a 10%. A identificação dos girinos foi baseada na chave dicotômica de Rossa-Feres & Nomura (2006) e em comparação com exemplares da coleção científica DZSJRP-Tadpoles (UNESP-São José do Rio Preto, SP, Brasil).

Análises estatísticas

Para verificar os efeitos das variáveis ambientais e espaciais na diversidade das espécies (composição e abundância) e responder às questões ii e iii realizamos uma Análise de Correspondência Canônica parcial (pCCA) em conjunto com uma análise de

Partição de Variância (Borcard et al. 1992, Legendre & Legendre 2012). Padronizamos a matriz de abundância das espécies pela padronização de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001). Na matriz ambiental, transformamos área e profundidade para os seus respectivos logaritmos na base 10 e posteriormente padronizamos dividindo cada valor pelo valor máximo subtraído do valor mínimo de cada variável (padronização de Gower). Obtivemos as variáveis espaciais a partir dos autovetores obtidos pelo método de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhança (PCNM, do inglês *Principal Coordinates of Neighbor Matrices*) (Borcard & Legendre 2002). A partir deste método, uma matriz de distância geográfica entre os habitats é submetida a uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) e os autovetores com correlação espacial são retidos (Borcard et al. 2011). Esses autovetores são variáveis espaciais ortogonais, ou seja, independentes entre si (Borcard et al. 2011).

Em seguida, realizamos uma Análise de Correspondência Canônica (CCA), individualmente para as variáveis ambientais e espaciais. A significância do modelo da CCA com todas as variáveis foi testada para que pudéssemos fazer a seleção das variáveis que mais se relacionam com a diversidade de adultos e girinos (Borcard et al. 2011). As variáveis ambientais e espaciais que seriam utilizadas na pCCA foram selecionadas a partir de *Forward Selection* (Blanchet et al. 2008, Borcard et al. 2011). Realizamos a pCCA e a Partição de Variância para adultos e girinos com as variáveis selecionadas em cada grupo. Verificamos com um teste de permutação a significância de cada modelo da pCCA e de cada variável nos modelos (Borcard et al. 2011). Depois fizemos a Partição de Variância para cada modelo. A partir dela obtivemos os valores de variância explicados pelo modelo da pCCA relativos às características ambientais (a), às características ambientais espacialmente estruturadas (b), somente às características espaciais (c) e os valores de variância não explicada (d) (Borcard et al. 1992). A significância dos itens (a) e (c) foi

verificada por um teste de permutação. A significância do item (b) ainda não é possível de ser avaliada (Borcard et al. 2011).

Em alguns corpos d'água registramos a presença de somente uma das fases (adulta ou larval). Portanto, realizamos o mesmo procedimento anterior combinando adultos e girinos numa mesma análise. Anteriormente consideramos a abundância das espécies, mas devido as diferentes medidas de abundância de girinos e adultos, quando combinados numa mesma matriz, utilizamos somente e presença ou ausência da espécie no corpo d'água, seja na fase adulta ou larval. Isso também permitirá verificar o efeito da abundância no resultado da análise.

Utilizando os escores das pCCA para adultos e girinos, realizamos o teste de aleatorização Procrustes (PROTEST, do inglês *Procrustean randomization test*) (Jackson 1995, Peres-Neto & Jackson 2001), que mede a concordância entre os dois grupos de dados (questão i). A análise Procrustes rotaciona os dois conjuntos de dados de forma a minimizar a soma das diferenças dos quadrados, fornecendo um valor estatístico (m^2) que indica os resíduos da análise, e, portanto, indica o quanto os dados são concordantes. Quanto menor o valor de m^2, maior a concordância. O teste PROTEST verifica a significância desse valor com base em permutações, e a estatística do teste passa a ser um valor de correlação Procrustes (r) que indica o quanto os grupos são concordantes (Oksanen et al. 2012).

Em todas as análises adotamos $\alpha = 0,05$ e utilizamos 10.000 permutações nos testes. As análises foram realizadas no programa R 2.15.2 (R Core Team 2012), utilizando os pacotes *vegan* (Oksanen *et al.* 2012), *PCNM* (Legendre *et al.* 2012) e *fields* (Furrer *et al.* 2012).

RESULTADOS

Registramos 21 espécies de anuros (Tabela 2). Todas foram encontradas na fase adulta, com 3442 indivíduos amostrados (Tabela 3). Dessas 21 espécies, somente 15 foram encontradas na forma de girinos, do total de 7473 girinos coletados (Tabela 4). O número de espécies nos corpos d'água variou de uma a 12 na fase adulta e de duas a 11 na fase larval (Tabelas 3 e 4). Entre os adultos, a espécie mais abundante foi *Dendropsophus minutus*, com 1185 indivíduos registrados, e entre os girinos, foi *Bufo ornatus*, com 1835 indivíduos (Tabelas 3 e 4).

Conforme nossa primeira predição, as comunidades de adultos e girinos foram concordantes (PROTEST, $r = 0,892$; $p < 0,001$) (Figura 2). Também conforme nossas predições, as variáveis espaciais explicaram pouco a variação da diversidade de anuros nas comunidades. A análise de Partição da Variância para adultos revelou que a variação explicada pelo espaço foi significativa ($p = 0,049$), mas com uma explicação de somente 10% (Figura 3). As variáveis espaciais para girinos explicaram menos de 1% e não foram significativas ($p = 0,306$) (Figura 3). Para adultos e girinos combinados, as variáveis espaciais também explicaram menos de 1% e não foram significativas ($p = 0,148$) (Figura 3). Por outro lado, as variáveis ambientais apresentaram 48% de explicação na variação da diversidade de adultos e foram significativas ($p < 0,001$). Para girinos, as variáveis ambientais em conjunto com as variáveis ambientais espacialmente estruturadas explicaram 73% da variação na diversidade de girinos ($p = 0,006$ e $p < 0,001$, respectivamente) (Figura 3). E para adultos e girinos combinados as variáveis ambientais em conjunto com as variáveis ambientais espacialmente estruturadas explicaram 42% da variação e foram significativas ($p < 0,001$ em ambas) (Figura 3).

A *Forward Selection* reteve as variáveis ambientais hidroperíodo, área do corpo d'água e cobertura vegetal na água para o melhor modelo de CCA para adultos. Para os girinos, as variáveis retidas foram hidroperíodo, área do corpo d'água e cobertura de dossel.

Já para adultos e girinos combinados as variáveis retidas foram somente área e hidroperíodo. Tanto para a fase adulta, larval e adulta e larval juntas somente hidroperíodo e área do corpo d'água tiveram relação significativa ($p < 0,05$) com a diversidade de espécies (Tabela 5). A maioria das espécies, tanto na fase adulta como larval e as duas juntas ocorreu em corpos d'água temporários de média a longa duração (Figura 4), com exceção de algumas espécies de hábito reprodutivo explosivo ou que apresentam modos reprodutivos que protegem os girinos contra dessecação, que estiveram associadas a locais efêmeros (Figura 4). Quanto à área, a maioria dos girinos e adultos esteve associada a corpos d'água de área intermediária, exceto pelas mesmas espécies associadas aos locais efêmeros, as quais estiveram também associadas aos locais de maior área (Figura 5).

DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram que as comunidades de anuros nas fases adulta e larval são concordantes e que a distribuição das espécies em ambas as fases é influenciada principalmente pelas variáveis ambientais hidroperíodo e área do corpo d'água.

Em animais de ciclo de vida complexo como os anuros é de extrema importância que o local de oviposição do adulto forneça condições adequadas de sobrevivência e desenvolvimento de sua larva (Howard 1978, Seale 1982, Crump 1991, Hopey & Petranka 1994, Petranka et al. 1994). Durante a fase larval os organismos devem estar preferencialmente em locais com recursos abundantes, para que seu crescimento seja favorecido e atinjam com sucesso a metamorfose (Werner & Glennemeier 1999, Schiesari 2006). Isso torna claro que a aptidão do indivíduo reprodutivo esteja ligada à correta escolha do local de desenvolvimento das larvas, e que, desta forma, as comunidades de adultos e larvas em habitats de reprodução sejam concordantes. A escolha de locais que favoreçam o desenvolvimento larval é verdadeira para alguns grupos de insetos (e. g. Sherratt &

Church 1994, Kiflawi et al. 2003). Ainda assim, alguns grupos como as Odonata podem ovipor aleatoriamente, de forma que a comunidade de adultos não esteja associada às características ambientais as quais estão as suas larvas (R. Shaw e M. Leibold, com. pessoal). Para anuros, sabemos que algumas espécies são capazes de distinguir entre locais com condições adequadas aos girinos, como ausência de predadores (Hopey & Petranka 1994, Petranka et al. 1994), competidores (Crump 1991) e características ambientais favoráveis ao desenvolvimento dos girinos (Howard 1978, Seale 1982). Apesar de machos em atividade reprodutiva serem encontrados em um número maior de corpos d'água do que aqueles em que são encontrados seus girinos, embora com abundância geralmente menor (Santos et al. 2007; presente estudo, Tabelas 3 e 4), as fêmeas é que escolhem os habitats mais adequados para postura de ovos (e. g. Howard 1978). Assim, o padrão concordante entre as comunidades de adultos e girinos segue o esperado pelo que já foi demonstrado em algumas espécies individualmente (Howard 1978, Seale 1982, Crump 1991, Hopey & Petranka 1994, Petranka et al. 1994), e isso nos permite inferir que as comunidades de anuros são reguladas em grande parte pelos locais adequados ao desenvolvimento de seus girinos.

Em escalas espaciais maiores, a distância entre as comunidades pode ter um papel importante na composição das mesmas, já que nem todas as espécies possuem a mesma capacidade migratória, por exemplo (Hubbell 2008). Em escalas menores como a desse estudo, na qual os corpos d'água estão inseridos em um fragmento de vegetação natural e os mais distantes são separados por apenas 6,5 km, todas as espécies tem a mesma chance de ocupar qualquer corpo d'água. Adicionalmente, a maioria das espécies utiliza o habitat de forma generalista e possui ampla distribuição (Duellman 1999, Brasileiro et al. 2005, Araujo et al. 2009, Valdujo et al. 2012). Desta forma, como esperado, as características ambientais dos locais de reprodução foram muito mais importantes na estruturação desta metacomunidade do que a distância entre os corpos d'água.

Hidroperíodo e área do corpo d'água foram as únicas características que influenciaram a distribuição tanto de adultos como de girinos, considerados individualmente ou em conjunto. O hidroperíodo é reconhecidamente importante por influenciar a distribuição de anuros (Wellborn et al. 1996, Skelly 1997, Babbitt et al. 2003, Brasileiro et al. 2005, Werner et al. 2007, Both et al. 2008, Vasconcelos et al. 2011b, 2011a). A maioria das espécies da metacomunidade apresentou uma estratégia já conhecida entre muitas espécies de anuros, que é a preferência por corpos d'água temporários de média a longa duração (Santos et al. 2007, Moreira et al. 2010, Silva et al. 2011). Essa preferência está relacionada tanto ao risco de dessecação quanto à pressão de predação. Corpos d'água efêmeros apresentam um baixo número de predadores, mas o risco de dessecação e morte dos girinos antes de completarem a metamorfose é alto (Wellborn et al. 1996, Skelly 1997, Santos et al. 2007). Por outro lado, corpos d'água permanentes não oferecem risco de dessecação, mas sustentam uma grande diversidade de predadores (Skelly 1996, 1997, Wellborn et al. 1996). Locais de hidroperíodo intermediário retém água o tempo suficiente para que os girinos atinjam a metamorfose, e como secam durante a estação seca, impossibilitam o estabelecimento de predadores importantes de girinos como os peixes (Skelly 1996, Wellborn et al. 1996, Santos et al. 2007).

As espécies que não apresentaram o mesmo padrão de preferência por locais temporários de média a longa duração foram aquelas com características reprodutivas diferenciadas, como as que possuem habito reprodutivo explosivo. Foram elas: *Chiasmocleis albopunctata*, *Dermatonotus muelleri*, *Trachycephalus typhonius e Physalaemus marmoratus*. Essas espécies são encontradas durante poucos dias após fortes chuvas, em corpos d'água já existentes ou naqueles que surgem em decorrência da chuva (Brasileiro et al. 2005, Araujo et al. 2009, obs. pessoal). Essa estratégia pode conferir vantagens como a ausência de predadores no habitat, mas caso a desova ocorra em locais que não retenham água pelo tempo suficiente para a metamorfose dos girinos, podem

ocorrer grandes eventos de mortalidade, como já registrado por Santos et al. (2007) para outras espécies que adotaram a mesma estratégia. Dessas quatro espécies, encontramos somente girinos de *C. albopunctata*. O corpo d'água no qual essas espécies estavam concentradas encheu de água no dia anterior ao da amostragem e casais em amplexo dessas espécies foram observados. Após um mês, na amostragem seguinte, restavam apenas pequenas poças, onde estavam os girinos de *C. albopunctata.* Apesar de não termos observado morte de girinos ou perda de desovas, a ocorrência desses eventos no intervalo entre as amostragens é provável e poderia explicar a ausência de girinos das demais espécies que foram registradas na fase adulta (Santos et al. 2007). Alguns girinos também são capazes de acelerar o tempo de desenvolvimento até a metamorfose conforme o corpo d'água seca (Crump 1989). Portanto, outra explicação possível é que os girinos tenham completado a metamorfose antes da secagem do corpo d'água.

As outras espécies associadas aos locais efêmeros, *Leptodactylus mystacinus* e *Leptodactylus mystaceus*, depositam seus ovos em ninhos de espuma localizados em um sistema de túneis subterrâneos construídos pelos machos, o que protege os girinos contra a dessecação (Arzabe & Prado 2006, Oliveira Filho & Giaretta 2008). Os girinos inclusive são capazes de produzir mais espuma no ninho e podem aguardar na toca até que o corpo d'água encha e, uma vez na água, completam seu desenvolvimento rapidamente (Oliveira Filho & Giaretta 2008). Girinos de *L. mystacinus*, por exemplo, depois de deixarem os ninhos levam menos de duas semanas para atingir a metamorfose (Oliveira Filho & Giaretta 2008). Essa característica reprodutiva permitiu que essas espécies ocupassem locais efêmeros e o desenvolvimento rápido durante a cheia do corpo d'água pode ser um dos motivos pelos quais não encontramos girinos de *L. mystacinus*.

A influência da área do corpo d'água na diversidade de espécies de anuros ainda é controversa. Espera-se que locais com maior área contenham maior número de microhabitats e consequentemente sustentem um maior número de espécies (Rosenzweig

1995). Maior área por si só já seria suficiente para suportar mais espécies se considerarmos, por exemplo, a teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson 1967), embora a maior diversidade de habitats também esteja relacionada à maior diversidade de espécies (Ricklefs & Lovette 1999). Entretanto, vários estudos com anuros demonstram que a área do corpo d'água não é um bom preditor da riqueza de anuros (e. g. Richter & Azous 1995, Hecnar & M'Closkey 1996, Vasconcelos et al. 2009), mas alguns estudos sugerem relação entre área, composição e riqueza de anuros (e. g. Parris & McCarthy 2009, Keller et al. 2009, Moreira et al. 2010). Em nosso caso, a área influenciou a composição e abundância das comunidades, mas isso foi fortemente influenciado pela associação das espécies *C. albopunctata*, *D. muelleri*, *T. typhonius, P. marmoratus, L. mystaceus* e *L. mystacinus* por um dos corpos d'água efêmeros, que foi aquele com maior área entre todos os demais. Essas espécies possuem características que favorecem a ocupação de corpos d'água efêmeros. Assim, neste caso, a relação entre a área afetando a diversidade de espécies pode ter sido influenciada pela relação apresentada entre a grande área do corpo d'água e seu curto hidroperíodo.

Demonstramos que as comunidades de anuros adultos e girinos são concordantes. Além disso, em uma escala espacial pequena, como a explorada nesse estudo, as variáveis ambientais foram mais importantes do que as variáveis espaciais na diversidade de espécies entre as comunidades. A escolha do corpo d'água para a reprodução aparentemente resulta de um balanço entre os riscos de predação e dessecação do corpo d'água, sendo que a maioria das espécies está associada a locais temporários de média a longa duração. A concordância entre as fases adulta e larval e a associação às mesmas características ambientais indica que a escolha do habitat de reprodução pelos adultos é fortemente influenciada pelos locais de melhor desenvolvimento de sua larva. Este é o primeiro estudo a demonstrar a concordância entre girinos e adultos no nível de metacomunidade. Embora as comunidades de adultos e girinos tenham respondido da

mesma forma às características ambientais consideradas, sugerimos que estudos futuros relacionados à ecologia de comunidades de anuros, bem como de outros animais de ciclo de vida complexo, passem a considerar tanto a fase adulta como larval para que possamos entender melhor os fatores responsáveis pela estruturação das comunidades desses organismos e verificar se o padrão encontrado aqui se repete em outras metacomunidades.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAMIDES, P. L. G., BRUNINI, O., PEDRO JÚNIOR, M. J., CAMARGO, M. B. P., ERNANDES, E. S., BLANI, G. C., BRUNINI, A. P. C., BRIGANTE, R. S. & SANTOS, R. L. 2003. Ciiagro online.

ARAUJO, C. DE O., CONDEZ, T. & SAWAYA, R. 2009. Anfíbios Anuros do Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus, sudeste do Brasil, e suas relações com outras taxocenoses no Brasil. *Biota Neotropica* 9:0–22.

