UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"

FERNANDA SIMIONI

QUAIS SÃO OS FATORES QUE ESTRUTURAM AS COMUNIDADES DE GIRINOS NO PANTANAL EM DIFERENTES ESCALAS E SUB-REGIÕES?

São José do Rio Preto

2016

FERNANDA SIMIONI

QUAIS SÃO OS FATORES QUE ESTRUTURAM AS COMUNIDADES DE GIRINOS NO PANTANAL EM DIFERENTES ESCALAS E SUB-REGIÕES?

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista, Câmpus de São José do Rio Preto, para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Profª. Drª. Denise de Cerqueira Rossa-Feres

Co-orientador: Profª. Drª. Christine Strüssmann

São José do Rio Preto

2016

Simioni, Fernanda.
Quais são os fatores que estruturam as comunidades de girinos no pantanal em diferentes escalas e sub-regiões? / Fernanda Simioni. -- São José do Rio Preto, 2016
50 f. : il., tabs.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa-Feres
Coorientador: Christine Strüssmann
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia espacial. 2. Ecossistemas. 3. Girino. 4. Pantanal Mato-grossense (MS e MT) - Inundações. 5. Análise de variância. I. Rossa-Feres, Denise de Cerqueira. II. Strüssmann, Christine. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. IV. Título.

CDU – 577.4

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

FERNANDA SIMIONI

QUAIS SÃO OS FATORES QUE ESTRUTURAM AS COMUNIDADES DE GIRINOS NO PANTANAL EM DIFERENTES ESCALAS E SUB-REGIÕES?

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista, Câmpus de São José do Rio Preto, para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Profª. Drª. Denise de Cerqueira Rossa-Feres
Co-orientador: Profª. Drª. Christine Strüssmann

BANCA EXAMINADORA

Profª. Drª Denise de Cerqueira Rossa-Feres
UNESP – São José do Rio Preto
Orientador

Profª. Drª Camila Chiamenti Both
UFSM – Santa Maria

Prof. Dr. Michel Varajão Garey
UNILA – Foz do Iguaçu

São José do Rio Preto
15 de março de 2016

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer a Denise, sem a qual esse trabalho teria sido impossível! Muito obrigada pela amizade, pelos inúmeros ensinamentos pessoais e profissionais, por tornar o mestrado mais leve, divertido e interessante. Não tenho como agradecer a formação que me proporcionou e todo apoio que me deu durante esses dois anos me acolhendo de braços abertos não só no laboratório, mas também em sua vida! Obrigada pela preocupação, pelo carinho e pela dedicação sem fim!

Quero agradecer também a Chris, minha co-orientadora sem a qual eu nunca teria encontrado este caminho. Eu tive muita sorte na vida acadêmica de te conhecer e ser orientada por você em todos os momentos de minha formação. Obrigada, por sempre acreditar em mim, me estimular a crescer e me ajudar em todas as situações. Obrigada por todos incontáveis ensinamentos transmitidos e por fazer eu me apaixonar pelo Pantanal e pelos anuros com esse jeito gostoso de trabalhar e de enxergar a natureza.

Obrigada amigos do Laboratório de Ecologia Teórica sem os quais esse trabalho também seria impossível. Katiuce, obrigada pela amizade inabalável, pelo bom humor cotidiano, pelos conselhos, pelo colo, pela diversão! Obrigada principalmente por me ensinar tudo que eu precisava saber para engatar nesse mundo dos girinos e pelos incontáveis momentos em que abdicou de você para me ajudar. Paquito, obrigada por tornar essa dissertação possível!!! Obrigada pela paciência em discutir resultados e me ensinar análises, por responder sempre prontamente e por acreditar em mim. Fabi, Mainara e Sayuri obrigada pela amizade, pelo companheirismo, pelo ombro amigo e pela ajuda nas discussões ecológicas e girinólogas! Camila obrigada pela ajuda na triagem dos girinos. Carlos, obrigada por deixar de lado sua família e ir comigo se aventurar no Pantanal! Obrigada também pelos dias de contagem e triagem de girinos, sem você esse estudo teria sido muito mais difícil.

Quero agradecer também aos amigos do Laboratório de Herpetologia da UFMT, Tainá, Léo e Everton pelas discussões que me ajudaram a formular ideias e a desenvolver esse trabalho.

Aos amigos de Rio Preto obrigada pelo apoio e amizade, Aruana, Cintia, Marina e Amanda. Milena, obrigada por ir comigo pra Campo sem você o trabalho seria muito mais difícil, obrigada também pela amizade, companheirismo e ensinamentos. Ana Cláudia, obrigada pela amizade, pela ajuda na triagem dos girinos, pelas discussões estimulantes e pela

sua imensa parceria. Daya, obrigado por me receber de portas abertas sem nem me conhecer, por todas as conversas, amizade e apoio.

Aos amigos de Cuiabá, obrigada Cinthya, Thiago, Amanda e Ana Carolina pela amizade e apoio em cada dificuldade que enfrentei durante a realização dessa dissertação. Ana Flávia obrigada pela ajuda no campo e pelo bom humor e por estar ao meu lado em uma situação muito difícil.

Mãe, obrigada pela compreensão e paciência em frente a essa decisão que te afetou tão diretamente. Felipe obrigado por abdicar de parte de seus sonhos para que eu pudesse realizar os meus, sendo o porto seguro que eu mais precisei. Obrigada pai, se eu segui esse caminho foi porque você me estimulou, acreditou em mim e não me desamparou em nenhum momento da minha vida, dedico essa dissertação a você.

Agradeço aos Profs. Drs. Francisco Langeani Neto e a Lilian Casatti por permitirem que eu utilizasse seu laboratório na triagem dos girinos e especialmente ao Prof. Dr. Francisco pela ajuda na identificação dos peixes predadores.

Obrigada a Base de Estudos do Pantanal e as Fazendas São Bento, Xaraés, e Santa Clara por possibilitarem a coleta dos dados.

Agradeço as orientações estatísticas e ecológicas fornecidos pelo Dr. Diogo Provete e pelo colaborador deste trabalho Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva. Agradeço também as professoras doutoras Lilian Casatti e Maria Stela Maioli Castilho Noll pelas sugestões fornecidas no exame de qualificação que possibilitaram a melhora desta dissertação.

Agradeço ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal e os órgãos financiadores dessa pesquisa, FAPESP, CAPES e CNPq.

Uma dissertação não se faz sozinha, tenho muito a agradecer e nesse período pude perceber com clareza o quanto a colaboração humana e a amizade nos fazem superar todos os desafios.

A todos o meu muito obrigada!

RESUMO

Uma das principais abordagens em Ecologia envolve compreender a estrutura das metacomunidades e esclarecer quais processos ambientais e espaciais são responsáveis por promove-las. O Pantanal constitui um sistema interessante para avaliar a estrutura de metacomunidades de anuros por apresentar períodos de alagamentos que conectam as poças facilitando a dispersão dos anuros. Neste cenário, foram amostradas 75 comunidades de girinos em três sub-regiões o que possibilitou determinar, em escala local (cada sub-região) e ampla (todas as sub-regiões), a estrutura das metacomunidades, a influência relativa dos processos ambientais e espaciais na estrutura das metacomunidades e a congruência dos resultados nas três sub-regiões. De maneira geral encontramos pouca influência de processos espaciais e ambientais estruturando as metacomunidades. A inundação parece facilitar a dispersão dos anuros, explicando a fraca influência de processos espaciais. Já o hábito reprodutivo generalista da maioria das espécies, por aumentar o sucesso de colonização de novos habitats, explica a fraca influência das características ambientais na estrutura das metacomunidades. As estruturas detectadas corroboraram os resultados da influência relativa dos processos ambientais e espaciais. Em escala ampla e em duas das sub-regiões amostradas e foram detectadas quasi-estruturas (Nhecolândia e escala ampla) e estrutura aleatória (Porto Murtinho) que corroboram o fraco efeito estruturador do ambiente detectado na análise de processos. Miranda-Abobral foi a única sub-região que apresentou estrutura aninhada, corroborando a força do gradiente ambiental nessa metacomunidade, evidenciada pela análise de processos na qual foi a única sub-região com componente ambiental significativo. Nós detectamos que padrões e processos similares, relacionados a fraca ou nula influência ambiental, estruturaram as metacomunidades de girinos em cada sub-região do Pantanal. O pulso de inundação e a história de vida das espécies neste ambiente sazonalmente inundável são indicados como os fatores responsáveis pela estruturação dessas metacomunidades.