ARZABE, C. & PRADO, C. P. A. 2006. Distinct Architectures of Subterranean Nests in the Genus Leptodactylus of the fuscus Group (Anura, Leptodactylidade). *Herpetological Review* 37:23–26.

BABBITT, K. J. 2005. The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13:269–279.

BABBITT, K. J., BABER, M. J. & TARR, T. L. 2003. Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81:1539–1552.

BLANCHET, F. G., LEGENDRE, P. & BORCARD, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89:2623–32.

BLAUSTEIN, L., KIFLAWI, M., EITAM, A., MANGEL, M. & COHEN, J. E. 2004. Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: mode of detection and consistency across experimental venue. *Oecologia* 138:300–5.

BORCARD, D., GILLET, F. & LEGENDRE, P. 2011. Numerical Ecology with R. Springer New York, New York, NY.

BORCARD, D. & LEGENDRE, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51–68.

BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73:1045–1055.

BOTH, C., SOLÉ, M., SANTOS, T. G. & CECHIN, S. Z. 2008. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia* 624:125–138.

BRASILEIRO, C., SAWAYA, R., KIEFER, M. & MARTINS, M. 2005. Amphibians of an open Cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5:1–17.

CRUMP, M. 1989. Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in Hyla pseudopuma. *Copeia* 3:794–797.

CRUMP, M. 1991. Choice of oviposition site and egg load assessment by a treefrog. *Herpetologica* 47:308–315.

DUELLMAN, W. E. 1999. Distribution patterns of amphibians in the South America. in Duellman, W. E. (ed.). *Patterns of distribution of amphibians – a global perspective*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

ERNST, R. & RÖDEL, M.-O. 2008. Patterns of community composition in two tropical tree frog assemblages: separating spatial structure and environmental effects in disturbed and undisturbed forests. *Journal of Tropical Ecology* 24:111–120.

FURRER, R., NYCHKA, D. & SAIN, S. 2012. fields: Tools for spatial data. R package version 6.6.3. http://CRAN.R-project.org/package=fields.

HECNAR, S. & M'CLOSKEY, R. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* 77:2091–2097.

HOPEY, M. & PETRANKA, J. 1994. Restriction of wood frogs to fish-free habitats: how important is adult choice? *Copeia* 1994:1023–1025.

HOWARD, R. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59:789–798.

HUBBELL, S. P. 2008. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. P. 448. Princeton University Press, Princeton.

JACKSON, D. 1995. PROTEST: a PROcrustean randomization TEST of community environment concordance. *Ecoscience* 2:297–303.

KELLER, A., RÖDEL, M., LINSENMAIR, K. E. & GRAFE, T. U. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78:305–14.

KIFLAWI, M., BLAUSTEIN, L. & MANGEL, M. 2003. Oviposition habitat selection by the mosquito Culiseta longiareolata in response to risk of predation and conspecific larval density. *Ecological Entomology* 28:168–173.

LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659–1673.

LEGENDRE, P., BORCARD, D., BLANCHET, F. G. & DRAY, S. 2012. PCNM: MEM spatial eigenfunction and principal coordinate analyses. R package version 2.1-2/r106. http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/.

LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280.

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 2012. Numerical ecology.

MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. The theory of island biogeography. P. 203 (E. O. Wilson, Ed.) *Monographs in population biology* (2nd edition). Princeton University Press, Princeton.

MCCAULEY, S. J., DAVIS, C. J., RELYEA, R. A., YUREWICZ, K. L., SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. 2008. Metacommunity patterns in larval odonates. *Oecologia* 158:329–42.

MOREIRA, L. F. B., MACHADO, I. F., GARCIA, T. V. & MALTCHIK, L. 2010. Factors influencing anuran distribution in coastal dune wetlands in southern Brazil. *Journal of Natural History* 44:1493–1507.

MORIN, P. J. 2011. Community Ecology (Second edi). John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.

OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. 2012. vegan: Community Ecology Package.

OLIVEIRA FILHO, J. & GIARETTA, A. 2008. Reproductive behavior of Leptodactylus mystacinus (Anura, Leptodactylidae) with notes on courtship call of other Leptodactylus species. *Iheringia. Série Zoologia* 98:508–515.

PARRIS, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 3.

PARRIS, K. & MCCARTHY, M. 2009. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? *Australian Journal of Ecology* 24:495–502.

PERES-NETO, P. & JACKSON, D. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. *Oecologia* 129:169–178.

PETRANKA, J., HOPEY, M. & JENNINGS, B. 1994. Breeding habitat segregation of wood frogs and American toads: the role of interspecific tadpole predation and adult choice. *Copeia* 1994:691–697.

R CORE TEAM, . 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

RICHTER, K. O. & AZOUS, A. L. 1995. Amphibian occurrence and wetland characteristics in the Puget Sound Basin. *Wetlands* 15:305–312.

RICKLEFS, R. E. & LOVETTE, I. J. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68:1142–1160.

ROSENZWEIG, M. L. 1995. Species diversity in space and time. P. 436 (s.ed). Cambridge University Press, Cambridge.

ROSSA-FERES, D. & NOMURA, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 6:1–26.

SANTOS, T., ROSSA-FERES, D. & CASATTI, L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia: Série Zoologia* 97:37–49.

SCHIESARI, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51:412–423.

SCOTT JR., N. J. & WOODWARD, B. D. 1994. Survey at breeding sites. in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R., Hayek, L.-A. C. & Foster, M. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.

SEALE, D. 1982. Physical factors influencing oviposition by the woodfrog, Rana sylvatica, in Pennsylvania. *Copeia* 3:627–635.

SHERRATT, T. & CHURCH, S. 1994. Ovipositional preferences and larval cannibalism in the Neotropical mosquito Trichoprosopon digitatum(Diptera: Culicidae). *Animal Behaviour* 48:645–652.

SILVA, F. R., GIBBS, J. P. & ROSSA-FERES, D. D. C. 2011. Breeding Habitat and Landscape Correlates of Frog Diversity and Abundance in a Tropical Agricultural Landscape. *Wetlands* 31:1079–1087.

SKELLY, D. 1996. Pond drying, predators, and the distribution of Pseudacris tadpoles. *Copeia* 1996:599–605.

SKELLY, D. 1997. Tadpole communities: pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. *American Scientist* 85:36–45.

SKELLY, D. 2001. Distributions of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47:313–332.

SKELLY, D., FREIDENBURG, L. & KIESECKER, J. 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology* 83:983–992.

VALDUJO, P. H., SILVANO, D. L., COLLI, G. & MARTINS, M. 2012. Anuran Species Composition and Distribution Patterns in Brazilian Cerrado, a Neotropical Hotspot. *South American Journal of Herpetology* 7:63–78.

VASCONCELOS, T. D. S., SANTOS, T. G. DOS, ROSSA-FERES, D. D. C. & HADADD, C. F. B. 2011a. Spatio-Temporal Distribution of Calling Male Frogs in Morro Do Diabo State Park (Southeastern Brazil): Implications for Conservation and Management in a Seasonally Dry Tropical Forest. *South American Journal of Herpetology* 6:107–118.

VASCONCELOS, T. D. S., SANTOS, T. G., ROSSA-FERES, D. D. C. & HADDAD, C. F. B. 2011b. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673:93–104.

VASCONCELOS, T. S., SANTOS, T. G., ROSSA-FERES, D. C. & HADDAD, C. F. . 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87:699–707.

WELLBORN, G. A., SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:337–63.

WELLS, K. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago.

WERNER, E. E., SKELLY, D. K., RELYEA, R. A. & YUREWICZ, K. L. 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116:1697–1712.

WERNER, E. & GLENNEMEIER, K. 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1999:1–12.

WILBUR, H. 1980. Complex life cycles. *Annual review of Ecology and Systematics* 11:67–93.

ZANATTO, A. C., LEONEL, C., THOMAZIELLO, S. & OLIVEIRA, E. M. 2010. Estação Ecológica de Jataí - Plano de Manejo. Fundação Florestal para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo.

TABELAS

Tabela 1. Variáveis ambientais medidas em cada um dos dez corpos d'água amostrados na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP. Hidroperíodo, vegetação na superfície e cobertura de dossel são valores de proporção. Quanto maiores os valores, maior o hidroperíodo, cobertura vegetal na superfície da água ou cobertura de dossel. As siglas E, P e T são os nomes dos corpos d'água, classificados quanto ao seu hidroperíodo (E = efêmero, P = permanente e T = temporário).

Corpo d'água	Hidroperíodo	Vegetação na superfície	Cobertura de dossel	Área (m2)	Profundidade (cm)
E1	0.25	0.12	0.01	4	5
E2	0.17	0.85	0.01	1833	85
T1	0.58	0.35	0.14	20	10
T2	0.58	0.65	0.38	32	30
T3	0.58	0.65	0.01	20	10
T4	0.5	0.35	0.01	18	10
P1	1	0.7	0.23	900	240
P2	1	0.07	0.97	407	160
P3	0.92	0.01	0.98	160	40
P4	0.92	0.01	1	557	55

Tabela 2. Espécies registradas em dez corpos d'água amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP. As abreviações são utilizadas nas demais figuras e tabelas.

Família	Espécie	Abreviação
Bufonidae	*Bufo ornatus*	Born
Hylidae	*Dendropsophus minutus*	Dmin
	Dendropsophus nanus	Dnan
	Hypsiboas albopunctatus	Halb
	Hypsiboas faber	Hfab
	Hypsiboas lundii	Hlun
	Scinax fuscovarius	Sfus
	Scinax cf*. similis*	Ssim
	Trachycephalus typhonius	Ttyp
Leptodactylidae	*Eupemphix nattereri*	Enat
	Leptodactylus fuscus	Lfus
	Leptodactylus labyrinthicus	Llab
	Leptodactylus mystaceus	Lmeu
	Leptodactylus mystacinus	Lmin
	Leptodactylus podicipinus	Lpod
	Physalaemus cuvieri	Pcuv
	Physalaemus marmoratus	Pmar
Odontophrynidae	*Odontophrynus cultripes*	Ocul
Microhylidae	*Chiasmocleis albopunctata*	Calb
	Dermatonotus muelleri	Dmue
	Elachistocleis cesarii	Eces

Tabela 3. Abundância e riqueza de anfíbios anuros na fase adulta nos dez corpos d'água amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP.

	Corpos d'água										
Espécie	E1	E2	T1	T2	T3	T4	P1	P2	P3	P4	**Abundância total**
Born	0	0	0	0	0	0	0	5	15	25	45
Dmin	0	51	3	131	5	33	910	52	0	0	1185
Dnan	0	0	0	4	0	0	212	26	0	0	242
Halb	0	0	1	7	0	0	20	21	72	69	190
Hfab	0	0	0	0	0	0	139	2	0	3	144
Hlun	0	0	0	0	0	0	5	1	4	6	16
Sfus	0	0	13	17	5	0	24	45	0	0	104
Ssim	0	100	20	30	52	27	0	0	0	0	229
Ttyp	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	15
Enat	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2
Lfus	0	51	27	12	6	2	0	0	0	0	98
Llab	0	13	1	2	0	0	18	4	3	0	41
Lmeu	0	72	0	0	0	0	0	0	0	0	72
Lmin	0	102	0	0	0	0	0	0	0	0	102
Lpod	0	0	3	9	0	0	107	23	0	9	151
Pcuv	2	37	21	30	26	54	42	12	3	12	239
Pmar	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Calb	0	500	0	0	0	0	0	0	0	0	500
Dmue	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	50
Eces	0	10	0	0	0	0	0	1	0	0	11
Ocul	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Riqueza	1	12	9	9	6	4	9	12	5	6	3442

Tabela 4. Abundância e riqueza de anfíbios anuros na fase larval nos dez corpos d'água amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP.

	Corpos d'água										
Espécie	E1	E2	T1	T2	T3	T4	P1	P2	P3	P4	**Abundância total**
Born	0	0	0	0	0	0	187	743	672	233	1835
Dmin	0	0	0	448	13	4	1086	1	0	0	1552
Dnan	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	7
Halb	0	0	3	55	0	0	10	296	188	140	692
Hfab	0	0	0	0	0	0	309	6	0	0	315
Hlun	0	0	0	0	0	0	5	0	0	1	6
Sfus	0	0	0	90	2	45	99	0	0	0	236
Ssim	35	0	466	344	432	404	0	0	0	0	1681
Lfus	29	0	166	32	159	38	0	0	0	0	424
Llab	0	0	12	3	0	3	1	18	0	0	37
Lmeu	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	18
Lpod	0	0	0	0	0	0	162	28	0	0	190
Pcuv	13	0	65	111	19	13	33	3	0	0	257
Calb	0	139	0	0	16	29	0	0	0	0	184
Ocul	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0	39
Riqueza	3	2	5	7	6	7	11	7	2	3	7473

Tabela 5. Teste de significância para as variáveis ambientais utilizadas na CCA parcial para adultos, girinos e adultos e girinos conjuntamente. * indica resultado significativo. Teste realizado com 10.000 permutações.

	GL	x^2	F	P
Adultos				
Hidroperíodo	1	0.5233	6.6254	0.0004*
Área	1	0.4323	5.4730	0.0005*
Veg. superfície	1	0.1797	2.2756	0.0507
Resíduo	5	0.3949		
Girinos				
Hidroperíodo	1	0.3989	6.3656	0.0072*
Área	1	0.6498	10.3690	0.0057*
Cob. dossel	1	0.0964	1.5376	0.2196
Resíduo	4	0.2507		
Adultos + girinos				
Hidroperíodo	1	0.3802	5.7142	0.0001*
Área	1	0.2865	4.3059	0.0014*
Resíduo	6	0.3992		

FIGURAS

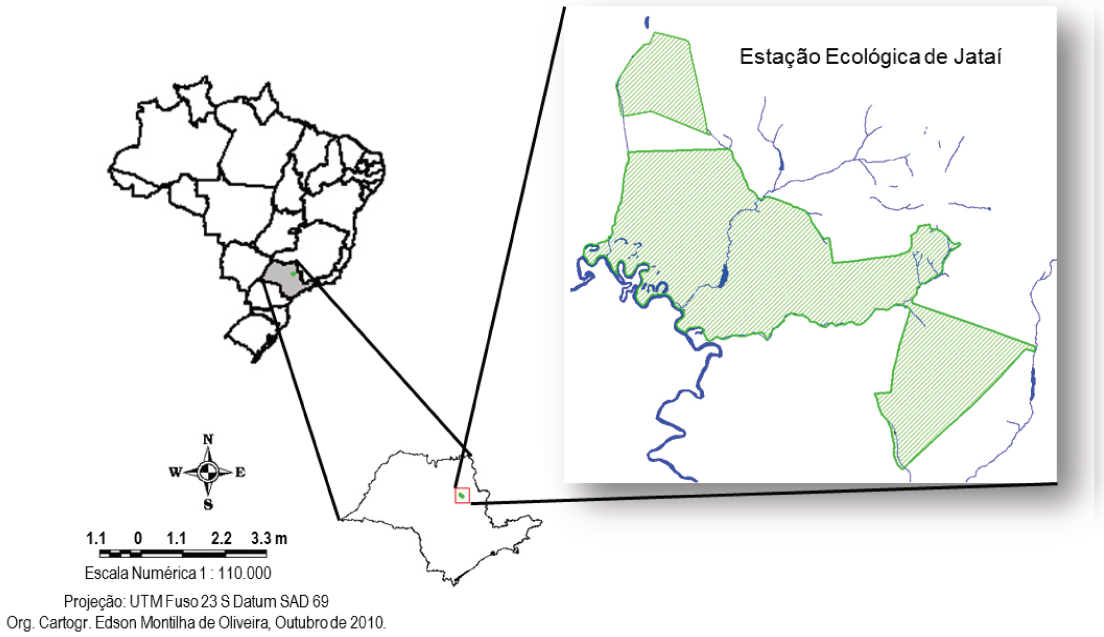


Figura 1. Estação Ecológica de Jataí, município de Luís Antônio-SP, destacando a sua posição no estado de São Paulo.

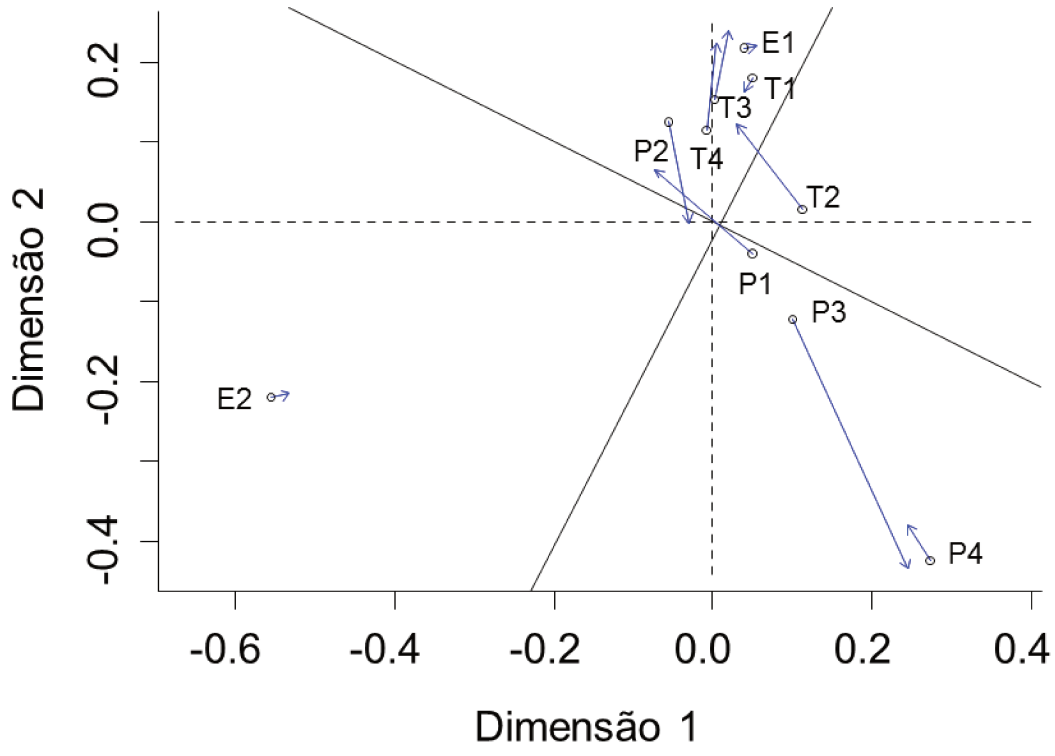


Figura 2. Gráfico da análise de Procrustes. Os dados referentes às comunidades de adultos foram fixados e as comunidades de girinos foram rotacionadas. As setas em azul indicam o quanto cada comunidade foi rotacionada para que os dados de adultos e girinos fossem combinados. As comunidades são concordantes (PROTEST, $r = 0,892$; $p < 0,001$). As siglas E, P e T são os nomes dos corpos d'água, classificados quanto ao seu hidroperíodo (E = efêmero, P = permanente e T = temporário).

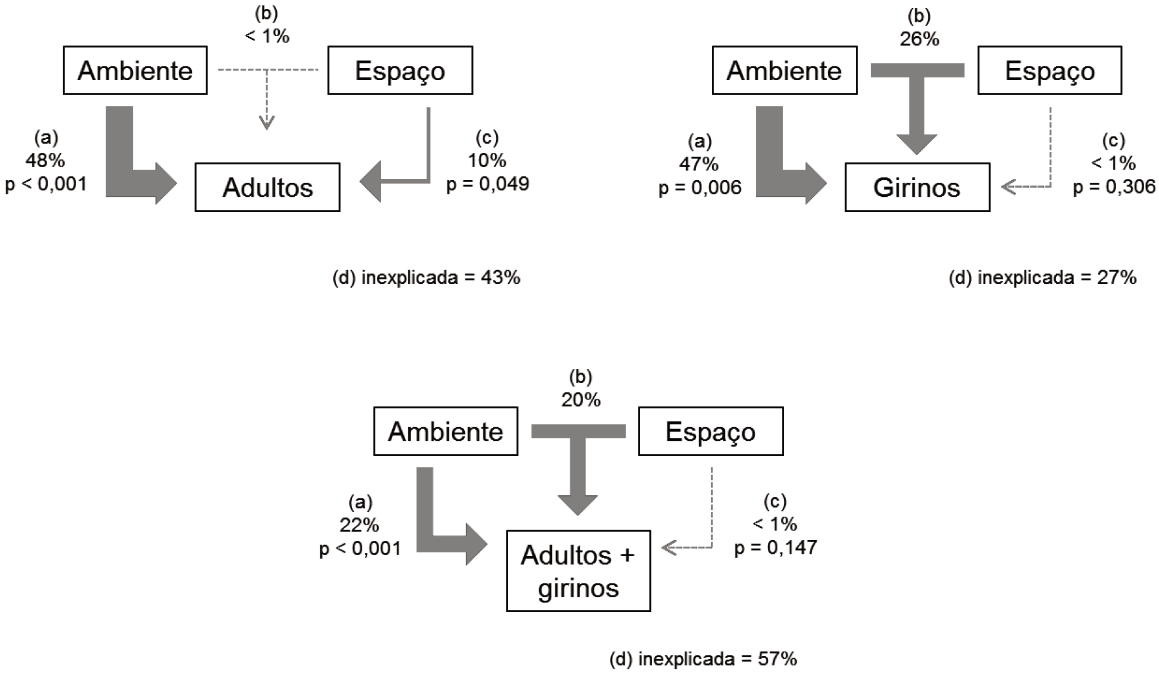
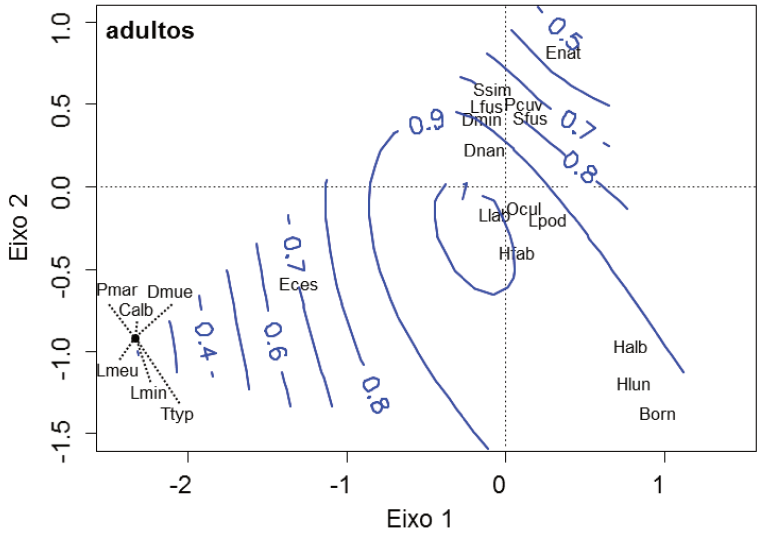
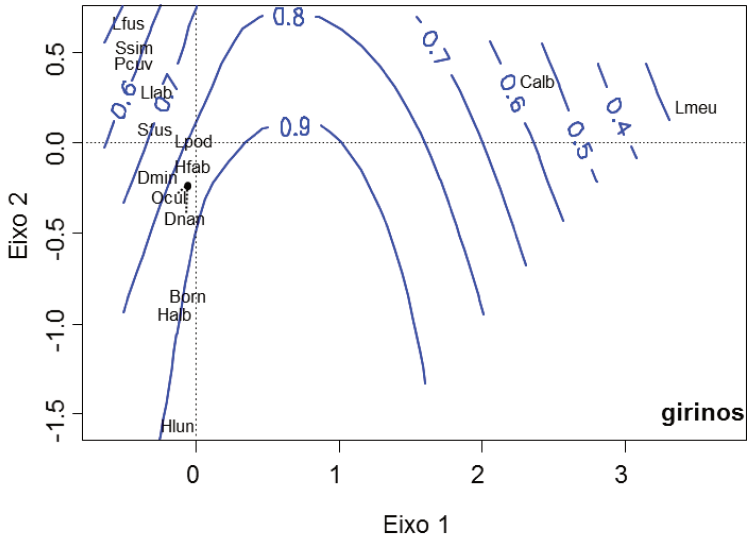


Figura 3. Partição da variação nas comunidades de adultos, girinos e adultos e girinos combinados. A largura das setas é proporcional à porcentagem de explicação de cada componente. Linhas tracejadas indicam explicação abaixo de 1%. Valores de significância dos componentes ambiente e espaço encontram-se na figura. α = 0,05.


adultos
Eixo 2
Eixo 1
Enat
Ssim
Lfus
Pcuv
Dmin
Sfus
Dnan
Ocul
Llab
Lpod
Hfab
Eces
Pmar
Dmue
Calb
Lmeu
Lmin
Ttyp
Halb
Hlun
Born


Eixo 2
Eixo 1
Lfus
Ssim
Pcuv
Llab
Sfus
Lpod
Hfab
Dmin
Ocul
Dnan
Born
Halb
Hlun
Calb
Lmeu
girinos

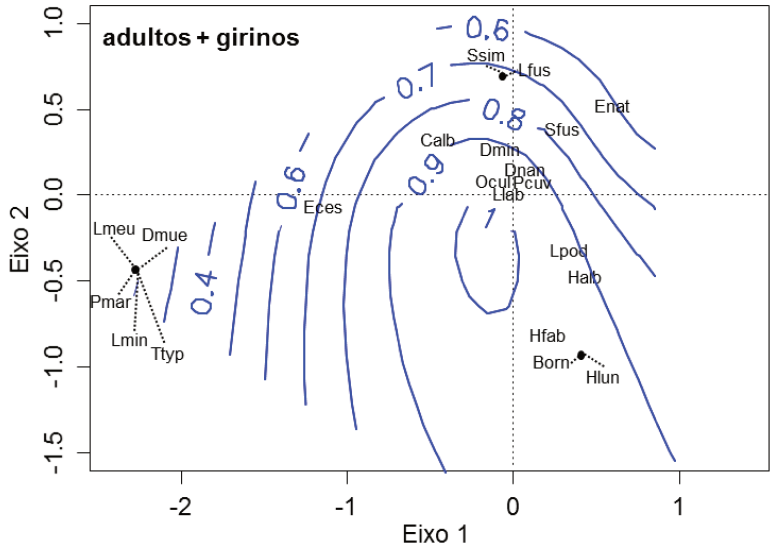
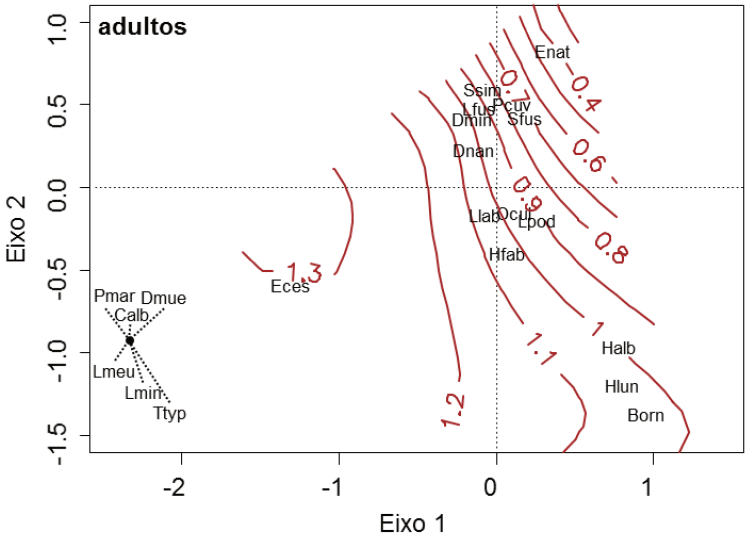
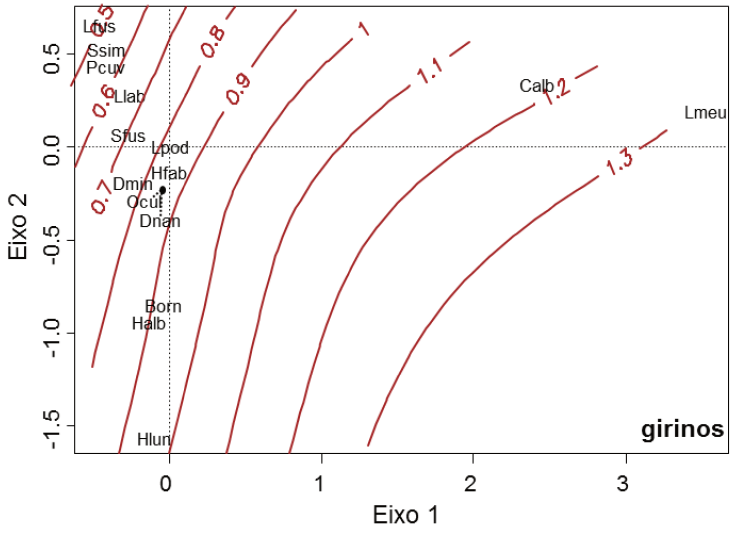

adultos + girinos
Eixo 2
Eixo 1
Ssim
Lfus
Enat
Sfus
Calb
Dmin
Dnan
Ocul
Pcuv
Llab
Eces
Lmeu
Dmue
Pmar
Lmin
Ttyp
Lpod
Halb
Hfab
Born
Hlun

Figura 4. Análise de Correspondência Canônica Parcial para adultos, girinos e adultos e girinos combinados, com ilustração do gradiente ambiental de hidroperíodo. Quanto maior o valor em azul maior o hidroperíodo. Os nomes das espécies foram abreviados conforme descrito na Tabela 2.


adultos
Enat
Ssim
Pcuv
Lfus
Dmin
Sfus
Dnan
Ocul
Llab
Lpod
Hfab
Halb
Hlun
Born
Eces
Pmar
Dmue
Calb
Lmeu
Lmin
Ttyp
0.4
0.6
0.8
1
1.1
1.2
1.3
Eixo 1
Eixo 2


girinos
Lfus
Ssim
Pcuv
Llab
Sfus
Lpod
Hfab
Dmin
Ocul
Dnan
Born
Halb
Hlun
Calb
Lmeu
0.5
0.6
0.7
0.8
0.9
1
1.1
1.2
1.3
Eixo 1
Eixo 2

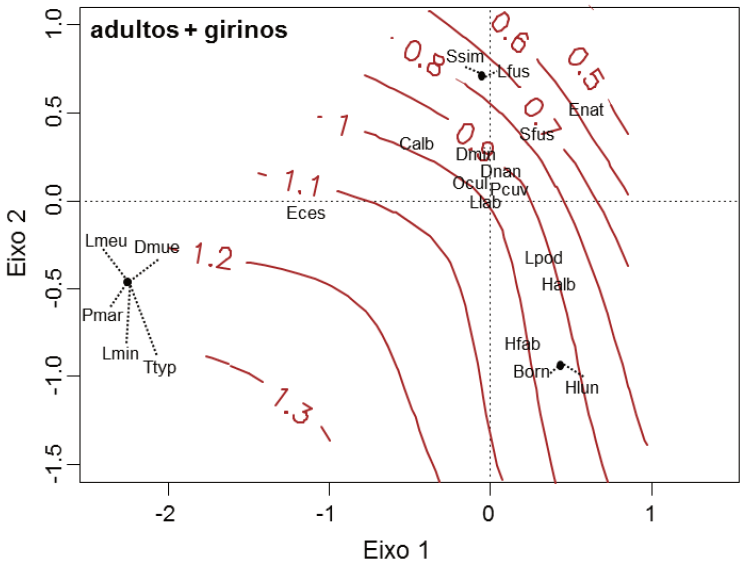

adultos + girinos
Ssim
Lfus
Enat
Sfus
Calb
Dmin
Dnan
Ocul
Pcuv
Llab
Eces
Lpod
Halb
Hfab
Born
Hlun
Lmeu
Dmue
Pmar
Lmin
Ttyp
0.5
0.6
0.7
0.8
1
1.1
1.2
1.3
Eixo 1
Eixo 2

Figura 5. Análise de Correspondência Canônica Parcial para adultos, girinos e adultos e girinos combinados, com ilustração do gradiente área da superfície do corpo d'água. Quanto maior o valor em marrom maior a área. Os nomes das espécies foram abreviados conforme descrito na Tabela 2.

Capítulo 2

Integrando adultos e girinos para a compreensão da estrutura das comunidades de anuros: o papel dos atributos fenotípicos, da filogenia e de características ambientais

RESUMO

A exploração dos aspectos ecológicos e evolutivos atuando na estrutura de comunidades de animais de ciclo de vida complexo pode proporcionar importantes avanços na compreensão desses grupos. Neste estudo, investigamos a estrutura das comunidades de adultos e girinos de anfíbios anuros em uma metacomunidade no sudeste do Brasil. Explorando as relações entre os atributos fenotípicos, filogenéticos e as características ambientais em cada fase ontogenética, buscamos responder as seguintes perguntas: 1) como a diversidade de atributos de adultos e girinos se distribui na filogenia?; 2) a diversidade de atributos fenotípicos das espécies apresenta sinal filogenético?; 3) como as diversidades fenotípica e filogenética de adultos e girinos se distribuem entre os corpos d'água em uma metacomunidade?; 4) quais combinações de atributos das espécies são filtrados e por quais características ambientais?; 5) quais as linhagens são mais afetadas por filtros ambientais? A diversidade fenotípica dos adultos foi mais conservada e concentrada em poucos nós da filogenia. Observamos sinal filogenético na diversidade fenotípica dos adultos, embora distribuída de forma heterogênea na filogenia. Para girinos a diversidade fenotípica foi espalhada pela filogenia. A metacomunidade de adultos foi afetada por filtros ambientais, pois tanto a diversidade filogenética como a fenotípica foram menores do que o esperado ao acaso em cada corpo d'água. Os filtros estão relacionados principalmente aos microhabitats de vocalização. As espécies arborícolas que vocalizam empoleiradas da família Hylidae, por exemplo, estiveram associadas aos locais com maior diversidade de vegetação marginal. Tanto a diversidade fenotípica quanto a filogenética de girinos foi aleatoriamente distribuída nos corpos d'água, ou seja, girinos não foram afetados por filtros ambientais. De forma diferente dos adultos, os atributos fenotípicos dos girinos não apresentaram relações claras com as características ambientais dos corpos d'água, mas a maioria dos girinos esteve associada a locais que aparentemente favorecem o seu desenvolvimento e sobrevivência, como os corpos d'água temporários de dossel aberto. A

grande diversificação fenotípica dos girinos, quando comparada ao fenótipo relativamente conservado dos adultos, pode estar relacionada a melhor exploração de recursos pelos girinos em locais nos quais as interações bióticas e abióticas são imprevisíveis. Desta forma, filtros ambientais para os adultos e condições favoráveis ao desenvolvimento das larvas em conjunto devem determinar a montagem de comunidades desses animais.