Palavras-chave: estrutura de metacomunidades, partição da variância, pulso de inundação, escala ampla, história de vida

ABSTRACT

One of the main approaches in Ecology involves understanding the structure of metacommunities and clarifying the environmental and spatial processes responsible for it. The Pantanal floodplain is an interesting system for assessing anuran metacommunities structure because local periodic floods connect ponds and facilitate anuran dispersal. In this scenario, were sampled 75 tadpole metacommunities, in three sub-regions of the Pantanal, and evaluated in local (each subregion) and broad scale (all the subregions): the structure of the metacommunities, the relative influence of environmental and spatial processes and if the results are similar between the three subregions. In general, we find weak influence of spatial and environmental processes structuring the studied metacommunities. The flood seems to facilitate dispersal of the anurans, explaining the weak influence of spatial processes. By increasing the success in the colonization of new habitats, the generalist reproductive habits of most the species seem to explain the weak influence of the environmental features structuring the metacommunities. Structure types found here corroborated the results of the relative influence of the environmental and spatial process, reaffirming the complementarity of the methodologies. On broad scale and in two of the subregions sampled were detected quasi-structures (Nhecolândia and broad scale) and random structure (Porto Murtinho), supporting the weak structuring effect of the environment features in the process analysis. Miranda-Abobral was the only sub-region with a nested structure, confirming the strength of the environmental gradient in this metacommunity, as evidenced by the processes analysis in which was the only subregion with a significant environmental component. Miranda-Abobral was the only sub-region that did not present a quasi-structure but a nested structure instead and the only one with a significant environmental component, thus confirming the strength of the environmental gradient evidenced by the processes analysis. We detected similar patterns and processes structuring the tadpole metacommunities at each Pantanal sub-region. The flood pulse and the life history of the species in this seasonally flooded environment are indicated as the factors responsible for structuring these metacommunities.

Keywords: Metacommunity structure, variation partitioning, flood pulse, broad scale, life history

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Mapa do Pantanal com as três sub-regiões amostradas em destaque. 14

Figura 2 - Algumas das poças amostradas no Pantanal. 16

Figura 3 - Curva de acumulação de espécies para cada sub-região do Pantanal amostrada. 16

Figura 4 - Esquema representando a análise de estrutura de metacomunidade com suas 14 possíveis classificações (modificado de Presley et al., 2010). 21

Figura 5 - Análise de Componentes Principais com 10 variáveis ambientais das 75 poças amostradas na bacia de inundação do Pantanal 25

Figura 6 - Resultados da Análise de Redundância Parcial mostrando a relação das variáveis ambientais com composição de espécies de anuros no Pantanal 26

Figura 7 - Influência relativa dos processos estruturando as metacomunidades de girinos na sub-região de (A) Miranda-Abobral e (B) em escala ampla 28

Figura 8- Ordenação da ocorrência das espécies por poça em cada sub-região e em escala ampla 33

Figura 9 - Visão aérea da região amostrada no Pantanal de Miranda-Abobral nos períodos de seca e cheia 40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Espécies registradas em cada uma das sub-regiões do Pantanal amostradas neste estudo. 23

Tabela 2 - Influência de variáveis ambientais e espaciais na composição de espécies em comunidades de girinos das três regiões amostradas isoladamente e em conjunto 26

Tabela 3 - Variáveis ambientais e preditores espaciais (PCNM) retidas pelo método *Forward Selection* e utilizadas na partição da variância. 29

Tabela 4 - Resultado da análise de estrutura de metacomunidades em escala restrita e em escala ampla. 31

Tabela 5 - Variáveis ambientais formando o gradiente estruturando as metacomunidades em escala restrita e ampla 32

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 10
2. METODOLOGIA 14
2.1 Ambientes estudados 14
2.2 Metodologia de amostragem 15
2.3 Variáveis ambientais e espaciais 17
2.4 Análise dos dados 18
2.4.1 Influência relativa das variáveis ambientais e da estrutura espacial 19
2.4.2 Estrutura das metacomunidades 20
3. RESULTADOS 23
4. DISCUSSÃO 34
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS 42
REFERÊNCIAS 43

1. INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos em Ecologia de comunidades é voltado para a compreensão dos processos que influenciam a dinâmica e estrutura das comunidades. Por muito tempo os estudos com esse objetivo foram desenvolvidos em escala local, não considerando os processos em escala ampla. A incorporação da dinâmica de troca de indivíduos entre comunidades locais, possibilitada pelo arcabouço teórico do conceito de metacomunidades, promoveu estudos buscando compreender a influência conjunta de processos em escala local e ampla na estruturação das metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004; LOGUE et al., 2011; HOLYOAK et al., 2005).

As metacomunidades podem ser estudadas visando detectar sua estrutura e os processos que geram essas estruturas (MEYNARD et al., 2013; LEGENDRE et al., 2005). A análise de estrutura de metacomunidades (PRESLEY et al., 2010) permite detectar, qual é o padrão de distribuição das espécies ao longo de um gradiente ambiental (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Esse padrão é obtido através da análise de três características da metacomunidade, a coerência, a substituição de espécies e seus limites de distribuição. Uma metacomunidade coerente possui espécies que respondem ao mesmo gradiente ambiental. A substituição de espécies nessa metacomunidade pode ser alta, baixa ou média e os limites de distribuição em cada um desses casos podem ser agrupados ou não. Metacomunidades não coerentes, nas quais as espécies as espécies não respondem a um único tipo de gradiente ambiental, mas cada uma ou grupos de espécies respondem a gradientes ambientais diferentes (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002), são classificadas como aleatórias. As não coerentes, na qual a presença de algumas espécies representa a ausência de outras, são classificadas como tabuleiro de xadrez, representando as comunidades estruturadas por competição. As metacomunidades coerentes, com baixa substituição de espécies são classificadas como aninhadas podendo ter perda de espécies agrupada, aleatória ou hiperdispersa. As metacomunidades com alta substituição são classificadas em clementsonianas, quando a distribuição das espécies é agrupada, gleasonianas, quando é pouco agrupada e uniformemente espaçada, quando não há agrupamento. Por fim, as metacomunidades coerentes com substituição média de espécies são denominadas quasi-estruturas e podem se encaixar em qualquer um dos seis tipos de estrutura descritas acima de acordo com o grau de substituição de espécies, podendo se assemelhar a estrutura aninhada ou à com grande substituição de espécies (*e.g.*, quasi-estrutura clementsoniana, quasi-estrutura aninhada com perda de espécies agrupada).

Os processos subjacentes a essas estruturas podem ser investigados por meio da análise de partição da variância (LEGENDRE et al., 2005). Com base em processos de filtragem de espécies, dispersão, interações bióticas e efeitos estocásticos (LEIBOLD et al., 2004), essa análise possibilita acessar qual a importância relativa dos componentes ambientais (relacionados ao nicho) e espaciais (relacionados a dispersão) estruturando as metacomunidades. Os processos ambientais relacionados à teoria do nicho (HUTCHINSON, 1957; MACARTHUR; LEVINS, 1967) incluem a habilidade competitiva das espécies, a predação e as condições ambientais como forças importantes direcionando a estruturação das comunidades. Assim, se uma metacomunidade for estruturada por processos ligados a teoria do nicho, espera-se que a distribuição das espécies seja explicada principalmente pelas interações biológicas e seleção de habitat (LEIBOLD et al., 2004). Por outro lado, os processos espaciais relacionados à dispersão, proporcionam uma visão mais ampla dos processos de estruturação de comunidades ao considerar o espaço e eventos estocásticos como variáveis importantes na determinação da distribuição dos organismos no ambiente (HUBBELL, 2001; BELL, 2001). Consequentemente, se os processos relacionados à dispersão forem dominantes é esperado, independentemente das condições ambientais, um decaimento da similaridade na composição de espécies com o aumento da distância espacial (LEIBOLD et al., 2004).

A análise da influência relativa de processos relacionados ao nicho e de processos espaciais em metacomunidades de anfíbios tem produzido resultados divergentes (*e.g.*, PARRIS, 2004; IOP et al., 2012; ROJAS-AHUMADA et al., 2012; PROVETE et al., 2014). Alguns estudos detectaram maior influência de variáveis ambientais (PARRIS, 2004; PRADO; ROSSA-FERES, 2014; ALMEIDA et al., 2015) e outros da distância entre os habitats (*e.g.*, PROVETE et al., 2014). Mais que isso, apesar do consenso de que ambos os processos influenciam a dinâmica de comunidades (VELLEND et al., 2014), alguns estudos evidenciaram comunidades sob o efeito apenas de variáveis ambientais (IOP et al., 2012) e comunidades onde nem variáveis ambientais nem o espaço explicam a composição de espécies (MELO et al., 2014; DELATORRE et al., 2015). Já a análise da estrutura das metacomunidades vem sendo pouco utilizada devido à sua recente implementação em programas estatísticos. Até o momento, um único estudo empregou esta abordagem em metacomunidades de anfíbios anuros (OCHOA-OCHOA; WHITTAKER, 2014). Os autores avaliaram em dois anos a estrutura das metacomunidades em duas áreas protegidas do sul do México abrangendo áreas com formações florestais tropicais e de vegetação alterada. Uma das metacomunidades apresentou uma estrutura quasi-gleasoniana em ambos os anos, enquanto a outra apresentou uma estrutura

clementsoniana no primeiro ano de análise e gleasoniana no segundo. Os autores atribuem esses resultados a intima dependência que os anfíbios têm das condições ambientais, que os leva a responder a mudanças ambientais de curto-termo por movimentos individuais na paisagem bem como por ajustes na dinâmica das populações.

A utilização conjunta das análises de estrutura e de processos regulando metacomunidades é recente, e permite obter uma melhor compreensão das forças estruturando as comunidades ecológicas (MEYNARD et al., 2013). A análise de partição da variância permite avaliar a importância da dispersão estruturando as comunidades, já a análise de estrutura de metacomunidades é capaz de distinguir entre diferentes tipos de filtros ecológicos (MEYNARD et al., 2013). Além disso, a importância relativa dos diferentes processos atuando em uma metacomunidade varia conforme a escala espacial de observação e com o uso de diferentes variáveis ambientais (JONES et al., 2008; VELLEND, 2010; CHANG et al., 2013; GONÇALVES-SOUZA et al., 2014). Entretanto, até onde vai nosso conhecimento, nenhum estudo empregou ambas as metodologias de análise, para uma base de dados de composição de espécies e de variáveis ambientais obtida de modo padronizado em diferentes localidades de uma mesma região biogeográfica. A aplicação dessas análises utilizando métodos padronizados possibilitará compreender se as diferenças observadas entre padrões e processos ocorrem apenas devido as diferenças metodológicas e se podemos, neste caso, extrapolar os resultados obtidos em sistema específico para toda a ecorregião analisada.

O Pantanal representa um sistema interessante para avaliar os processos ambientais e espaciais atuando na estruturação das metacomunidades, em decorrência de sua forte sazonalidade, com períodos de seca intensa intercalados pelo alagamento na estação chuvosa, que conecta as poças (JUNK et al., 2011). Até o momento, um único estudo avaliou a influência relativa de processos ambientais e espaciais (DELATORRE et al., 2015) em comunidades de anuros nessa ecorregião. A fraca associação detectada entre a composição de anuros adultos e os gradientes ambientais, e a ausência de sinal espacial foram interpretados como resultado de processos estocásticos, promovidos pelo pulso de inundação, considerado como a maior força influenciando a composição de espécies nesse sistema com dinâmica hídrica de inundação sazonal (DELATORRE et al., 2015).

Devido as grandes diferenças no habitat, alimentação e rede de interações biológicas entre os dois estágios da vida dos anfíbios, os processos espaciais e baseados no nicho podem influenciar diferentemente ou, pelo menos, em diferentes proporções, os girinos e os adultos. Poucos estudos compararam o uso de habitat em comunidades de adultos e girinos

simultaneamente (*e.g.*, VASCONCELOS; ROSSA-FERES, 2005). Mas pelo menos um estudo (SANTOS et al., 2007), desenvolvido em uma área de formação vegetal aberta com clima sazonal, apresenta evidências que a ocorrência de girinos passa por dois filtros ambientais (*sensu* KEDDY, 1992): a seleção dos habitats de reprodução pelos adultos e a influência de características abióticas e bióticas dos corpos d'água sobre a sobrevivência dos girinos. Na região amostrada, os adultos da maioria das espécies ocorreram em maior número de corpos d'água que os girinos (SANTOS et al., 2007). Os autores atribuem esse resultado à grande mortalidade de desovas e girinos por dessecação, registrada nos corpos d'água temporários e por predação nos corpos d'água permanentes, em decorrência da grande quantidade de predadores invertebrados. Assim, ao analisar comunidades de girinos, temos acesso ao resultado de outros filtros ambientais atuando sobre a composição de espécies.

Esse estudo teve como objetivo investigar através de um esforço amostral padronizado: 1) qual é a estrutura das metacomunidades de girinos em diferentes sub-regiões e escalas espaciais no Pantanal, 2) quais são os gradientes ambientais associados às estruturas, 3) qual a influência relativa de processos ambientais e espaciais nessas estruturas e 4) verificar se os padrões e processos encontrados são congruentes entre as sub-regiões.

Considerando que analisamos um mesmo sistema ecológico e *pool* regional de espécies, empregando metodologia padronizada para amostragem das espécies e mensuração das características ambientais, esperamos que a estrutura e a variação na composição de espécies explicada pelas características ambientais e processos de dispersão seja similar nas três sub-regiões. Tomando como premissa que o pulso de inundação tem forte impacto sobre a distribuição das espécies (THOMAZ et al., 2007; GOMES et al., 2012; BOZELLI et al., 2015), facilitando a dispersão dos anuros (DELATORRE et al., 2015), esperamos que, independentemente da escala espacial e sub-região analisada, haja um forte efeito de processos ambientais na composição de espécies. Isso porque a facilitação da dispersão possibilita às espécies selecionarem corpos d'água com características que proporcionem um bom desempenho. Desse modo, esperamos detectar estruturas ou quasi-estruturas resultantes da influência de processos de filtragem ambiental. Dependendo do modo como as espécies respondem aos gradientes ambientais, individualmente ou em grupos de espécies, poderemos detectar estruturas clementsoniana, gleasoniana e/ou aninhada.

2. METODOLOGIA

2.1 Ambientes estudados

O estudo foi conduzido no Pantanal, uma das maiores planícies sazonalmente alagáveis do mundo, inserida na Bacia do Rio Paraguai, região central da América do Sul (SILVA; ABDON, 1998; JUNK et al., 2011). O Pantanal pode ser dividido em sub-regiões, cujo número e limites variam segundo diferentes critérios. Neste trabalho, adotamos a sub-regionalização proposta por Silva e Abdon (1998), baseada em diferentes aspectos fitofisiográficos.

Amostramos comunidades de girinos em localidades inseridas em três sub-regiões do Pantanal: Nhecolândia, Miranda-Abobral e Porto Murtinho (SILVA; ABDON, 1998; Figura 1).