INTRODUÇÃO

O desenvolvimento recente de hipóteses filogenéticas cada vez mais robustas, devido em grande parte ao uso de ferramentas moleculares, possibilitou um grande avanço empírico e teórico na ecologia de comunidades (Vamosi et al. 2009, Mouquet et al. 2012). A interação entre as espécies e dessas com o ambiente é baseada em seu fenótipo, o qual tem uma base evolutiva (HilleRisLambers et al. 2011). Portanto, a compreensão da estrutura e montagem das comunidades ecológicas é aprimorada quando são utilizadas informações sobre as relações filogenéticas das espécies e sobre como os atributos fenotípicos dessas espécies estão distribuídos na filogenia (Webb et al. 2002, Mouquet et al. 2012).

Dois importantes processos ecológicos que tem grande influência na estrutura das comunidades são os filtros ambientais e a exclusão competitiva (Webb et al. 2002). Se o filtro ambiental for importante, a comunidade será formada por espécies que possuam atributos que as tornem aptas a permanecer no habitat, ou seja, características do habitat funcionam como um filtro para atributos fenotípicos das espécies (HilleRisLambers et al. 2011). Por outro lado, se a exclusão competitiva for importante, então espécies com atributos distintos ocorrerão nas comunidades, já que aquelas mais semelhantes competirão por algum recurso limitado (HilleRisLambers et al. 2011). Tanto os filtros ambientais como a exclusão competitiva podem fazer com que as comunidades

apresentem diferentes estruturas filogenéticas, dependendo de como os atributos fenotípicos estiverem distribuídos na filogenia (Mayfield & Levine 2010).

Embora promissora, essa nova área de estudo não atingiu de forma consistente vários grupos de espécies, ainda que possuam hipóteses filogenéticas bem desenvolvidas, fundamentais nesse tipo de estudo (Vamosi et al. 2009, Cavender-Bares et al. 2009). Esse é o caso dos anfíbios anuros. A disponibilidade de hipóteses filogenéticas robustas para este grupo (e. g. Frost et al. 2006, Grant et al. 2006, Pyron & Wiens 2011) os torna especialmente importantes para o estudo de aspectos evolutivos da estrutura das comunidades. Apesar disso, estudos evolutivos sobre comunidades de anuros são raros e muitas vezes relacionados a escalas muito pequenas, como microhabitats (*e. g.*, Eterovick & Fernandes 2001, Eterovick et al. 2008), ou a padrões macroecológicos (*e. g.*, Wiens et al. 2011, Silva et al. 2012).

Devido ao seu ciclo de vida complexo, os estudos sobre comunidade de anuros tradicionalmente consideram somente uma das fases de desenvolvimento, larval ou adulta, com poucas exceções (e. g. Santos et al. 2007, Moreira et al. 2010). Apesar de ocuparem ambientes totalmente distintos, as fases pré e pós-metamórfica não são independentes, já que o sucesso reprodutivo do adulto depende da sobrevivência de sua larva (Skelly 2001). Ainda que as duas fases possam ser influenciadas pelas mesmas variáveis ambientais (e. g. D. T. Corrêa, capítulo 1, dados não publicados), cada uma das fases sofre diferentes pressões ambientais e evolutivas (Bossuyt & Milinkovitch 2000). Diversos estudos com espécies que se reproduzem em corpos d'água indicam que a fase adulta é influenciada pela heterogeneidade ambiental do corpo d'água e, consequentemente, pela disponibilidade de sítios de vocalização (e. g. Cardoso et al. 1989, Rossa-Feres & Jim 2001, Vasconcelos et al. 2009). Por outro lado, os girinos devem aproveitar da melhor forma os recursos disponíveis no corpo d'água para crescer e deixar rapidamente um local que oferece grandes riscos, como predação e dessecação (Wilbur 1980).

Apesar das mesmas espécies da comunidade adulta e larval possuírem atributos fenotípicos completamente diferentes e se relacionarem de forma distinta com o ambiente, as relações filogenéticas entre elas e as outras espécies são as mesmas. Apesar disso, seus atributos fenotípicos podem ser resultantes de caminhos evolutivos distintos (Bossuyt & Milinkovitch 2000, Richardson 2002). Assim, em uma mesma linhagem, enquanto os adultos podem ter seus atributos fenotípicos conservados, os girinos podem ter sofrido convergências (Bossuyt & Milinkovitch 2000). Desta forma, entender como os atributos fenotípicos de adultos e girinos estão distribuídos na filogenia, além de sua relação com as características ambientais dos locais de reprodução, podem ajudar a entender de forma original a estruturação da comunidade de anuros, bem como permitir fazer inferências a respeito dos aspectos evolutivos relacionados à estrutura das comunidades.

Neste trabalho investigamos a estrutura de uma metacomunidade de anuros tanto em sua fase larval como adulta, considerando atributos fenotípicos das espécies, suas relações filogenéticas e as características ambientais de seus habitats de reprodução. Especificamente buscamos responder as seguintes questões: 1) como a diversidade de atributos fenotípicos de adultos e girinos se distribui na filogenia?; 2) a diversidade de atributos fenotípicos das espécies apresenta sinal filogenético?; 3) como as diversidades fenotípica e filogenética de adultos e girinos se distribuem entre os corpos d'água?; 4) quais combinações de atributos fenotípicos das espécies são filtradas e por quais características ambientais?; e 5) quais são as linhagens afetadas pelos filtros ambientais? Este tipo de abordagem é a primeira realizada para anfíbios anuros, e pode trazer contribuições inéditas não somente para compreensão sobre a estruturação de comunidades de anuros, mas também para a geração de hipóteses sobre a biologia evolutiva deste grupo extremamente diversificado de vertebrados.

MÉTODOS

Área de estudo

Este trabalho foi realizado na Estação Ecológica de Jataí (EEJ; 21°30' a 21°40' S e 47°40' a 47° 50' O; Fig. 1), município de Luís Antônio, nordeste do estado de São Paulo. A EEJ é um dos maiores fragmentos de Cerrado protegidos do Estado, com cerca de 9000 ha (Zanatto *et al.* 2010) composto por um mosaico de floresta estacional e Cerrado. O clima da região é caracterizado por uma estação chuvosa entre outubro a março, quando são registradas as maiores temperaturas médias anuais (mínimas de 17°C e máximas de 41°C, 100 a 500 mm de pluviosidade mensal), e uma estação seca entre abril a setembro, com as menores médias anuais de temperatura (mínimas de 11°C e máximas de 31°C, 10 a 100 mm de pluviosidade mensal) (Zanatto *et al.* 2010).

Variáveis ambientais

Amostramos dez corpos d'água (Tabela 1), mensalmente, entre outubro de 2009 e setembro de 2010. Esse conjunto compreendeu os corpos d'água lênticos disponíveis na área, e que não continham peixes predadores. Cada corpo d'água teve sua coordenada geográfica registrada. Os seguintes parâmetros foram utilizados na caracterização dos corpos d'água:

f) Hidroperíodo: proporção de meses com água ao longo dos 12 meses amostrados;

g) Cobertura vegetal na superfície da água: a área do corpo d'água foi dividida em quatro quadrantes e a porcentagem de área de cada quadrante recoberta por vegetação foi estimada;

h) Cobertura do dossel: proporção de dossel coberto. Utilizando um densiômetro esférico côncavo realizamos medidas a cada 10 metros circundando o perímetro do corpo d'água. A estimativa de porcentagem de cobertura do dossel correspondeu à média dessas proporções;

i) Área: área máxima (m^2) da superfície da água;

j) Profundidade: profundidade máxima (cm) do corpo d'água;

k) Diversidade de vegetação marginal: cada corpo d'água foi caracterizado em relação a uma de três categorias de diversidade de vegetação marginal: diversidade baixa (somente vegetação herbácea), diversidade média (vegetação herbácea e arbustiva) e diversidade alta (vegetação herbácea, arbustiva e arbórea).

Abundância das espécies

Amostramos os anfíbios anuros adultos pelo método de "procura em locais de reprodução" (Scott Jr. & Woodward 1994). Cada corpo d'água foi amostrado uma vez por mês, do início ao fim do turno de vocalização das espécies, aproximadamente entre 18:00 h até 00:00 h. Durante esse período, percorríamos todo o corpo d'água e registrávamos a abundância de machos em atividade de vocalização. A abundância total de uma espécie em cada corpo d'água foi considerada como a soma de suas abundâncias mensais (Tabela 2). Baseado em dados de marcação e recaptura que possuímos na área (Guimarães et al., dados não publicados), verificamos que a substituição de indivíduos é grande entre os meses. Portanto, a soma as abundâncias mensais evita que a abundância total de espécies de hábito reprodutivo prolongado seja subestimada. Apesar das espécies de hábito reprodutivo explosivo serem muito abundantes durante seus eventos reprodutivos, elas ocorrem em curtos períodos, portanto o procedimento adotado não superestima a abundância dessas espécies.

Amostramos os girinos também mensalmente em cada corpo d'água. Passamos um puçá de 35 cm de diâmetro, tela de arame de malha de 3 mm^2 e cabo de 150 cm em todos os microhabitats acessíveis do corpo d'água, do fundo à superfície, até que toda a área fosse percorrida. Fixamos os girinos imediatamente em formol a 10%. A identificação dos girinos foi baseada na chave dicotômica de Rossa-Feres & Nomura (2006) e a partir de

comparação com exemplares da coleção científica DZSJRP-Tadpoles (UNESP-São José do Rio Preto, SP, Brasil). A abundância total dos girinos em cada corpo d'água correspondeu a soma dos indivíduos coletados nos meses de amostragem (Tabela 3).

Atributos das espécies

Adultos

Medimos de seis a dez machos adultos de cada espécie, sempre a maior quantidade quando possível. Para *Odontophrynus cultripes* e *Physalaemus marmoratus*, foi possível medir somente dois e um indivíduos, respectivamente.

As medidas tomadas foram (Fig. 2): largura da cabeça (LCB), distância inter-orbital (DIO), comprimento da cabeça (CCB), diâmetro do olho (DOL), comprimento do braço (CBR), comprimento do ante-braço (CAB), comprimento da mão (CMA), comprimento da coxa (CCX), comprimento da tíbia (CTB), comprimento do tarso (CTA) e comprimento do pé (CPE). Todas as medidas foram tomadas com paquímetro Mitutoyo digital (acurácia de 0.01 mm). A partir da média aritmética dessas medidas foram calculados quatro atributos ecomorfológicos que potencialmente refletem o uso do ambiente pelas espécies (Wells 2007, Pough et al. 2008): forma da cabeça (FCA = CCB/LCB), posição relativa do olho (PRO = DIO/LCB), comprimento relativo dos membros (CRM = (CCX+CTB+CTA+CPE)/(CBR+CAB+CMA)) e tamanho relativo do olho (TRO = DOL/CCB). A relação entre o tamanho dos membros está relacionada ao modo locomotor das espécies (Pough et al. 2008). Posição e tamanho do olho podem indicar o substrato que ocupam. Espécies arborícolas, por exemplo, apresentam olhos maiores e binocularmente direcionados para melhor avaliação da distância (Heesy 2009), importante no deslocamento entre a vegetação. Olhos laterais em espécies terrestres podem auxiliar na detecção de predadores, já que o campo de visão é maior (Heesy 2009). O formato da cabeça pode estar relacionado ao modo de alimentação das espécies (Wells 2007).

Além das características ecomorfológicas, duas variáveis categóricas relacionadas ao uso do ambiente também foram consideradas: hábito reprodutivo (HAB) prolongado, para espécies que se reproduziram continuamente por mais de três meses, ou explosivo, para espécies que se reproduziram ao longo de menos de três meses e somente após fortes chuvas, e presença ou ausência de discos adesivos nos dedos (DIS) (Tabela 4).

Girinos

Para as medidas de girinos, consideramos os girinos entre os estágios 33 e 40 (Gosner 1960). Medimos de três a cinco indivíduos por espécie em cada corpo d'água no qual a espécie foi registrada, sempre o número máximo conforme a disponibilidade de indivíduos nos estágios adequados.

As medidas tomadas foram (Fig. 3): altura da musculatura caudal (AMC), altura da nadadeira dorsal (AND), altura da nadadeira ventral (ANV), altura do corpo (ACO), largura do corpo (LCO), largura da musculatura caudal (LMC), comprimento da cauda (CCD), altura do espiráculo (AES) e comprimento total (CTO). A partir da média dessas medidas, calculamos cinco atributos ecomorfológicos que potencialmente refletem o uso do ambiente pelas espécies (Altig & McDiarmid 1999a): altura relativa da cauda (ARC = (AMC+AND+ANV)/ACO), compressão do corpo (CPC = ACO/LCO), largura relativa da musculatura caudal (LRM = LMC/CCD), comprimento relativo da cauda (CRC = CCD/CTO) e posição do espiráculo (PES = AES/ACO). Além das características ecomorfológicas, também consideramos a variável categórica posição da boca (PBO), a qual foi classificada em terminal, antero-ventral ou ventral (Tabela 5). Esses atributos permitem inferir a posição que os girinos ocupam na coluna d'água (e. g. bentônico, nectônico) e como se alimentam (Altig & McDiarmid 1999a).

Filogenia

Estimamos as relações filogenéticas entre as espécies presentes na área a partir da hipótese filogenética proposta por Pyron & Wiens (2011). Das 21 espécies amostradas (Fig. 4), cinco não se encontravam na hipótese filogenética utilizada. Para estas, sua relação com as demais foi considerada baseada na espécie taxonomicamente mais próxima. Por exemplo, a posição da espécie *Chiasmocleis albopunctata*, ausente na hipótese filogenética utilizada, foi considerada como a posição de outras espécies do mesmo gênero presentes na filogenia utilizada. Construímos um cladograma representando as relações filogenéticas entre as espécies no programa Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison 2011). Estimamos o comprimento dos ramos a partir do algoritmo BLADJ (Branch Length Adjuster) no programa Phylocom 4.2 (Webb et al. 2008). Este algoritmo utiliza as estimativas disponíveis de idades dos nós, fixando-as e distribuindo os comprimentos de ramo e os nós não datados uniformemente entre os nós datados (Webb et al. 2011). Isso faz com que a variância no comprimento dos ramos seja minimizada (Webb *et al.* 2011). A estimativa de idade dos nós foi baseada em Wiens *et al.* (2011) e no sítio www.timetree.org (Hedges et al. 2006).

Análises estatísticas

Matrizes

Consideramos cada corpo d'água como uma unidade amostral. Construímos duas matrizes: uma com os corpos d'água correspondendo às linhas e as características ambientais às colunas, denominada "matriz **E**"; e outra com corpos d'água correspondendo às linhas e autovetores de uma "matriz de vizinhança" (*"neighbour matrix"*) (Thioulouse et al. 1995, Pavoine et al. 2011) às colunas, denominada de "matriz **S**". A matriz de vizinhança é uma matriz binária onde locais vizinhos são representados por 1 e locais não vizinhos são representados por 0 (Pavoine et al. 2011). A determinação se locais são vizinhos ou não é baseada em uma distância de truncamento (Borcard et al. 2011, Pavoine et al. 2011), que

foi a distância mínima que conecta as unidades amostrais (Borcard et al. 2011). Os corpos d'água com distância menor do que a distância de truncamento são considerados vizinhos (Borcard et al. 2011).

A matriz de abundância das espécies (Tabelas 2 e 3), construída separadamente para adultos e girinos, e com corpos d'água nas linhas e espécies nas colunas, foram denominadas "matriz **L**". A matriz de atributos fenotípicos, tanto de adultos como de girinos, foi denominada "matriz **T**", com atributos nas linhas e espécies nas colunas.

A partir da filogenia, calculamos a distância filogenética entre as espécies que posteriormente foi transformada em distância Euclidiana (Pavoine et al. 2011). Com isso construímos uma matriz de distância entre as espécies ("matriz **P**"), com as espécies nas colunas e os valores da distância Euclidiana entre as espécies nas linhas.

Análises

Para verificar a distribuição da diversidade fenotípica das espécies na filogenia (questão 1) utilizamos as análises propostas por Pavoine et al. (2010), nas quais a diversidade total de atributos das espécies é decomposta entre os nós da filogenia. A contribuição de um nó para a diversidade de atributos é igual à diversidade de atributos das espécies descendendo daquele nó (Pavoine et al. 2010). Para isso, calculamos a distância entre as espécies baseada nos atributos presentes na matriz **T** utilizando o "coeficiente de distância com variáveis mistas" (*"mixed-variables coefficient of distance"*) (Pavoine *et al.* 2009). Este índice é uma modificação da distância de Gower que possibilita utilizar diferentes tipos de variáveis para cálculo da distância (Pavoine *et al.* 2009). Posteriormente, calculamos a diversidade de atributos baseada na entropia quadrática de Rao (Rao 1982, Pavoine et al. 2010). A contribuição de cada nó foi representada graficamente para todas as espécies encontradas na fase adulta e larval. Como nem todas as espécies encontradas na fase adulta foram encontradas na fase larval, também fizemos a análise considerando

somente os adultos das espécies que foram encontradas na forma de girinos, de forma a tornar as representações gráficas comparáveis. Testamos se a diversidade de atributos apresenta sinal filogenético (questão 2) por meio dos testes propostos por (Pavoine et al. 2010) Os testes comparam se a diversidade fenotípica está concentrada em um (*"single-node skewness test"*) ou poucos nós (*"few-node skewness test"*) da filogenia ou se a diversidade era mais concentrada próxima a raiz ou a extremidade da filogenia (*"tips/root skewness test"*) (Pavoine et al. 2010). A concentração da diversidade de atributos próximos à raiz da filogenia pode indicar sinal filogenético, já que quanto mais próximas as espécies maior é a semelhança entre seus atributos (Pavoine et al. 2010). Por outro lado, se a diversidade de atributos estiver direcionada à extremidade da filogenia, isso pode indicar convergência nos atributos (Pavoine et al. 2010). Todos esses testes foram realizados com 999 permutações.