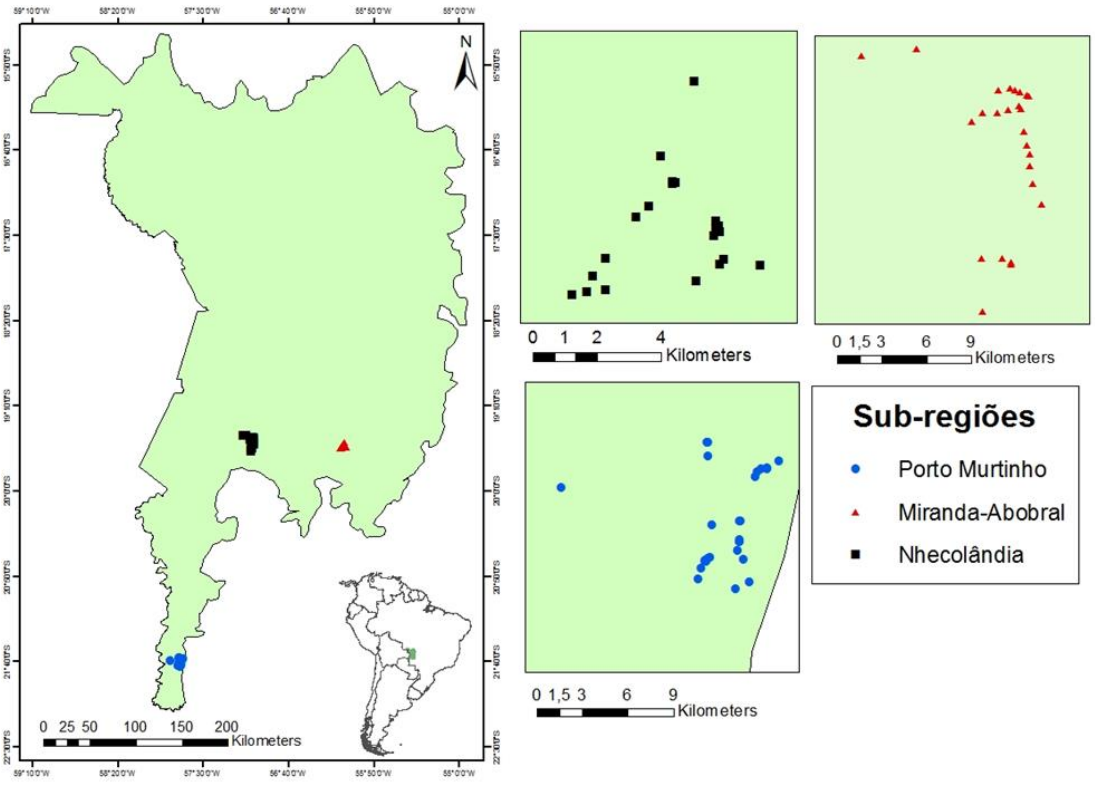


Figura 1- Mapa do Pantanal com as três sub-regiões amostradas em destaque. Os símbolos indicam as poças e lagoas amostradas em cada sub-região.

A Fazenda Barranco Alto, município de Aquidauana (coordenadas da sede: 19º34'37" S; 56º09'08" W) está inserida na sub-região do Pantanal conhecida por Nhecolândia, caracterizada pela presença de grandes lagoas de água doce (baías) e água salobra (salinas), circundadas por regiões com vegetação de cerrado em relevo mais elevado localmente conhecidas como capões, quando as áreas são pequenas e isoladas, e cordilheiras, quando são extensas e conectadas (POTT; POTT, 2003; BAZZO et al., 2012). A Base de Estudos do Pantanal (BEP), município de Corumbá (coordenadas da sede: 19º34'39" S; 57º01'44" W), na

sub-região do Pantanal Miranda-Abobral, é caracterizada pela presença de campos limpos e, atualmente, de extensas áreas de pastagem interrompidas por capões. Essa área apresenta poças formadas pelo acúmulo da água da chuva em declives do terreno que variam em profundidade formando poças temporárias e permanentes. A região de Porto Murtinho, inserida na ecorregião do Chaco úmido, município de Porto Murtinho (coordenadas centroides do município: 21º41'56" S; 57º52'57" W), apresenta como diferencial a presença de solos salinos e da vegetação caducifólia e espinescente, que se destaca pela riqueza de espécies de leguminosas, bromeliáceas e cactáceas (PENNINGTON et al., 2000; POTT; POTT, 2003; FREITAS et al., 2013). As poças nessa sub-região também se formam pelo acúmulo da água da chuva em declives do terreno podendo ser temporárias ou permanentes de acordo com a profundidade.

O clima das sub-regiões Miranda-Abobral e Nhecolândia é marcadamente sazonal, com períodos quentes e chuvosos entre outubro/abril, e um período seco entre maio/setembro (JUNK et al., 2011). A temperatura média anual varia em torno de 32ºC no verão e de 21ºC no inverno (POTT; POTT, 2004). Na região de Porto Murtinho o clima também é marcadamente sazonal, o verão é chuvoso e quente com temperatura máxima chegando a 49ºC, e o inverno é seco e frio com mínima absoluta de -3ºC e geadas ocasionais, consistindo, portanto, em uma extensão subtropical de uma formação temperada (PENNINGTON et al., 2000). Nesta região as chuvas ocorrem de novembro a fevereiro, a estação seca inicia em abril e atinge seu pico de junho a setembro (FREITAS et al., 2013).

A inundação do Pantanal ocorre uma vez por ano quando as chuvas, devido à baixa declividade da região, promovem o encharcamento do solo e transbordamento dos rios e baías (JUNK et al., 2011). Esse processo varia conforme o início e intensidade da estação chuvosa em cada sub-região, mas geralmente ocorre entre os meses de outubro a abril e atinge primeiramente as áreas ao norte do Pantanal (Nhecolândia e Miranda-Abobral em janeiro e fevereiro) e posteriormente o sul (Porto Murtinho em março) (JUNK et al., 2011).

2.2 Metodologia de amostragem

Foram selecionadas aleatoriamente 75 poças, 21 na Nhecolândia, 26 em Miranda-Abobral e 28 em Porto Murtinho (Figura 2).

Figura 2 - Algumas das poças amostradas no Pantanal.

Em cada poça foram amostrados os girinos e seus possíveis predadores (peixes e macroinvertebrados). As coletas foram efetuadas uma vez em cada poça, no início do período chuvoso na Nhecolândia e em Miranda (final de novembro e início de dezembro de 2014) e no meio do período chuvoso em Porto Murtinho (março de 2015), antes da inundação anual do Pantanal em cada sub-região. A despeito de termos amostrado a fase larvária e apenas uma vez em cada poça, a riqueza registrada (girinos de 18 espécies na Nhecolândia, 16 em Miranda-Abobral e 15 em Porto Murtinho) representa o *pool* de espécies de cada sub-região, construído com base em registros de adultos (e.g., 19 espécies na Nhecolândia, GORDO; CAMPOS, 2003; 24 espécies em Miranda-Abobral, PRADO et al., 2005), exceto para Porto Murtinho (34 espécies, SOUZA et al., 2010). A riqueza de espécies, como esperado em regiões tropicais, não estabilizou ao final das amostragens (Figura 3).

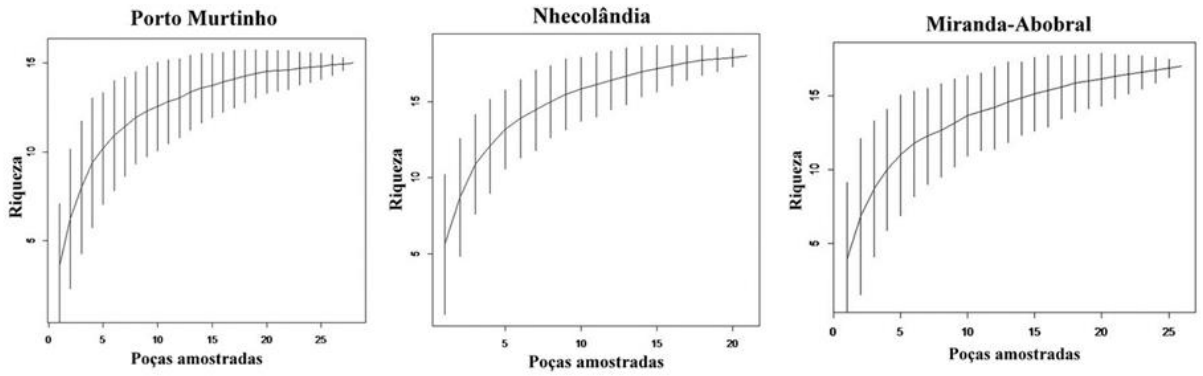


Figura 3 - Curva de acumulação de espécies para cada sub-região do Pantanal amostrada.

Entretanto, a grande diminuição na variação da riqueza estimada ao longo das amostragens, indica que a riqueza detectada representa as comunidades de cada localidade. Parte da diferença na riqueza se deve ao fato de nossa amostragem não incluir espécies com desenvolvimento independente da água, nem espécies que se reproduzem em ambientes florestados.

A amostragem dos girinos e seus predadores foi realizada com um puçá de tela de arame (30 cm de diâmetro e malha de 3 mm²), passado em toda a área da poça por um período de tempo máximo de uma hora. Os girinos foram anestesiados em solução de lidocaína e conservados em solução composta por igual volume de formol a 15% e álcool a 70%. Os peixes foram anestesiados em solução de lidocaína e eutanasiados em formol 10%, permanecendo nesta solução por três dias sendo transferidos em seguida para uma solução de álcool 70% para conservação. Os macroinvertebrados foram eutanasiados e conservados em solução de álcool 70%.

Todos os girinos coletados foram identificados até o nível de espécie, tiveram sua abundância registrada e estão em processo de tombamento na Coleção Científica DZSJRP *Amphibia-Tadpoles*, do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP, campus de São José do Rio Preto. Os peixes foram identificados até o nível de espécie, tiveram sua abundância registrada e foram tombados na Coleção Científica de DZSJRP *Ictiologia*, do Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP, campus de São José do Rio Preto. Os macroinvertebrados foram identificados até o nível de Ordem (seguindo TRIPLEHORN; JOHNSON, 2005) e tiveram sua abundância contabilizada.

2.3 Variáveis ambientais e espaciais

Vários estudos demonstram que combinações de variáveis ambientais locais e da paisagem influenciam a estrutura de comunidades de anuros (VAN BURSKIK, 2005; SHULSE et al., 2010; SILVA et al., 2012). Para representar os processos ambientais estruturando as comunidades, nós determinamos 10 variáveis ambientais locais e três variáveis da paisagem, de reconhecida influência na estruturação de comunidades de anuros (ETEROVICK; SAZIMA, 2000; BEJA; ALCAZAR, 2003; VAN BURSKIK, 2005; SILVA et al., 2012).

Para cada poça foram determinadas as seguintes variáveis ambientais locais: porcentagem de vegetação (i) no interior e (ii) nas margens das poças, determinadas pela

porcentagem da área recoberta por vegetação; número de tipos de vegetação aquática (iii) no interior da poça (submersa, flutuante, herbáceas rasteiras e eretas, arbustiva e arbórea) e (iv) nas margens das poças (herbáceas rasteiras e eretas, arbustiva e arbórea), (v) área, calculada utilizando a fórmula da área de uma elipse com base no maior comprimento e largura de cada poça, (vi) profundidade máxima, aferida percorrendo toda a poça em busca de sua maior profundidade, determinada com trena metálica, (vii) perfil da margem, determinado pela porcentagem do perímetro da poça com cada tipo de perfil (margem em barranco, plana, inclinada ou escavada), (viii) duração do hidroperíodo, inferido pela estrutura da poça, aquelas com grandes dimensões e profundidade e com vegetação aquática bem desenvolvida foram classificadas como permanentes, caso contrário como temporárias, (ix) presença de peixes predadores, (x) abundância de macroinvertebrados predadores e (xi) altitude, extraída da base de dados *WorldClim* (Hijamns et al., 2005) a uma resolução de 0.3'.

As três variáveis ambientais da paisagem mensuradas foram: distância mínima (i) até um corpo d'água permanente mais próximo e (ii) até um hábitat florestado, determinadas utilizando o programa computacional *Google Earth*, sendo considerado hábitat florestado manchas de vegetação (capões, mata ciliar ou manchas de floresta) com largura e comprimento superiores a 100 m e como permanentes as poças de grandes dimensões (> 100 m^2), rios e córregos, e iii) uso do solo em um raio de 500 m de cada poça, determinado por observação em campo da porcentagem da área utilizada pastagem ou recoberta por mata contínua.

Para determinar o efeito dos processos espaciais utilizamos as coordenadas geográficas (latitude e longitude) de cada poça, obtidas em graus decimais pelo sistema de Posicionamento Global (GPS) e utilizadas para representar a relação espacial de distância geográfica entre as poças.

2.4 Análise dos dados

Para avaliar a eficiência do esforço amostral empregado, construímos curvas de acumulação de espécies para cada sub-região. Para verificar o grau de similaridade entre as poças, empregamos a Análise de Componentes Principais (WOLD et al., 1987; JOLLIFFE, 2002), utilizando todas variáveis ambientais mensuradas.

As análises foram realizadas no ambiente estatístico R, versão 2.15.1 utilizando o pacote *Vegan*. As variáveis ambientais foram padronizadas para apresentar média 0 e desvio padrão igual a 1, utilizando a função *decostand*. As curvas de acumulação foram realizadas utilizando

a função *specaccumcom*, comando *"random"*, com 1000 permutações (OKSANEN et al., 2011).

2.4.1 Influência relativa das variáveis ambientais e da estrutura espacial

A influência relativa das variáveis ambientais e espaciais na estruturação das comunidades de girinos foi verificada pela Análise de Partição da Variância (LEGENDRE et al., 2005). Essa análise possibilita detectar qual a porcentagem da composição de espécies é explicada (i) somente pelas variáveis ambientais, (ii) somente pelas variáveis espaciais, (iii) por variáveis ambientais estruturadas ao longo do espaço, e também (iv) qual a proporção da estrutura da comunidade sem relação com a localização geográfica dos corpos d'água nem com as características ambientais mensuradas (resíduos) (BORCARD et al., 1992; LEGENDRE et al., 2005).

Primeiramente nós construímos a matriz de composição das espécies por poça, e como proposto por Legendre e Gallagher (2001), utilizamos a transformação de Hellinger para dar um peso menor para as espécies raras. As variáveis ambientais de cada poça foram organizadas em uma matriz, e tiveram os valores padronizados para apresentar média 0 e desvio padrão igual a 1, utilizando a função *decostand* do pacote *Vegan* no ambiente estatístico R, versão 2.15.1 (OKSANEN et al., 2011). Por fim, os descritores espaciais foram obtidos através do método proposto por Borcard e Legendre (2002), denominado Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (Principal Coordinates of Neighbour Matrices, PCNM), que utiliza as coordenadas geográficas das poças para gerar vetores que representam os padrões espaciais na composição de espécies. Esse método emprega uma medida de distância como parâmetro para definir quais locais podem estar ligados através da dispersão dos organismos, chamada de distância de truncamento. Quando gerada pelo método analítico, essa distância corresponde a distância máxima de ligação entre dois locais amostrais próximos (poças). Tendo em vista que não existem informações sobre o deslocamento de anuros nessa região ou em sistemas ecológicos similares, a distância de truncamento não foi definida *a priori*. Essa decisão se baseia especialmente na singular característica homogeneizadora já registrada para outros grupos taxonômicos (THOMAZ et al., 2007; GOMES et al., 2012; BOZELLI et al., 2015) e para anfíbios (DELATORRE et al., 2015) nessa paisagem sazonalmente inundável. Desse modo, ao definir uma distância de truncamento poderíamos forçar a existência de um efeito espacial não real, desconsiderando que o pulso de inundação facilite a dispersão dos organismos (THOMAZ et al., 2007; GOMES et al., 2012; BOZELLI et al., 2015; DELATORRE et al., 2015). Em escala

ampla, devido à grande distância entre as sub-regiões (entre 89 Km e 278 Km em linha reta), nós definimos a distância de truncamento como sendo a maior distância encontrada em escala restrita.

Para evitar superestimar a variação explicada pelas variáveis explanatórias foram utilizados dois métodos de seleção. O fator de inflação da variância (VIF) foi aplicado à variáveis ambientais para eliminar a multicolinearidade, sendo selecionadas apenas as variáveis com valores de VIF inferiores a três (ZUUR et al., 2010). O método *Forward Selection* foi utilizado para selecionar as variáveis ambientais e os vetores espaciais a serem empregados nas análises de partição da variância, de modo a evitar a superestimação da explicação por esses componentes (R^2 ajustado) (BLANCHET et al., 2008).

A análise de partição da variância foi então realizada utilizando as matrizes: (1) de composição de espécies, (2) de vetores espaciais e (3) de variáveis ambientais selecionadas pela VIF e retidas pelo método *Forward Selection* (LEGENDRE et al., 2005). Por fim, para determinar a significância estatística da relação entre a composição de espécies e os conjuntos de vetores espaciais e variáveis ambientais foi realizada uma análise de variância (ANOVA) com 9999 permutações da RDA ao nível de significância de 5% (ANDERSON, 2001).

As análises foram realizadas utilizando o ambiente estatístico R, versão 2.15.1 através dos pacotes *Vegan* (OKSANEN et al., 2011), *Packfor* (DRAY et al., 2013), *PCNM* (LEGENDRE et al., 2013) e *SpacemakeR* (DRAY, 2013).

2.4.2 Estrutura das metacomunidades

A análise de estrutura de metacomunidade foi utilizada para detectar como a metacomunidade está estruturada e se existe um gradiente ambiental promovendo essa estrutura (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). A análise classifica a estrutura da metacomunidade através da avaliação de três parâmetros, a coerência, a substituição de espécies e os limites de distribuição (Figura 4; LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010).