Avaliamos a distribuição das diversidades fenotípica e filogenética entre os corpos d'água (questão 3) utilizando testes que verificam se as diversidades fenotípica (teste TQE) e filogenética (teste PQE) em cada corpo d'água são menores ou maiores do que o esperado ao acaso, a partir de todas as espécies da metacomunidade, refletindo agrupamento ou dispersão, respectivamente (Pavoine et al. 2010). Assim como a diversidade de atributos calculada anteriormente para a decomposição da diversidade fenotípica, a diversidade filogenética também foi calculada baseada na entropia quadrática de Rao aplicada à matriz **P**. Realizamos os testes TQE e PQE com 999 permutações.

Utilizamos uma extensão do método RLQ proposto por Pavoine *et al.* (2011) para verificar quais atributos são filtrados por quais características ambientais (questão 4) e quais são as linhagens afetadas (questão 5). A partir deste método, são comparadas cinco matrizes: **L** (abundância), **E** (ambiente), **T** (atributo), **P** (filogenia) e **S** (espaço). Analisamos a matriz **L** a partir de uma análise de correspondência (CA). Transformamos as variáveis ambientais quantitativas da matriz **E** para os seus respectivos logaritmos na base 10 e

posteriormente padronizamos dividindo cada valor pelo valor máximo, subtraído o valor mínimo de cada variável (padronização de Gower). Após essa padronização calculamos a distância entre os locais baseada nas características ambientais da matriz **E** utilizando o "coeficiente de distância com variáveis mistas" (*"mixed-variables coefficient of distance"*) (Pavoine *et al.* 2009). Posteriormente, submetemos a matriz obtida a uma análise de coordenadas principais (PCoA). A distância entre as espécies baseada nos atributos obtida anteriormente a partir da matriz **T**, bem como a distância filogenética entre as espécies obtida a partir da matriz **P** também foram submetidas a uma PCoA. Submetemos a matriz **S** (corpos d'água x autovetores da "matriz de vizinhança") a uma análise de componentes principais (PCA). Ponderamos as análises fatoriais PCA e PCoA pela abundância relativa das espécies. Para tornar as matrizes comparáveis, depois de realizarmos as análises fatoriais, padronizamos as coordenadas das matrizes **E**, **T**, **P** e **S** dividindo as coordenadas pela raiz quadrada do primeiro autovalor de cada análise (Pavoine et al. 2011). As matrizes padronizadas foram justapostas, gerando duas novas matrizes: matriz **R** e matriz **Q**, resultado da justaposição entre as matrizes padronizadas **E** e **S** e **T** e **P**, respectivamente. Analisamos essas novas matrizes juntamente com os dados de abundância das espécies (matriz **L**) pelo método RLQ com PCA centralizada ("*centred PCA*") (Pavoine et al. 2011). A partir dos eixos da análise RLQ é possível verificar a relação entre os atributos fenotípicos, as variáveis ambientais e a filogenia, utilizando uma análise exploratória dos gráficos, além dos testes estatísticos formais (Pavoine et al. 2011)

A significância da relação entre a matriz **R** e a matriz **Q** foi testada a partir da versão multivariada do método *"fourth-corner"* utilizando o modelo nulo 4 de Dray & Legendre (2008) (Pavoine et al. 2011). O *"fourth-corner"* multivariado também foi utilizado para verificar a significância da relação entre as matrizes **E** e **T**, **E** e **P**, **S** e **T**, **S** e **P** como recomendado por Pavoine et al. (2011). Todas as análises foram realizadas no programa

R (R Core Team 2012) utilizando o pacote *ade4* (Dray & Dufour 2007) e os códigos e funções de Pavoine et al. (2009, 2010, 2011).

RESULTADOS

Registramos 21 espécies de anuros distribuídas em cinco famílias (Fig. 4). As famílias com maior número de espécies foram Hylidae e Leptodactylidae (Fig. 4). Todas as espécies foram encontradas na fase adulta, com 3442 indivíduos amostrados e uma a 12 espécies registradas por corpo d'água (Tabela 2). Dessas 21 espécies, somente 15 foram encontradas na forma de girinos, em um total de 7473 girinos coletados, e com duas a 11 espécies registradas por corpo d'água (Tabela 3).

A diversidade fenotípica dos anuros adultos apresentou sinal filogenético, tanto se consideradas todas as espécies encontradas como somente aquelas que foram encontradas também na forma de girinos. Isso deve-se a contribuição significativa de poucos nós para a diversidade fenotípica (todos os adultos: *"few-node skweness test"*, valor observado = 0,474, p = 0,001; *"single-node skweness test"*, valor observado = 0,325, p = 0,001; adultos com girinos registrados: *"few-node skweness test"*, valor observado = 0,470, p = 0,001; *"single-node skweness test"*, valor observado = 0,397, p = 0,001), e sua concentração próximos à raiz da filogenia (todos os adultos: *"tips/root skweness test"*, valor observado = 0,295, p = 0,001; adultos com girinos registrados: *"tips/root skweness test"*, valor observado = 0,295, p = 0,001; Fig. 5). O nó na raiz da filogenia, onde a família Microhylidae se separa das demais, contribuiu com 14,4% da diversidade total de atributos de todos os adultos encontrados e com 10,9% dos adultos também encontrados na fase larval (Figs. 4 e 5). A maior contribuição foi do nó separando a família Hylidae de Odontophrynidae + Leptodactylidae + Bufonidae, com a contribuição de 32,5% da diversidade total de atributos de todos os adultos encontrados e com 39,7% de contribuição quando considerado somente os adultos também encontrados na fase larval (Figs. 4, 5).

De forma diferente dos adultos, a diversidade fenotípica dos girinos não apresentou sinal filogenético evidente. Ela não foi concentrada em poucos nós (*"few-node skweness test"*, valor observado = 0,311, p = 0,071; *"single-node skweness test"*, valor observado = 0,148, p = 0,62) e vários nós desde a raiz até próximo dos terminais da filogenia contribuíram para a diversidade de atributos dos girinos (*"tips/root skweness test"*, valor observado = 0,380, p = 0,001). Inclusive, nós dentro de famílias e gêneros foram responsáveis por grande parte da diversidade total de atributos (Figs. 4, 5). Somente dentro da família Hylidae concentrou-se aproximadamente 40% da diversidade fenotípica total, e a família Leptodactylidae aproximadamente 15%, dos quais 8,7% da diversidade correspondem ao nó que separa as subfamílias Leiuperinae e Leptodactylinae (Figs. 4, 5).

Os testes TQE e PQE demonstraram que, para adultos, tanto a diversidade fenotípica quanto a diversidade filogenética são menores do que o esperado ao acaso em cada corpo d'água (PQE, valor observado = 0,313, p = 0,024; TQE, valor observado = 0,387, p = 0,016). Já para girinos, as diversidades fenotípica e filogenética foram aleatoriamente distribuídas entre os corpos d'água (PQE, valor observado = 0,373, p = 0,736; TQE, valor observado = 0,481, p = 0,136).

A relação dos atributos dos anuros adultos com o ambiente e o espaço foi significativa (valor observado = 0,003 e 0,075, p = 0,012 e 0,020, respectivamente), bem como a associação entre filogenia e o ambiente (valor observado = 1,500, p = 0,043), mas marginalmente significativa para filogenia e o espaço (valor observado = 45,143, p = 0,057). Para girinos, exceto pela associação entre atributos e espaço marginalmente significativa (valor observado = 0,074, p = 0,053), todas as outras associações não foram significativas (atributos e ambiente, valor observado = 0,002, p = 0,119; filogenia e ambiente, valor observado = 0,982, p = 0,523; filogenia e espaço, valor observado = 31,002, p = 0,437).

O primeiro eixo da RLQ considerando os adultos explicou 94,1% da variação total dos dados. O lado positivo do primeiro eixo da RLQ corresponde aos locais mais rasos, de

menor hidroperíodo, dossel mais aberto, menor quantidade de tipos de vegetação na margem e grande quantidade de vegetação no interior do corpo d'água (Fig. 6). Associadas a esses locais estão as espécies terrestres, de olhos pequenos e periféricos, cabeça mais afilada e de hábito reprodutivo explosivo. Essas foram todas as espécies das famílias Microhylidae, Leptodactylidae, Bufonidae e Odontophrynidae, e duas espécies de Hylidae, *Scinax fuscovarius* e *S.* cf. *similis* (Figs. 4, 6). O lado negativo do primeiro eixo da RLQ corresponde aos locais mais profundos, com maior hidroperíodo, dossel mais fechado, pouca vegetação no interior do corpo d'água e grande diversidade de tipos de vegetação na margem (Fig. 6). Associadas a esses locais estão as espécies arborícolas, com olhos grandes e visão binocular e focinho truncado, todas pertencentes a família Hylidae (Figs. 4, 6).

Para girinos, a explicação do primeiro eixo da RLQ foi de 70,4%. Os atributos dos girinos não foram tão claramente separados como nos adultos. O lado positivo do primeiro eixo da RLQ correspondeu aos locais com menor quantidade de tipos de vegetação na margem, grande quantidade de vegetação no interior do corpo d'água, menor área, menor hidroperíodo e menor cobertura de dossel sobre o corpo d'água (Fig. 7). Associadas a esses locais estão as espécies com cauda mais alta e longa, corpo comprimido lateralmente, musculatura caudal mais larga, espiráculo mais baixo e boca terminal. Essas espécies foram representadas principalmente por indivíduos da família Hylidae (Figs. 4, 7). O lado negativo do primeiro eixo da RLQ correspondeu aos locais de maior hidroperíodo, cobertura de dossel, baixa quantidade de vegetação no interior do corpo d'água e maiores área e profundidade. A esses locais estiveram associadas as espécies com cauda mais baixa e curta, corpo comprimido dorso-ventralmente, musculatura caudal mais fina, espiráculo baixo e boca direcionada ventralmente (Fig. 7), os quais foram representados por somente três indivíduos, um de cada família. Muitos girinos não apresentaram associação positiva ou negativa com o primeiro eixo da RLQ (Fig. 7).

DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram a complexidade envolvida na estruturação de comunidades de anuros e os contrastes entre os vários aspectos das comunidades de adultos e girinos. Na fase adulta dos anuros, poucos nós separando linhagens concentram grande parte da diversidade fenotípica total e espécies mais próximas possuem atributos mais semelhantes. O mesmo não foi observado para os girinos, que possuem a diversidade fenotípica mais dispersa ao longo da filogenia. Além disso, características dos habitats de reprodução, aqui correspondentes aos corpos d'água, interferem de forma diferente na diversidade fenotípica e filogenética nas duas fases de desenvolvimento dos anuros: restringem a diversidade fenotípica e filogenética dos adultos e parecem não interferir na dos girinos.

A diversidade de atributos dos adultos concentrada em poucos nós e principalmente na separação de linhagens representando famílias com características bem distintas pode estar relacionada ao surgimento de uma característica chave em determinada linhagem e a sua conservação entre seus membros. Nesse caso, o conjunto de atributos da família Hylidae contribuiu muito para a diversidade fenotípica total das espécies, sendo muito provavelmente decorrente da presença do disco adesivo nessa família. O disco adesivo permitiu que os hilídeos adquirissem o hábito arborícola, o que pode estar associado a uma série de outras adaptações como olhos grandes, visão binocular e membros longos (Pough et al. 2008, Heesy 2009). Este atributo chave pode ter sido o responsável pela indicação de sinal filogenético no conjunto de atributos, já que as espécies descendentes desse nó são mais semelhantes entre si (Pavoine et al. 2010). Entretanto, a distribuição heterogênea da diversidade fenotípica entre os nós da filogenia indica que outros fatores contribuem para a diversidade de atributos, ou seja, a filogenia não explica inteiramente essa diversidade (Pavoine et al. 2011). A presença do disco adesivo em Hylidae pode ter sido fundamental

para a diferenciação fenotípica do grupo, e isso pode inclusive constituir um bom modelo de investigação do papel de atributos chave na diversificação de espécies (Losos 2009).

A diversidade de atributos dos girinos foi mais dispersa na filogenia do que a dos adultos, e somente a família Hylidae concentrou quase metade da diversidade total de atributos dos girinos. Este padrão, diferente do encontrado para os adultos, reflete a grande diversidade de formas que os girinos possuem, que pode variar entre as famílias e dentro de cada uma delas (Altig & McDiarmid 1999b). A diversificação em forma e uso de microhabitats pelos girinos de Hylidae em riachos e poças é maior quando comparada a outras famílias como Leptodactylidae (Eterovick & Fernandes 2001, Andrade et al. 2007). O mesmo padrão foi encontrado aqui, com os girinos de Hylidae muito mais diversificados morfologicamente do que as demais famílias, e possivelmente apresentando muitas formas convergentes. Esses resultados corroboram a hipótese levantada por Richardson (2002), de que diferentes linhagens de girinos podem se diversificar de diferentes maneiras em corpos d'água similares. Embora a forma do adulto seja mais conservada, como foi observado, os girinos podem seguir caminhos evolutivos diferentes dos adultos e apresentar convergências frequentemente (Bossuyt & Milinkovitch 2000, Roelants et al. 2011).

O filtro ambiental foi um processo importante na estruturação da metacomunidade de adultos. Como tanto a diversidade filogenética como a fenotípica foram menores do que o esperado ao acaso em cada corpo d'água, a diversidade de corpos d'água é um fator importante na determinação da diversidade filogenética e fenotípica da metacomunidade de adultos. A diversificação dos adultos não parece ser restrita ao tipo de habitat de reprodução (Bossuyt & Milinkovitch 2000), já que os adultos são capazes de migrar entre os diversos habitats. Assim, em escala local, corpos d'água com maior diversidade estrutural, por exemplo, possibilitam que espécies menos aparentadas e, portanto, com maior diversidade fenotípica, ocorram na área. Essa informação pode inclusive subsidiar

políticas de conservação de espécies, no sentido de embasar planos de manejo e conservação que priorizem a maior diversidade de corpos d'água em uma área (Vasconcelos *et al.* 2011a).

A diversidade fenotípica e filogenética da metacomunidade de girinos foi aleatoriamente distribuída entre os corpos d'água, de forma diferente do que foi observado para os adultos. A grande diversificação, inclusive em um mesmo tipo de corpo d'água (Richardson 2002), e a convergência de formas de girinos (Roelants et al. 2011) podem explicar esse resultado. A modificação na forma de adultos nem sempre é paralela a modificações nos girinos (Bossuyt & Milinkovitch 2000). Neste estudo este foi o padrão observado, já que espécies de adultos semelhantes em sua forma apresentaram grande diversificação em seus girinos. Portanto, o filtro ambiental que leva a co-ocorrência de adultos mais semelhantes entre si não atua de forma paralela à co-ocorrência de girinos morfologicamente semelhantes. Assim, as diferentes formas dos girinos podem possibilitar a exploração de diferentes dimensões do corpo d'água, e minimizar a sobreposição no uso de recursos (Heyer 1973, Rossa-Feres et al. 2004, Prado et al. 2009) em um local onde as interações inter e intra-específicas e a disponibilidade de recursos podem ser imprevisíveis aos girinos (Alford 1999).

Os filtros ambientais para os adultos estão relacionados principalmente à disponibilidade de microhabitats de vocalização adequados. As espécies se diferenciaram quanto a forma do corpo, e aquelas de hábito terrestre estiveram associadas aos corpos d'água temporários em locais de dossel aberto e com pouca diversidade de tipos de vegetação na margem. O hábito terrestre restringe os sítios de vocalização e reprodução no corpo d'água a um espaço bidimensional, e nesse caso a diversidade de tipos de vegetação não deve ser importante (Wells 2007). Portanto, a distribuição dessas espécies está associada à disponibilidade de locais no solo e margens para a vocalização. Outra característica das espécies terrestres foi sua associação com corpos d'água temporários.

Locais com essas características podem favorecer o desenvolvimento dos girinos devido a ausência de predadores importantes (Wilbur 1980). Mas se o hidroperíodo for muito curto, a ocorrência de espécies pode ser restrita àquelas com características especializadas (D. T. Corrêa, capítulo 1, dados não publicados), como aqui observado nas espécies de hábito reprodutivo explosivo da família Microhylidae.