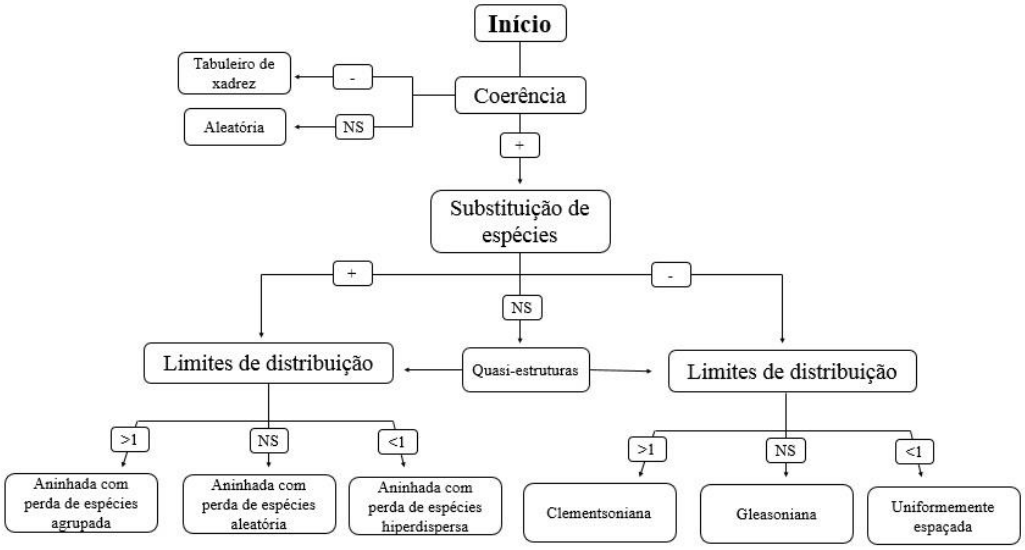


Figura 4 - Esquema representando a análise de estrutura de metacomunidade com suas 14 possíveis classificações (modificado de Presley et al., 2010). + : Coerência e/ou substituição de espécies significativa e positiva, - : Coerência e/ou substituição de espécies significativa e negativa, > ou <: 1 índice de Morisita significativo maior ou menor que 1, NS: não significativo.

A coerência da metacomunidade indica se o padrão de distribuição das espécies é ou não contínuo ao longo de um gradiente ambiental. Em uma metacomunidade coerente todas as espécies respondem a um mesmo gradiente ambiental, estando distribuídas ao longo de todo o gradiente (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Para avaliar esse parâmetro a matriz de presença e ausência de espécies foi reordenada de acordo com os *scores* do primeiro eixo da análise de correspondência (CA), por média de reciprocidade, de modo que a proximidade entre locais com composição de espécies semelhantes e espécies com distribuições similares são otimizados (LEIBOLD; MIKKELSON 2002; PRESLEY et al., 2010). Em seguida foi determinado o número de ausências embutidas na distribuição das espécies ao longo do gradiente. A matriz foi então aleatorizada para avaliar se o número de ausências é menor, maior ou igual ao acaso (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Como sugerido por Presley et al. (2010), empregamos um modelo nulo que fixa a riqueza de espécies por local permitindo que apenas o número de habitats em que cada espécie ocorre varie. Esse modelo nulo evita a ocorrência de erro do tipo II (rejeitar a hipótese nula quando ela é verdadeira), pois se a riqueza pudesse variar entre os locais não estaríamos analisando de forma verdadeira a influência dos gradientes na distribuição das espécies (PRESLEY et al., 2010). Se o número de ausências na distribuição das espécies for menor do

que o esperado ao acaso, a metacomunidade é considerada coerente (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Se esse número não diferir do esperado ao acaso a metacomunidade é considerada não coerente, apresentando distribuição de espécies do tipo aleatória (PRESLEY et al., 2010). Já se o número de ausências for maior do que o esperado ao acaso a metacomunidade é classificada como tendo estrutura em tabuleiro de xadrez (DIAMOND, 1975).

As metacomunidades coerentes foram então avaliadas quanto ao grau de substituição de espécies, pela determinação do número de vezes que uma espécie é substituída por outra entre dois locais (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Esse procedimento é repetido para cada possível par de espécies e de locais. O número de substituições observado na metacomunidade é então comparado com a média obtida pela aplicação de um modelo nulo, que aleatoriza faixas completas de distribuição de espécies, mantendo a riqueza de espécies em cada local. O grau de substituição de espécies pode ser significativamente menor do esperado ao acaso, formando uma estrutura aninhada, maior do que o esperado ao acaso, formando as estruturas Clementsoniana, Gleasoniana ou uniformemente espaçada, ou não diferir do acaso, formando as quasi-estruturas.

Para diferenciar essas estruturas, o limite de distribuição das espécies foi analisado pelo cálculo do índice de Morisita, cujo valor resultante é comparado, por meio de um teste X^2, com o esperado em um modelo nulo de limites de distribuição de espécies (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Se o resultado diferir do modelo nulo o limite de distribuição pode ser agrupado (índice de Morisita >1) ou hiperdisperso (índice de Morisita <1). Se não houver diferença do índice calculado em relação ao modelo nulo temos um limite de distribuição de espécies aleatório.

Se em uma metacomunidade coerente o grau de substituição for significativamente diferente do esperado ao acaso e negativo, a estrutura é denominada aninhada, podendo de acordo com o limite de distribuição ser chamada de aninhada agrupada, aleatória ou hiperdispersa (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). Se o grau de substituição for significativo e positivo e os limites de distribuição forem agrupados, a estrutura é chamada de Clementsoniana, se os limites são aleatórios de Gleasoniana e se forem hiperdispersos de uniformemente espaçada (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY et al., 2010). As metacomunidades cujo grau de substituição de espécies não difere dos gerados pelo modelo nulo são chamadas de quasi-estruturas e são classificadas quanto a substituição de espécies e limites de distribuição da mesma forma que as estruturas descritas acima (*i.e.* Quasi-

Aninhada, Quasi-Clementsoniana, Quasi-Gleasoniana e Quasi-Uniformemente espaçada; PRESLEY et al., 2010). As quasi-estruturas são estruturas não aleatórias que indicam a existência de forças estruturadoras mais fracas do que nas estruturas em que a substituição de espécies é significativa (PRESLEY et al., 2010).

Para verificar qual gradiente ambiental está associado a estrutura das metacomunidades coerentes (PRESLEY et al., 2010), a análise de Partição hierárquica (CHEVAN; SUTHERLAND, 1991) foi aplicada na matriz com as variáveis ambientais retidas pela análise *Forward Selection* (LEGENDRE et al., 2005). As variáveis ambientais foram padronizadas para apresentar média 0 e desvio padrão igual a 1, utilizando a função *decostand* do pacote *Vegan* (OKSANEN et al., 2011). A PH foi aplicada utilizando as variáveis selecionadas pela VIF (ZUUR et al., 2010) como variáveis explanatórias, e os escores do primeiro eixo da análise de correspondência que ordenou os habitats como variável resposta. Nesse teste são realizadas aleatorizações da matriz de dados para acessar o efeito de cada variável ambiental em relação a variável resposta. Valores de Z indicam a significância da análise, sendo considerados significativos valores $\geq$ 1,65 (MAC NALLY, 2002). O valor que cada variável ambiental explicou da composição é indicado pela letra "I" e o efeito de interação da variável ambiental com as demais pela letra "J" (MAC NALLY, 2002).

As análises foram realizadas no ambiente estatístico R, versão 2.15.1 usando os pacotes *Vegan* (OKSANEN et al., 2011), *Metacom* (DALLAS, 2015), *HH* (HEIBERGER, 2015) e *Hier.part* (WALSH; MAC NALLY, 2013).

3. RESULTADOS

Foram registrados girinos pertencentes a 22 espécies de três famílias de anuros, com riqueza de espécies semelhante nas três sub-regiões (Tabela 1).

Tabela 1 - Espécies registradas em cada uma das sub-regiões do Pantanal amostradas neste estudo.

Família	Espécie	Nhecolândia	Miranda-Abobral	Porto Murtinho
Hylidae	*Pseudis platensis*	X	X	X
	Dendropsophus minutus	X		
	Dendropsophus nanus	X		X
	Scinax auminatus	X	X	X
	Scinax similis	X	X	X
	Scinax nasicus	X	X	X

	Scinax sp.		X	X
	Scinax fuscomarginatus			X
	Hypsiboas raniceps	X	X	X
	Trachycephalus typhonius	X	X	
	Phyllomedusa azurea	X	X	X
	Phyllomedusa sauvagii			X
Microhylidae	*Elachistocleis cesarii*	X	X	X
	Elachistocleis sp.2	X	X	X
	Elachistocleis sp.3	X	X	
	Chiasmocleis sp.	X	X	
Leptodactylidae	*Physalaemus albonotatus*	X	X	X
	Physalaemus biligonigerus	X	X	X
	Leptodactylus fuscus	X	X	
	Leptodactylus latrans	X	X	
	Pseudopaludicola sp.1	X		
	Pseudopaludicola sp.2			X

As poças apresentam estrutura ambiental muito semelhante, sendo diferenciadas apenas pela área e distância até o habitat florestado mais próximo (Figura 5).

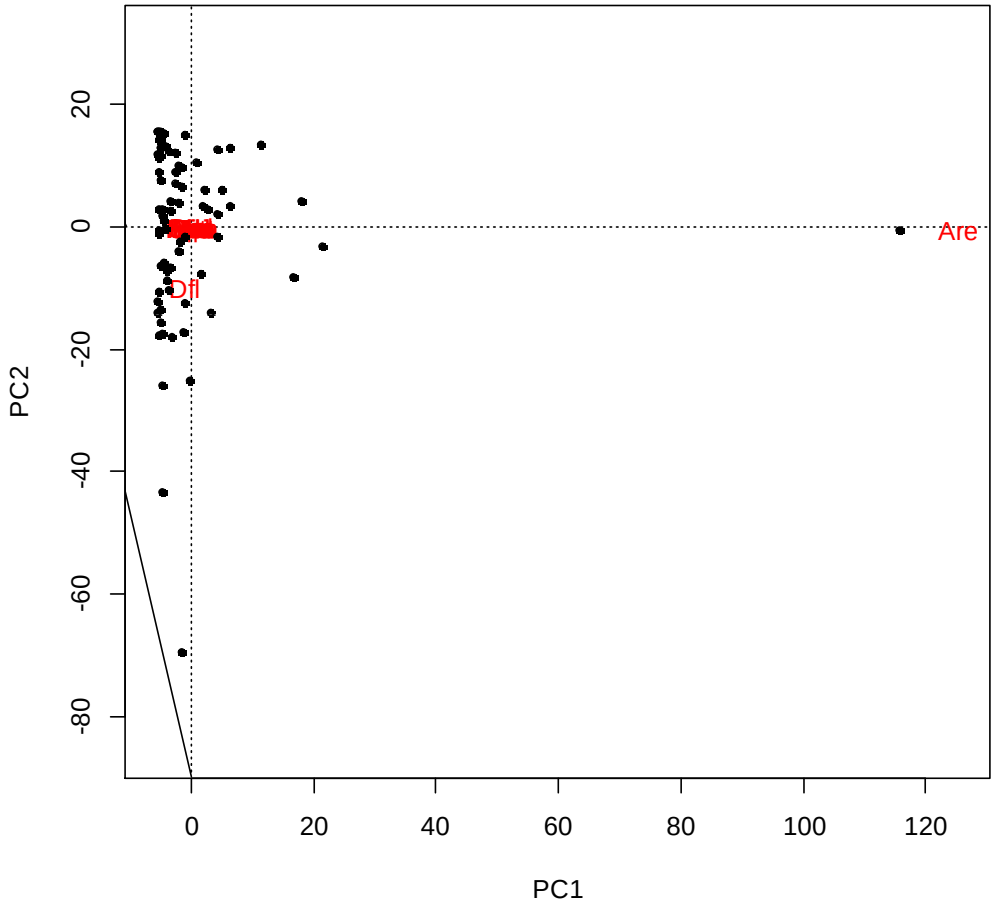


Figura 5 - Análise de Componentes Principais com 10 variáveis ambientais das 75 poças amostradas na bacia de inundação do Pantanal (círculos pretos representam as poças). A maioria das poças apresenta grande similaridade, sendo a área (Are) e a proximidade até uma mancha de floresta (Dfl) as variáveis que mais diferenciaram as poças. As demais variáveis, em função da grande similaridade nas características ambientais das poças, ficaram muito próximas no espaço bidimensional do gráfico, sendo impossível identificá-las na figura. São elas: Hid: hidroperíodo, Pro: profundidade, Mpl: porcentagem de margem plana, Pvi: porcentagem de vegetação interna, Nvi: número de tipos de vegetação interna, Pvm: porcentagem de vegetação nas margens, Nvm: número de tipos de vegetação na margem, Odo: abundância de náiades de odonatas, Het: abundância de heteroptera predadores, Pei: presença ou ausência de peixes predadores, paisagem (porcentagem de capoeira (Pca), mata (Pma) e pastagem (Ppa) em um raio de 500 m da poça.

De modo geral, a composição de espécies nas três sub-regiões não foi explicada nem pelos processos espaciais, relacionados à localização e distância geográfica entre as poças

amostradas, nem pelos processos ambientais, relacionados as variáveis do habitat local e da paisagem (Tabela 2; Figura 6).

Tabela 2 - Influência de variáveis ambientais e espaciais na composição de espécies em comunidades de girinos das três regiões amostradas isoladamente e em conjunto (p = valores de significância do teste de permutação da Análise de Redundância Parcial). Valores ≤ 0,05 foram considerados como significativos.

Região analisada	Ambiente (Variáveis da poça)	Ambiente (Variáveis da paisagem)	Espaço
Nhecolândia	0,14	0,68	0,32
Miranda-Abobral	**0,002**	0,45	0,07
Porto Murtinho	0,23	0,10	0,66
Todas as sub-regiões	**0,001**	**0,007**	**0,001**

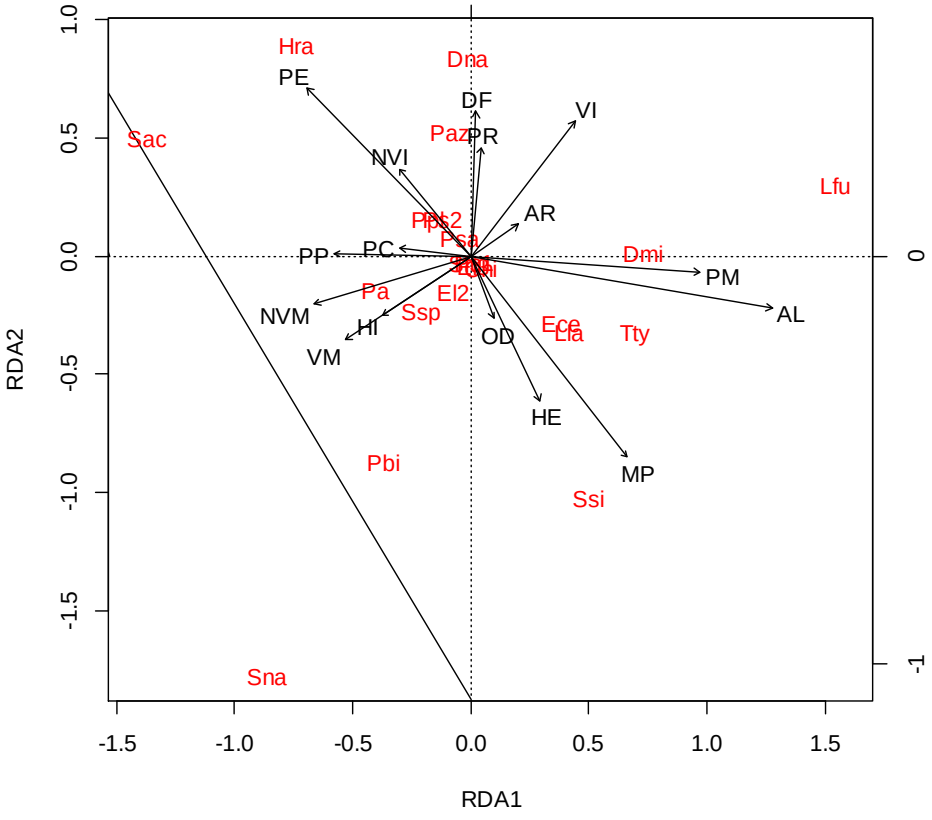
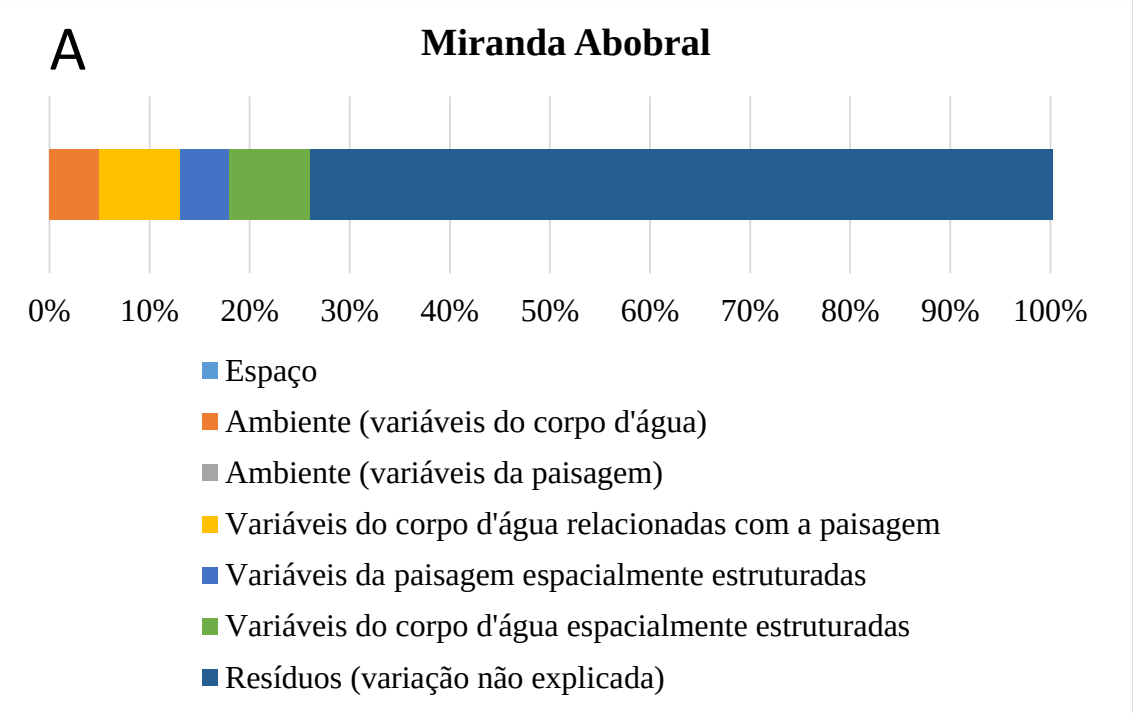