Por outro lado, corpos d'água com maior hidroperíodo, cobertura de dossel e grande diversidade de tipos de vegetação marginal foram importantes filtros para espécies arborícolas da família Hylidae. Espécies dessa família possuem como característica chave o disco adesivo, o qual possibilita a exploração tridimensional do habitat (Wells 2007). Os Hylidae utilizam principalmente a vegetação como sítios de vocalização (Cardoso et al. 1989). Portanto, corpos d'água sem sítios de vocalização adequados (i. e., grande diversidade de vegetação) podem funcionar como um filtro e restringir a presença de espécies arborícolas. Locais com maior cobertura de dossel, neste trabalho, também refletem uma maior quantidade de vegetação e consequentemente maior quantidade de sítios de vocalização. A relação dessas espécies com locais de maior hidroperíodo pode estar tanto relacionada com o maior tempo necessário ao desenvolvimento dos girinos de algumas espécies, como observado para *Hypsiboas faber*, *Hypsiboas lundii* e *Hypsiboas albopunctatus* (Rossa-Feres & Jim 1994, Vasconcelos et al. 2011b; obs. pessoal), como pela maior diversidade de vegetação presente nesses locais de maior hidroperíodo. As espécies *Scinax* cf. *similis* e *Scinax fuscovarius* apresentaram um padrão diferente dos demais hilídeos. Essas duas espécies, embora com morfologia semelhante a de outros hilídeos, apresentaram reprodução explosiva no período de amostragem e, além disso, não são tão dependentes de vegetação como sítios de vocalização, já que frequentemente são encontradas vocalizando sobre o solo (Provete et al. 2011).

Como demonstrado, a diversidade fenotípica dos girinos é dispersa na filogenia e tanto a diversidade fenotípica como filogenética são aleatoriamente distribuídas entre os

corpos d'água. Essas características, aliadas à falta de relação significativa entre os atributos fenotípicos e as características ambientais e filogenéticas, não permitiu que fosse observada uma relação clara entre os grupos de espécies, seus atributos e as características ambientais, como observado para os adultos. A diferença mais notável nos atributos fenotípicos dos girinos foi relacionada à posição da boca, com as únicas três espécies que apresentam boca em posição ventral (*Hypsiboas albopunctatus*, *Physalaemus cuvieri* e *Bufo ornatus*, Tabela 5, Fig. 7) diferenciadas das demais. O que podemos notar é que a maioria dos girinos estiveram associados a corpos d'água temporários, com dossel mais aberto e grande quantidade de vegetação em seu interior. Corpos d'água de dossel aberto possuem maior produtividade e alimento de melhor qualidade para girinos, devido, por exemplo, à maior incidência solar, maior temperatura e maior taxa de oxigênio dissolvido (Schiesari 2006). Além disso, corpos d'água temporários dificultam a ocorrência de predadores importantes de girinos, como peixes (Wilbur 1980). A vegetação no interior do corpo d'água aumenta a heterogeneidade ambiental e pode favorecer os girinos de diversas maneiras, entre elas servir de substrato aos alimentos dos girinos e propiciar abrigo contra predadores (Diaz-Paniagua 1987, Kopp et al. 2006). Tudo isso sugere que, embora sem associação clara entre atributos das espécies e características ambientais, os girinos estão, de maneira geral, associados aos locais que apresentam condições favoráveis ao seu desenvolvimento.

A grande diversificação fenotípica de girinos de Hylidae, bem como a distinção fenotípica dos adultos e o grande número de espécies dessa família (Frost 2013) pode ter sido resultante do aparecimento de um atributo chave na família, como o disco adesivo. A diversificação de espécies de lagartos do gênero *Anolis*, por exemplo, é atribuída ao surgimento das lamelas digitais no grupo, que possibilitaram a esses animais explorarem dimensões do espaço impossíveis de serem atingidas pelas espécies terrestres (Losos 2009). Essa exploração tridimensional do habitat também foi possível em Hylidae a partir

do aparecimento do disco adesivo. Isso pode ter inclusive proporcionado a ocupação de diferentes tipos de corpos d'água e, de alguma forma, este atributo chave pode ter proporcionado a grande diversificação de seus girinos.

Nosso estudo demonstra que a estrutura de comunidades de anuros resulta da interação entre diversos fatores ecológicos e evolutivos. Acreditamos que o mesmo ocorra em outros organismos de ciclo de vida complexo, já que cada fase ontogenética está sujeita a pressões ambientais distintas. Além disso, filtros ambientais para os adultos e condições favoráveis ao desenvolvimento das larvas, em conjunto, devem determinar a montagem das comunidades desses animais. A maior conservação nos atributos dos adultos associada aos filtros ambientais fazem com que tanto a diversidade filogenética e fenotípica desses animais seja menor em cada corpo d'água. Desta forma, a manutenção da diversidade de anuros em uma área depende da conservação de corpos d'água com diferentes características estruturais. Como os girinos são muito diversificados, em um mesmo tipo de corpo d'água, ainda que haja adultos semelhantes, os girinos apesentarão diferentes atributos. Isso pode possibilitar a exploração de diferentes dimensões do habitat pelos girinos em um local onde os recursos e as interações são imprevisíveis. Embora nossas conclusões sejam limitadas ao estudo de uma única metacomunidade, demos um importante e inédito passo em direção a uma melhor compreensão da estruturação de comunidades de anuros. Ressaltamos a necessidade de estudos conjuntos das fases larval e adulta para uma maior compreensão da montagem e evolução das comunidades de animais de ciclo de vida complexo como os anuros. A partir de abordagens semelhantes à utilizada neste estudo será possível fazer maiores generalizações e confirmar ou não as hipóteses geradas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALFORD, R. A. 1999. Ecology. Resource Use, Competition and Predation. Pp. 240–278 in McDiarmid, R. W. & Altig, R. (eds.). *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago.

ALTIG, R. & MCDIARMID, R. 1999a. Body plan: development and morphology. Pp. 24–51 in McDiarmid, R. & Altig, R. (eds.). *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago.

ALTIG, R. & MCDIARMID, R. W. 1999b. Diversity - Familial and Generic Characterizations. Pp. 295–337 in McDiarmid, R. W. & Altig, R. (eds.). *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago.

ANDRADE, G. V, ETEROVICK, P. C., ROSSA-FERES, D. D. C. & SCHIESARI, L. 2007. Estudos sobre girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e perspectivas. Pp. 127–145 in Nascimento, L. B. & Oliveira, M. E. (eds.). *Herpetologia no Brasil II*. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte.

BORCARD, D., GILLET, F. & LEGENDRE, P. 2011. Numerical Ecology with R. Springer New York, New York, NY.

BOSSUYT, F. & MILINKOVITCH, M. C. 2000. Convergent adaptive radiations in Madagascan and Asian ranid frogs reveal covariation between larval and adult traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97:6585–90.

CARDOSO, A., ANDRADE, G. & HADDAD, C. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49:241–249.

CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K. H., FINE, P. V. A. & KEMBEL, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12:693–715. Blackwell Publishing Ltd.

DIAZ-PANIAGUA, C. 1987. Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetological Journal* 1:167–169.

DRAY, S. & DUFOUR, A. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1–20.

DRAY, S. & LEGENDRE, P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89:3400–12.

EMERSON, S. 1976. Burrowing in frogs. *Journal of Morphology* 149:437–458.

ETEROVICK, P. C., RIEVERS, C. R., KOPP, K., WACHLEVSKI, M., FRANCO, B. P., DIAS, C. J., BARATA, I. M., FERREIRA, A. D. M. & AFONSO, L. G. 2008. Lack of

phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology* 24:1–24.

ETEROVICK, P. & FERNANDES, G. 2001. Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? *Journal of Tropical Ecology* 17:683–693.

FROST, D. R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6.

FROST, D. R., GRANT, T., FAIVOVICH, J., BAIN, R. H., HAAS, A., HADDAD, C. F. B., DE SÁ, R. O., CHANNING, A., WILKINSON, M., DONNELLAN, S. C., RAXWORTHY, C. J., CAMPBELL, J. A., BLOTTO, B. L., MOLER, P., DREWES, R. C., NUSSBAUM, R. A., LYNCH, J. D., GREEN, D. M. & WHEELER, W. C. 2006. THE AMPHIBIAN TREE OF LIFE. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297:1–291.

GOSNER, K. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*:183–190.

GRANT, T., FROST, D. R., CALDWELL, J. P., GAGLIARDO, R., HADDAD, C. F. B., KOK, P. J. R., MEANS, D. B., NOONAN, B. P., SCHARGEL, W. E. & WHEELER, W. C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299:1–262.

HEDGES, S. B., DUDLEY, J. & KUMAR, S. 2006. TimeTree: a public knowledge-base of divergence times among organisms. *Bioinformatics* 22:2971–2.

HEESY, C. P. 2009. Seeing in stereo: The ecology and evolution of primate binocular vision and stereopsis. *Evolutionary Anthropology* 18:21–35.

HEYER, W. R. 1973. Ecological Interactions of Frog Larvae at a Seasonal Tropical Location in Thailand. *Journal of Herpetology* 7:337–361.

HILLERISLAMBERS, J., ADLER, P. B., HARPOLE, W. S., LEVINE, J. M. & MAYFIELD, M. M. 2011. Rethinking Community Assembly Through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43:227–248.

KOPP, K., WACHLEVSKI, M. & ETEROVICK, P. C. 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* 84:136–140.

LOSOS, J. 2009. Lizards in an evolutionary tree: ecology and adaptive radiation of anoles. P. 507. University of California Press, Berkeley.

MADDISON, W. & MADDISON, D. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis.

MAYFIELD, M. M. & LEVINE, J. M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13:1085–93.

MOREIRA, L. F. B., MACHADO, I. F., GARCIA, T. V. & MALTCHIK, L. 2010. Factors influencing anuran distribution in coastal dune wetlands in southern Brazil. *Journal of Natural History* 44:1493–1507.

MOUQUET, N., DEVICTOR, V., MEYNARD, C. N., MUNOZ, F., BERSIER, L.-F., CHAVE, J., COUTERON, P., DALECKY, A., FONTAINE, C., GRAVEL, D., HARDY, O. J., JABOT, F., LAVERGNE, S., LEIBOLD, M., MOUILLOT, D., MÜNKEMÜLLER, T., PAVOINE, S., PRINZING, A., RODRIGUES, A. S. L., ROHR, R. P., THÉBAULT, E. & THUILLER, W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87:769–785.

PAVOINE, S., BAGUETTE, M. & BONSALL, M. B. 2010. Decomposition of trait diversity among the nodes of a phylogenetic tree. *Ecological Monographs* 80:485–507.

PAVOINE, S., VALLET, J., DUFOUR, A.-B., GACHET, S. & DANIEL, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391–402.

PAVOINE, S., VELA, E., GACHET, S., DE BÉLAIR, G. & BONSALL, M. B. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99:165–175.

POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2008. A Vida dos Vertebrados. P. 684 (F. H. Pough, C. M. Janis, and J. B. Heiser, Eds.) (Quarta edi). Atheneu, São Paulo.

PRADO, V. H. M. DO, FONSECA, M. G., ALMEIDA, F. V. R. DE, JUNIOR, O. N. & ROSSA-FERES, D. D. C. 2009. Niche Occupancy and the Relative Role of Micro-Habitat and Diet in Resource Partitioning Among Pond Dwelling Tadpoles. *South American Journal of Herpetology* 4:275–285.

PROVETE, D., GAREY, M., SILVA, F. & ROSSA-FERES, D. 2011. Anurofauna do noroeste paulista: lista de espécies e chave de identificação para adultos. *Biota Neotropica* 11:377–391.

PYRON, R. A. & WIENS, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular phylogenetics and evolution* 61:543–83.

R CORE TEAM, . 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

RAO, C. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24–43.

RICHARDSON, J. 2002. A comparative study of phenotypic traits related to resource utilization in anuran communities. *Evolutionary Ecology* 16:101–122.

ROELANTS, K., HAAS, A. & BOSSUYT, F. 2011. Anuran radiations and the evolution of tadpole morphospace. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:8731–6.

ROSSA-FERES, D. D. C. & JIM, J. 1994. Distribuição sazonal em comunidade de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 54:323–334.

ROSSA-FERES, D. & JIM, J. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 18:439–454.

ROSSA-FERES, D., JIM, J. & FONSECA, M. 2004. Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia* 21:745–754.

ROSSA-FERES, D. & NOMURA, F. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* 6:1–26.

SANTOS, T., ROSSA-FERES, D. & CASATTI, L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia: Série Zoologia* 97:37–49.

SCHIESARI, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51:412–423.

SCOTT JR., N. J. & WOODWARD, B. D. 1994. Survey at breeding sites. in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R., Hayek, L.-A. C. & Foster, M. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.

SILVA, F. R., ALMEIDA-NETO, M., DO PRADO, V. H. M., HADDAD, C. F. B. & DE CERQUEIRA ROSSA-FERES, D. 2012. Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 39:1720–1732.

SKELLY, D. 2001. Distributions of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47:313–332.

THIOULOUSE, J., CHESSEL, D. & CHAMPELY, S. 1995. Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental and Ecological Statistics*:1–14.

VAMOSI, S. M., HEARD, S. B., VAMOSI, J. C. & WEBB, C. O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572–92.

VASCONCELOS, T. D. S., SANTOS, T. G. DOS, ROSSA-FERES, D. D. C. & HADADD, C. F. B. 2011a. Spatio-Temporal Distribution of Calling Male Frogs in Morro Do Diabo State Park (Southeastern Brazil): Implications for Conservation and Management in a Seasonally Dry Tropical Forest. *South American Journal of Herpetology* 6:107–118.

VASCONCELOS, T. D. S., SANTOS, T. G., ROSSA-FERES, D. D. C. & HADDAD, C. F. B. 2011b. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673:93–104.

VASCONCELOS, T. S., SANTOS, T. G., ROSSA-FERES, D. C. & HADDAD, C. F. . 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87:699–707.

WEBB, C. O., ACKERLY, D. D. & KEMBEL, S. W. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24:2098–100.

WEBB, C. O., ACKERLY, D. D., MCPEEK, M. A. & DONOGHUE, M. J. 2002. PHYLOGENIES AND COMMUNITY ECOLOGY. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505.

WEBB, C. O., ACKERLY, D. & KEMBEL, S. 2011. Phylocom User's Manual.

WELLS, K. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago.

WIENS, J. J., PYRON, R. A. & MOEN, D. S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters* 14:643–52.

WILBUR, H. 1980. Complex life cycles. *Annual review of Ecology and Systematics* 11:67–93.

ZANATTO, A. C., LEONEL, C., THOMAZIELLO, S. & OLIVEIRA, E. M. 2010. Estação Ecológica de Jataí - Plano de Manejo. Fundação Florestal para a Conservação e a Produção Florestal do Estado de São Paulo.

TABELAS

Tabela 1. Variáveis ambientais medidas em cada um dos dez corpos d'água amostrados na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP e suas coordenadas geográficas em graus decimais. Hidroperíodo, vegetação na superfície e cobertura de dossel são valores de proporção. A abreviação "Div." corresponde a diversidade de tipos de vegetação marginal. As siglas E, P e T são os nomes dos corpos d'água, classificados quanto ao seu hidroperíodo (E = efêmero, P = permanente e T = temporário).

Corpo d'água	Hidroperíodo	Vegetação na superfície	Cobertura de dossel	Área (m2)	Profundidade (cm)	Div. baixa	Div. média	Div. alta	Longitude	Latitude
E1	0.25	0.12	0.01	4	5	1	0	0	-47.786440	-21.578268
E2	0.17	0.85	0.01	1833	85	0	1	0	-47.787861	-21.579087
T1	0.58	0.35	0.14	20	10	0	1	0	-47.786612	-21.579659
T2	0.58	0.65	0.38	32	30	0	0	1	-47.786581	-21.578585
T3	0.58	0.65	0.01	20	10	1	0	0	-47.786321	-21.577909
T4	0.5	0.35	0.01	18	10	0	1	0	-47.786045	-21.577437
P1	1	0.7	0.23	900	240	0	0	1	-47.725886	-21.566565
P2	1	0.07	0.97	407	160	0	0	1	-47.742999	-21.563763
P3	0.92	0.01	0.98	160	40	0	0	1	-47.764826	-21.584833
P4	0.92	0.01	1	557	55	0	0	1	-47.764639	-21.585556

Tabela 2. Abundância e riqueza de anfíbios anuros na fase adulta nos dez corpos d'água amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP.

	Corpos d'água										
Espécie	E1	E2	T1	T2	T3	T4	P1	P2	P3	P4	**Abundância total**
Dmuelleri	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	50
Ecesarii	0	10	0	0	0	0	0	1	0	0	11
Calbopunctata	0	500	0	0	0	0	0	0	0	0	500
Halbopunctatus	0	0	1	7	0	0	20	21	72	69	190
Hfaber	0	0	0	0	0	0	139	2	0	3	144
Hlundii	0	0	0	0	0	0	5	1	4	6	16
Sfuscovarius	0	0	13	17	5	0	24	45	0	0	104
Ssimilis	0	100	20	30	52	27	0	0	0	0	229
Dnanus	0	0	0	4	0	0	212	26	0	0	242
Dminutus	0	51	3	131	5	33	910	52	0	0	1185
Ttyphonius	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	15
Ocultripes	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
Enattereri	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2
Pcuvieri	2	37	21	30	26	54	42	12	3	12	239
Pmarmoratus	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Lpodicipinus	0	0	3	9	0	0	107	23	0	9	151
Llabyrinthicus	0	13	1	2	0	0	18	4	3	0	41
Lmystacinus	0	102	0	0	0	0	0	0	0	0	102
Lfuscus	0	51	27	12	6	2	0	0	0	0	98
Lmystaceus	0	72	0	0	0	0	0	0	0	0	72
Bornatus	0	0	0	0	0	0	0	5	15	25	45
Riqueza	1	12	9	9	6	4	9	12	5	6	3442

Tabela 3. Abundância e riqueza de anfíbios anuros na fase larval nos dez corpos d'água amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP.

	Corpos d'água										
Espécie	E1	E2	T1	T2	T3	T4	P1	P2	P3	P4	**Abundância total**
Calbopunctata	0	139	0	0	16	29	0	0	0	0	184
Halbopunctatus	0	0	3	55	0	0	10	296	188	140	692
Hfaber	0	0	0	0	0	0	309	6	0	0	315
Hlundii	0	0	0	0	0	0	5	0	0	1	6
Sfuscovarius	0	0	0	90	2	45	99	0	0	0	236
Ssimilis	35	0	466	344	432	404	0	0	0	0	1681
Dnanus	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	7
Dminutus	0	0	0	448	13	4	1086	1	0	0	1552
Ocultripes	0	0	0	0	0	0	39	0	0	0	39
Pcuvieri	13	0	65	111	19	13	33	3	0	0	257
Lpodicipinus	0	0	0	0	0	0	162	28	0	0	190
Llabyrinthicus	0	0	12	3	0	3	1	18	0	0	37
Lfuscus	29	0	166	32	159	38	0	0	0	0	424
Lmystaceus	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	18
Bornatus	0	0	0	0	0	0	187	743	672	233	1835
Riqueza	3	2	5	7	6	7	11	7	2	3	7473

Tabela 4. Atributos fenotípicos e hábito reprodutivo (prolongado ou explosivo) dos adultos amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP. As siglas significam: CRM = comprimento relativo dos membros, PRO = posição relativa dos olhos, FCA = formato da cabeça, TRO = tamanho relativo do olho.

Espécie	CRM	PRO	FCA	TRO	Disco presente	Disco ausente	Prolongado	Explosivo
Dmuelleri	1.81	0.85	0.91	0.25	0	1	0	1
Ecesarii	2.48	0.92	1.11	0.22	0	1	0	1
Calbopunctata	1.97	0.96	1.27	0.21	0	1	0	1
Halbopunctatus	3.05	1.07	1.12	0.32	1	0	1	0
Hfaber	2.68	0.97	1.05	0.28	1	0	1	0
Hlundii	2.60	1.03	0.93	0.33	1	0	1	0
Sfuscovarius	2.45	1.02	1.08	0.29	1	0	0	1
Ssimilis	2.37	1.00	1.06	0.28	1	0	0	1
Dnanus	2.41	1.04	1.17	0.30	1	0	1	0
Dminutus	2.68	1.06	1.06	0.31	1	0	1	0
Ttyphonius	2.39	0.95	0.80	0.32	1	0	0	1
Ocultripes	1.88	0.80	0.66	0.45	0	1	1	0
Enattereri	2.16	0.96	0.95	0.32	0	1	0	1
Pcuvieri	2.23	1.03	1.36	0.25	0	1	1	0
Pmarmoratus	2.80	0.89	0.68	0.45	0	1	0	1
Lpodicipinus	2.56	0.97	1.21	0.29	0	1	1	0
Llabyrinthicus	2.39	0.69	0.96	0.23	0	1	1	0
Lmystacinus	2.48	0.94	1.22	0.25	0	1	1	0
Lfuscus	3.18	0.91	1.48	0.23	0	1	1	0
Lmystaceus	2.95	0.90	1.23	0.26	0	1	1	0
Bornatus	2.16	0.87	1.02	0.28	0	1	0	1

Tabela 5. Atributos fenotípicos dos girinos amostrados entre outubro de 2009 e setembro de 2010 na Estação Ecológica de Jataí, Luís Antônio-SP. As siglas significam: CPC = compressão do corpo, CRC = comprimento relativo da cauda, LRM = largura relativa da musculatura caudal, ARC = altura relativa da cauda, PES = posição do espiráculo. Antero-ventral, ventral e terminal correspondem a posição da boca das espécies.

Espécie	CPC	CRC	LRM	ARC	PES	antero-ventral	ventral	terminal
Calbopunctata	0.85	0.59	0.15	1.36	0.00	0	0	1
Halbopunctatus	0.84	0.69	0.14	1.24	0.59	0	1	0
Hfaber	0.90	0.67	0.14	1.22	0.46	1	0	0
Hlundii	0.88	0.69	0.15	1.11	0.46	1	0	0
Sfuscovarius	1.23	0.71	0.13	1.32	0.53	1	0	0
Ssimilis	1.16	0.68	0.13	1.31	0.47	1	0	0
Dnanus	0.90	0.74	0.11	1.70	0.30	0	0	1
Dminutus	1.22	0.62	0.16	1.51	0.33	0	0	1
Ocultripes	0.82	0.63	0.16	1.06	0.48	1	0	0
Pcuvieri	0.76	0.64	0.14	1.08	0.60	0	1	0
Lpodicipinus	0.80	0.62	0.14	1.13	0.36	1	0	0
Llabyrinthicus	0.79	0.74	0.11	1.26	0.42	1	0	0
Lfuscus	0.82	0.63	0.14	1.08	0.50	1	0	0
Lmystaceus	0.81	0.69	0.14	1.16	0.61	1	0	0
Bornatus	0.82	0.60	0.10	0.89	0.50	0	1	0

FIGURAS

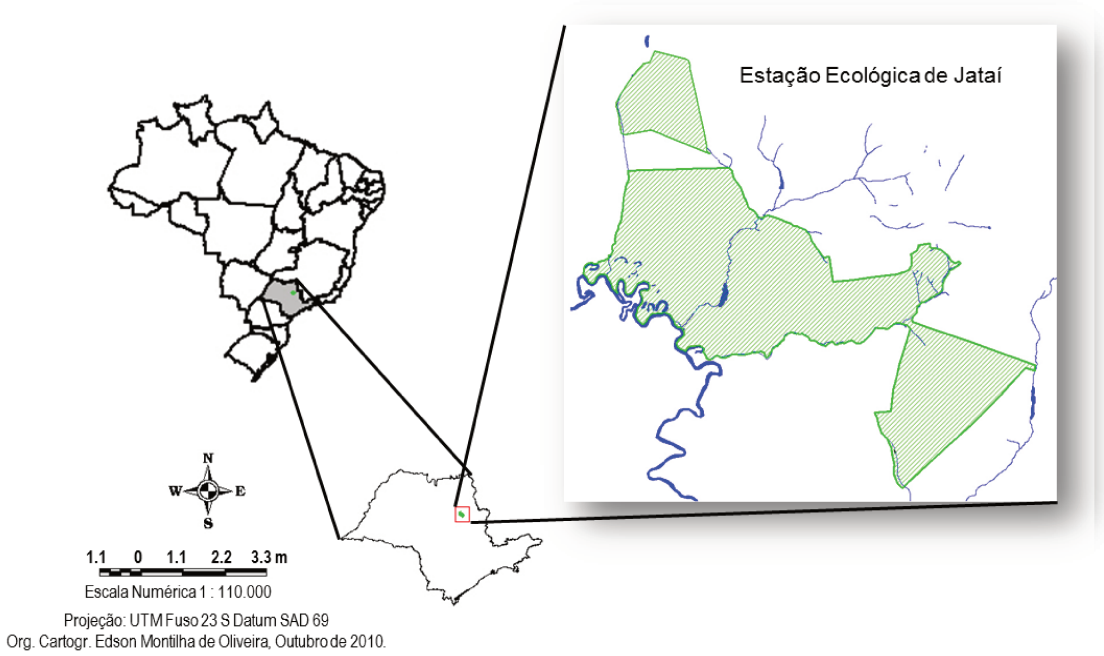


Figura 1. Estação Ecológica de Jataí, município de Luís Antônio-SP, destacando a sua posição no estado de São Paulo.

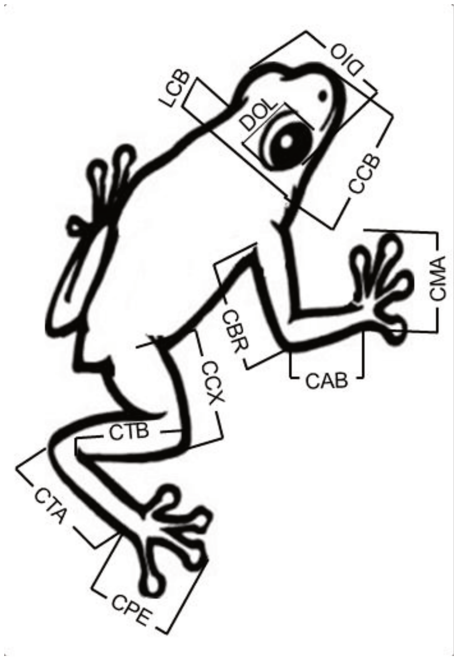


Figura 2. Medidas tomadas nos adultos para cálculo dos atributos ecomorfológicos. As siglas significam: LCB = largura da cabeça, DIO = distância inter-orbital, CCB = comprimento da cabeça, DOL = diâmetro do olho, CBR = comprimento do braço, CAB = comprimento do ante-braço, CMA = comprimento da mão, CCX = comprimento da coxa, CTB = comprimento da tíbia, CTA = comprimento do tarso e CPE = comprimento do pé.

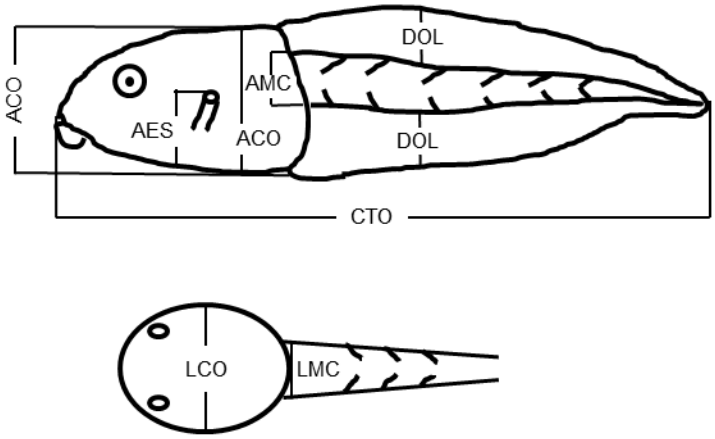


Figura 3. Medidas tomadas nos girinos para cálculo dos atributos ecomorfológicos. As siglas significam: AMC = altura da musculatura caudal, AND = altura da nadadeira dorsal, ANV = altura da nadadeira ventral, ACO = altura do corpo, LCO = largura do corpo, LMC = largura da musculatura caudal, CCD = comprimento da cauda, AES = altura do espiráculo e CTO = comprimento total.

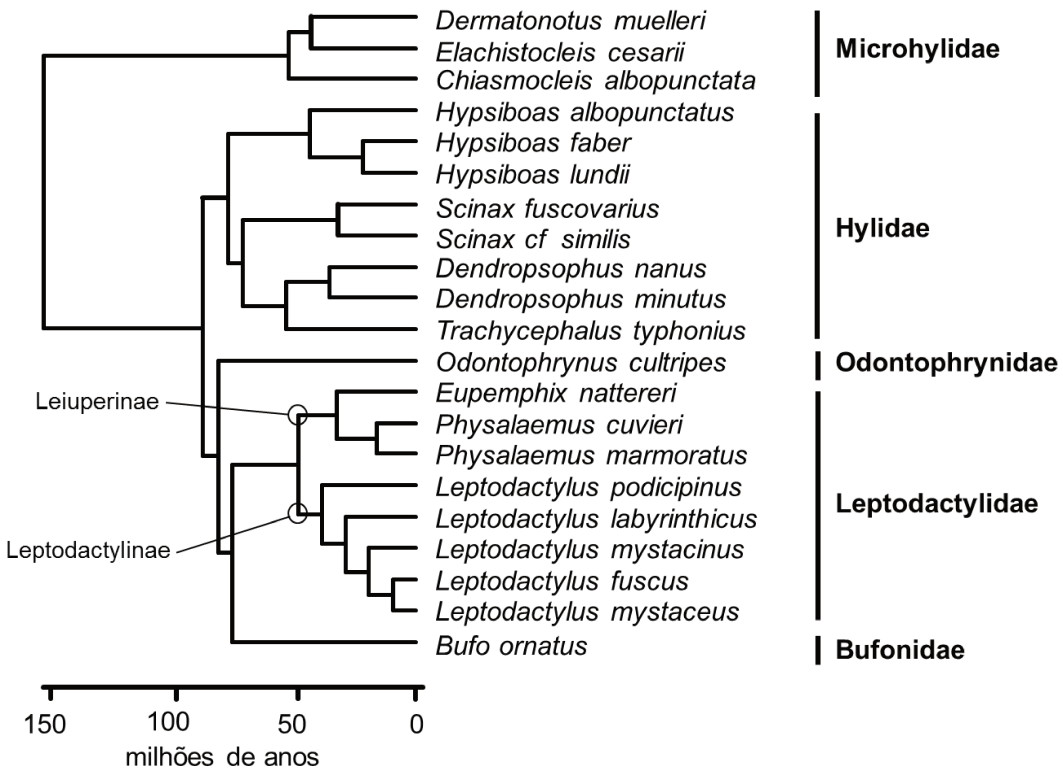


Figura 4. Relações filogenéticas entre as espécies estudadas e estimativa do tempo de divergência de cada uma em milhões de anos, a partir de Wiens *et al.* (2011) e do sítio www.timetree.org (Hedges *et al.* 2006). Nomes a direita da figura indicam as famílias. Leiuperinae e Leptodactylinae são subfamílias de Leptodactylidae.

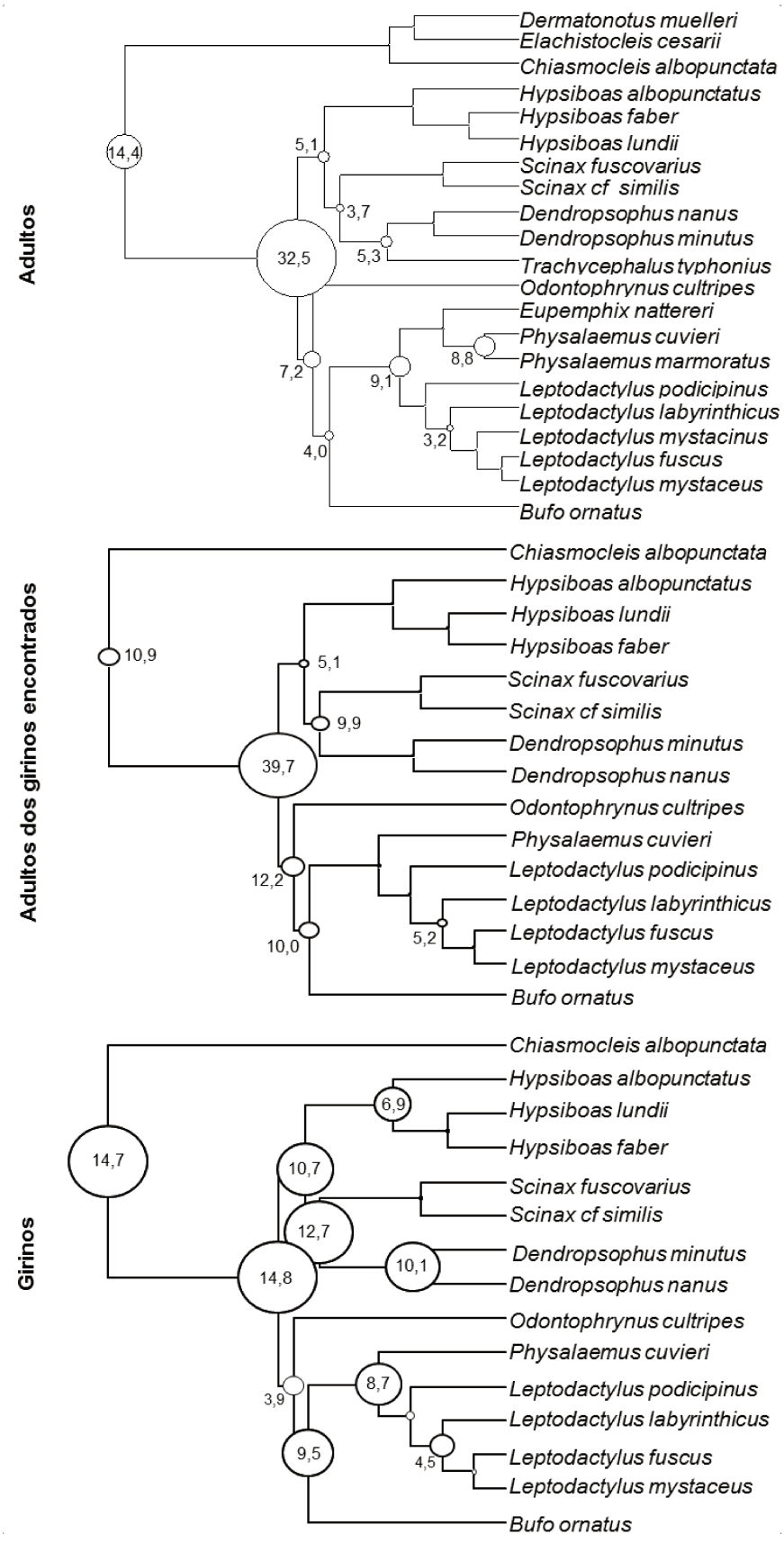

Adultos
Dermatonotus muelleri
Elachistocleis cesarii
Chiasmocleis albopunctata
Hypsiboas albopunctatus
Hypsiboas faber
Hypsiboas lundii
Scinax fuscovarius
Scinax cf similis
Dendropsophus nanus
Dendropsophus minutus
Trachycephalus typhonius
Odontophrynus cultripes
Eupemphix nattereri
Physalaemus cuvieri
Physalaemus marmoratus
Leptodactylus podicipinus
Leptodactylus labyrinthicus
Leptodactylus mystacinus
Leptodactylus fuscus
Leptodactylus mystaceus
Bufo ornatus
14,4
5,1
3,7
32,5
5,3
7,2
8,8
9,1
3,2
4,0
Adultos dos girinos encontrados
Chiasmocleis albopunctata
Hypsiboas albopunctatus
Hypsiboas lundii
Hypsiboas faber
Scinax fuscovarius
Scinax cf similis
Dendropsophus minutus
Dendropsophus nanus
Odontophrynus cultripes
Physalaemus cuvieri
Leptodactylus podicipinus
Leptodactylus labyrinthicus
Leptodactylus fuscus
Leptodactylus mystaceus
Bufo ornatus
10,9
5,1
9,9
39,7
12,2
5,2
10,0
Girinos
Chiasmocleis albopunctata
Hypsiboas albopunctatus
Hypsiboas lundii
Hypsiboas faber
Scinax fuscovarius
Scinax cf similis
Dendropsophus minutus
Dendropsophus nanus
Odontophrynus cultripes
Physalaemus cuvieri
Leptodactylus podicipinus
Leptodactylus labyrinthicus
Leptodactylus fuscus
Leptodactylus mystaceus
Bufo ornatus
14,7
6,9
10,7
12,7
14,8
10,1
3,9
8,7
9,5
4,5

Figura 5. Representação da contribuição de cada nó para a diversidade total de atributos de todos os adultos, adultos das espécies encontradas na forma de girinos e girinos amostrados. O tamanho dos círculos é proporcional à contribuição de cada nó para a diversidade total de atributos. Valores no interior ou ao lado dos círculos são as porcentagens de concentração de diversidade daquele nó. Contribuições menores do que 3% foram omitidas. A diversidade total de atributos baseada na entropia quadrática de Rao é igual a 0,1212 para todos os adultos, 0,1161 para adultos das espécies encontradas na forma de girinos e 0.1152 para girinos.

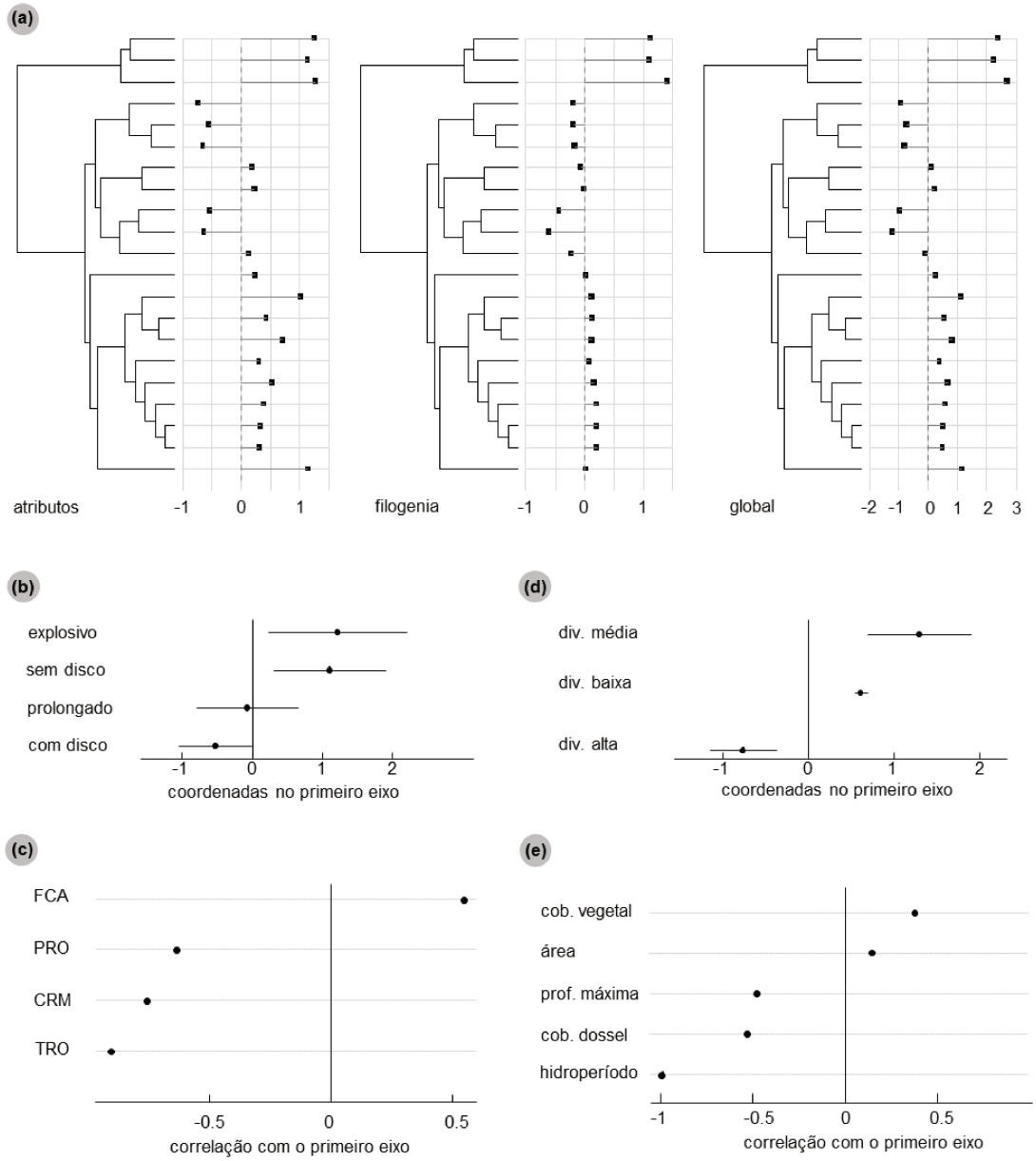


Figura 6. Relação das espécies na fase adulta, seus atributos fenotípicos e características ambientais com o primeiro eixo da análise RLQ. (a) Coordenadas das espécies relativas ao primeiro eixo da análise RLQ visualizadas na filogenia. As coordenadas globais são resultado da soma das coordenadas baseadas nos atributos e nas relações filogenéticas. Espécies positivamente associadas ao primeiro eixo são aquelas que possuem em geral os atributos também associados positivamente ao eixo e estão presentes geralmente em habitats com aquelas características associadas positivamente ao primeiro eixo. A

identidade das espécies pode ser visualizada na Fig. 5. (b) Relação dos atributos discretos com o primeiro eixo da RLQ. Os pontos correspondem à coordenada média das espécies que os possuem e as linhas laterais correspondem ao desvio-padrão. (c) Correlação de Pearson entre as os atributos contínuos e as coordenadas das espécies no primeiro eixo. Espécies positivamente relacionadas ao primeiro eixo possuem maiores valores do índice FCA (formato da cabeça - cabeças mais compridas do que largas) e menores valores dos índices PRO (posição relativa do olho – olhos mais laterais), CRM (comprimento relativo dos membros – pernas relativamente mais curtas e braços relativamente mais longos) e TRO (tamanho relativo do olho – olhos relativamente menores). Espécies negativamente relacionadas ao primeiro eixo possuem menores valores do índice FCA (formato da cabeça - cabeças mais largas do que compridas) e maiores valores dos índices PRO (posição relativa do olho – olhos mais frontais), CRM (comprimento relativo dos membros – pernas relativamente mais longas e braços relativamente mais curtos) e TRO (tamanho relativo do olho – olhos relativamente maiores). (d) Relação das variáveis ambientais discretas com o primeiro eixo da RLQ. Diversidades baixa, média e alta correspondem a habitats com vegetação marginal somente herbácea, herbácea e arbustiva ou herbácea, arbustiva e arbórea, respectivamente. Os pontos correspondem à coordenada média dos habitats que os possuem e as linhas laterais correspondem ao desvio-padrão. (e) Correlação de Pearson entre as características ambientais contínuas e as coordenadas dos habitats no primeiro eixo da RLQ. A relação positiva ou negativa dos pontos correspondem a locais com maiores valores daquela característica, por exemplo, locais associados negativamente ao primeiro eixo apresentam maior hidroperíodo.

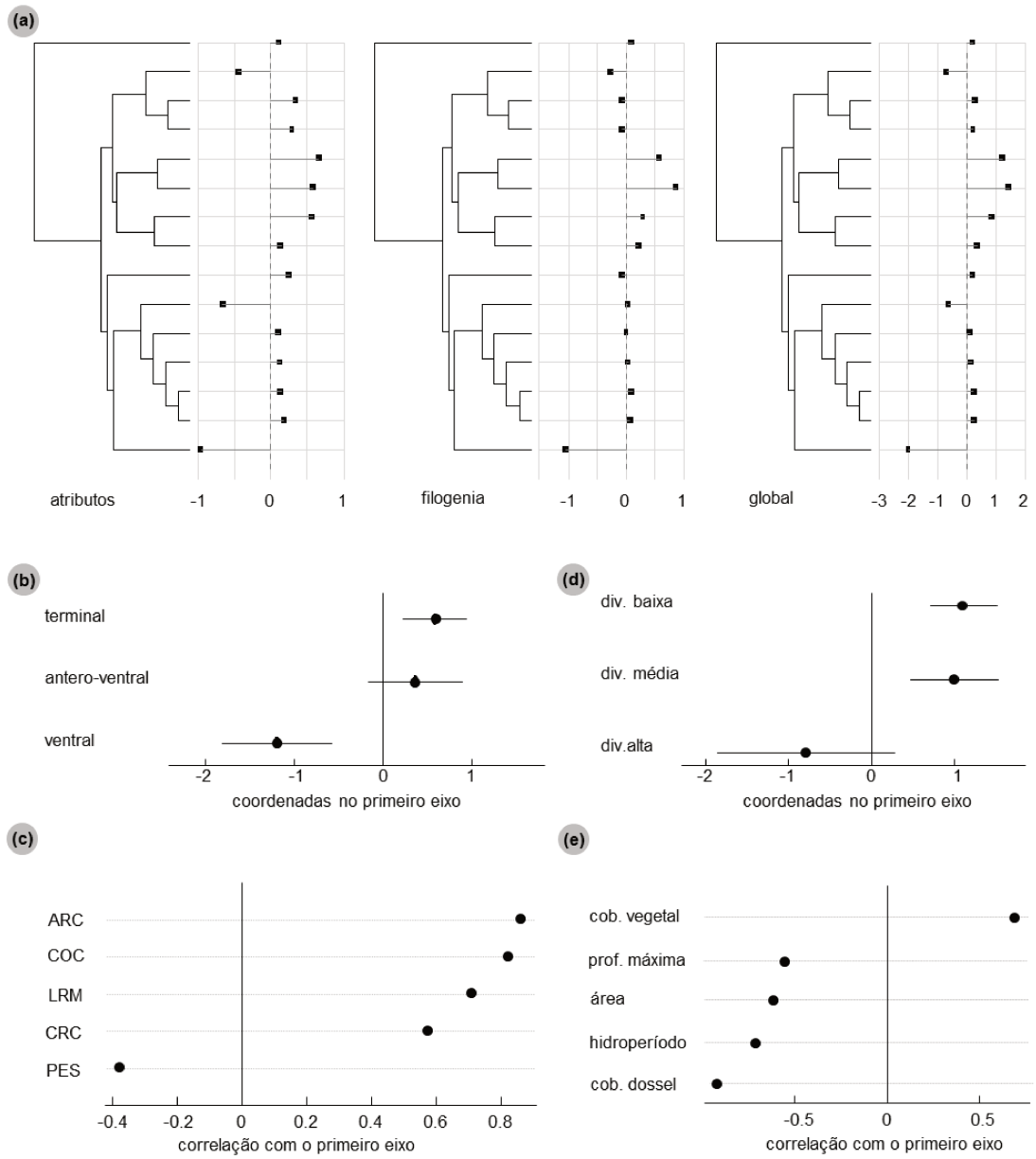


Figura 7. Relação das espécies na fase larval, seus atributos fenotípicos e características ambientais com o primeiro eixo da análise RLQ. (a) Coordenadas das espécies relativas ao primeiro eixo da análise RLQ visualizadas na filogenia. As coordenadas globais são resultado da soma das coordenadas baseadas nos atributos e nas relações filogenéticas. Espécies positivamente associadas ao primeiro eixo são aquelas que possuem em geral os atributos também associados positivamente ao eixo e estão presentes geralmente em habitats com aquelas características associadas positivamente ao primeiro eixo. A

identidade das espécies pode ser visualizada na Fig. 5. (b) Relação dos atributos discretos com o primeiro eixo da RLQ. Os pontos correspondem à coordenada média das espécies que os possuem e as linhas laterais correspondem ao desvio-padrão. (c) Correlação de Pearson entre as os atributos contínuos e as coordenadas das espécies no primeiro eixo. Espécies positivamente relacionadas ao primeiro eixo possuem maiores valores dos índices ARC (altura relativa da cauda – cauda relativamente mais alta que o corpo), COC (compressão do corpo – corpo relativamente mais alto do que largo), LRM (largura relativa da musculatura caudal – musculatura caudal relativamente mais larga quando comparada ao comprimento da cauda) e CRC (comprimento relativo da cauda – cauda longa em relação ao corpo) e menores valores do índice PES (posição do espiráculo – espiráculo baixo em relação ao corpo). Espécies negativamente relacionadas ao primeiro eixo possuem menores valores dos índices ARC (altura relativa da cauda – cauda relativamente mais baixa que o corpo), COC (compressão do corpo – corpo relativamente mais largo do que alto), LRM (largura relativa da musculatura caudal – musculatura caudal relativamente mais curta quando comparada ao comprimento da cauda) e CRC (comprimento relativo da cauda – cauda curta em relação ao corpo) e maiores valores do índice PES (posição do espiráculo – espiráculo alto em relação ao corpo). (d) Relação das variáveis ambientais discretas com o primeiro eixo da RLQ. Diversidades baixa, média e alta correspondem a habitats com vegetação marginal somente herbácea, herbácea e arbustiva ou herbácea, arbustiva e arbórea, respectivamente. Os pontos correspondem à coordenada média dos habitats que os possuem e as linhas laterais correspondem ao desvio-padrão. (e) Correlação de Pearson entre as características ambientais contínuas e as coordenadas dos habitats no primeiro eixo da RLQ. A relação positiva ou negativa dos pontos correspondem a locais com maiores valores daquela característica, por exemplo, locais associados negativamente ao primeiro eixo apresentam maior cobertura de dossel.

SÍNTESE

- Os nossos resultados indicam que em animais com ciclo de vida complexo como os anuros, a escolha do habitat de reprodução resulta de uma interação entre os locais com condições adequadas à ocupação pelo adulto e que contenham características que favoreçam o desenvolvimento e sobrevivência de suas larvas.
- A composição e abundância das espécies nas duas fases ontogenéticas aparentemente resultam de um balanço entre os riscos de predação e dessecação do corpo d'água.
- Características reprodutivas diferenciadas como hábito reprodutivo explosivo e desova em ninhos de espuma subterrâneos permitiram que algumas espécies ocupassem corpos d'água inviáveis a outras espécies, como aqueles de curta duração.
- Os atributos fenotípicos dos adultos e girinos se distribuem de forma diferente na filogenia para as duas fases ontogenéticas: são conservados nos adultos e dispersos nos girinos.
- Os corpos d'água funcionam como filtros ambientais para os adultos, mas não para girinos.
- Os filtros para os adultos estão relacionados principalmente à disponibilidade de microhabitats de vocalização. Espécies que vocalizam empoleiradas, por exemplo, como as da família Hylidae, necessitam de locais com maior diversidade de vegetação marginal.
- Apesar dos atributos fenotípicos dos girinos não apresentaram relações claras com as características ambientais dos corpos d'água, a maioria deles esteve associada a locais que aparentemente favorecem o seu desenvolvimento e sobrevivência, como

corpos d'água temporários, de dossel aberto e com grande quantidade de vegetação em seu interior.

- A distribuição fenotípica diferencial de adultos e girinos pode favorecer a exploração de recursos pelos girinos no corpo d'água. Ainda que os adultos sejam mais semelhantes em cada corpo d'água, como seus girinos são diversificados, isso pode fazer com que não haja grande sobreposição na exploração dos recursos disponíveis no corpo d'água.
- Levantamos a hipótese que a maior diversificação nos girinos da família Hylidae pode ser decorrente do aparecimento de um atributo chave nos adultos: o disco adesivo. Isso pode ter possibilitado a exploração tridimensional do habitat pelas espécies da família e possivelmente a ocupação de uma grande gama de corpos d'água, o que pode ter favorecido a diversificação de seus girinos.
- Nossa abordagem corresponde a um primeiro passo na direção de uma compreensão mais abrangente da estrutura das comunidades de anuros e de animais de ciclo de vida complexo. Sugerimos que estudos futuros com comunidade de animais de ciclo de vida complexo passem a considerar as duas fases ontogenéticas conjuntamente. Além disso, a incorporação da informação filogenética e dos atributos fenotípicos também é fundamental.