Figura 6 - Resultados da Análise de Redundância Parcial mostrando a relação das variáveis ambientais com composição de espécies de anuros no Pantanal. Ssi: *Scinax similis*, Sna: *Scinax*

nasicus, Sfu: *Scinax fuscomarginatus*, Sac: *Scinax acuminatus*, Paz: *Phyllomedusa azurea*, Ppl: *Pseudis platensis*, Dna: *Dendropsophus nanus*, Dmi: *Dendropsophus minutus*, Hra: *Hypsiboas raniceps*, Tty: *Trachycephalus typhonius*, Pal: *Physalaemus albonotatus*, Pbi: *Physalaemus biligonigerus*, Lfu: *Leptodactylus fuscus*, Lla: *Leptodactylus latrans*, Ece: *Elachistocleis cesarii*, El2: *Elachistocleis* sp. 2, El3: *Elachistocleis* sp. 3, Dmu: *Dermatonotus muelleri*, Chi: *Chiasmocleis* sp., Ps1: *Pseudopaludicola* sp. 1, Ps2: *Pseudopaludicola* sp. 2; HI: hidroperíodo, AR: área, PR: profundidade, MP: porcentagem de margem plana, VI: porcentagem de vegetação interna, NVI: número de tipos de vegetação interna, VM: porcentagem de vegetação nas margens, NVM: número de tipos de vegetação na margem, OD: abundância de Odonatas , HE: abundância de heteropteras, PE: presença ou ausência de peixes predadores, AL: altitude, P: porcentagem de capoeira-PC, de mata-PM e de pastagem-PP, em um raio de 500 m da poça, DF: distância mínima até o habitat florestado mais próximo.

Apenas na sub-região de Miranda-Abobral as variáveis do habitat local explicaram uma pequena proporção da variação na composição de espécies (Tabela 2; Figura 7).



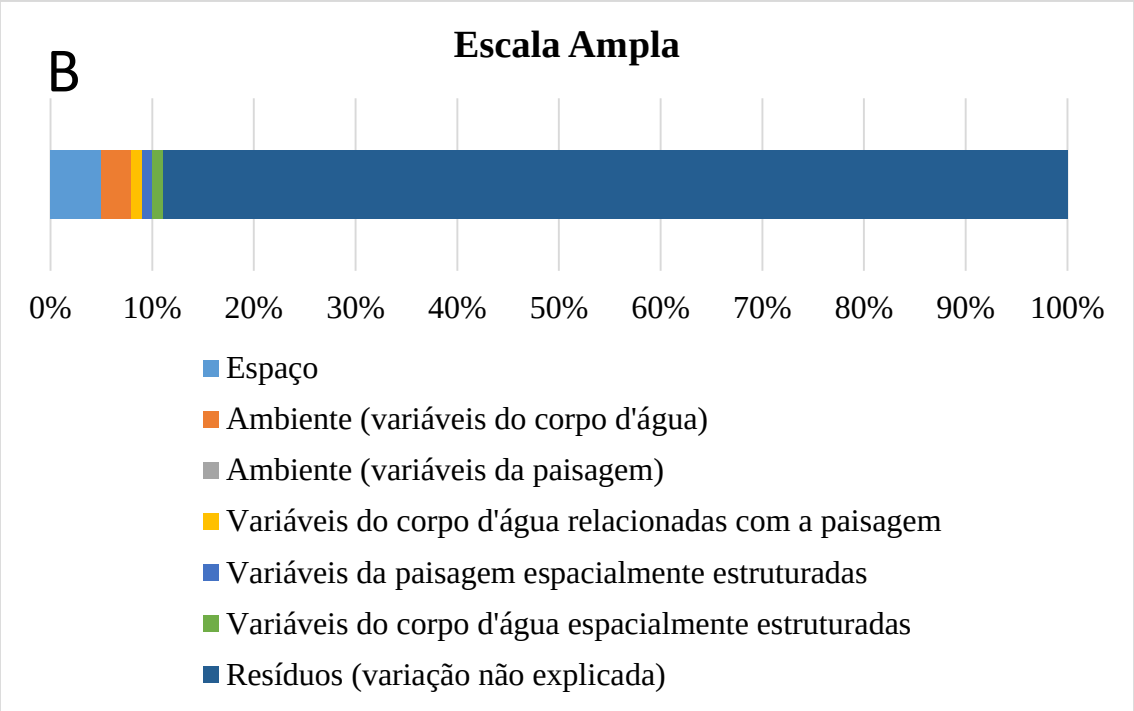


Figura 7 - Influência relativa dos processos estruturando as metacomunidades de girinos na sub-região de (A) Miranda-Abobral e (B) em escala ampla, considerando conjuntamente as comunidades amostradas em nas três sub-regiões. As variáveis da paisagem sozinhas não contribuíram para explicar a diferença na composição de espécies entre as comunidades dessa sub-região.

Por esse motivo, a análise da partição da variância foi desenvolvida apenas para as comunidades de girinos da sub-região Miranda-Abobral. As variáveis ambientais com maior importância na composição de espécies dessa sub-região foram a porcentagem de vegetação nas margens da poça e a presença de peixes predadores, mas essas duas variáveis explicaram apenas 5% da variação na composição de espécies (Tabela 3; Figura 7). Em conjunto com as variáveis da paisagem, as variáveis ambientais, independentemente do espaço, explicaram 8% da variação na composição de espécies. Considerando a influência conjunta das variáveis ambientais e da estrutura espacial das poças (ambiente espacialmente estruturado) as variáveis ambientais locais contribuíram com 8% e as da paisagem com 5% de explicação da variação na composição de espécies (Figura 7). Dessa forma, 84% da diferença na composição de espécies não foi explicada nem pelo ambiente nem pela distância geográfica entre as poças (Figura 7).

Tabela 3 - Variáveis ambientais e preditores espaciais (PCNM) retidas pelo método *Forward Selection* e utilizadas na partição da variância com seus respectivos valores de significância. Valores ≤ 0,05 foram considerados como significativos.

Região analisada	Variáveis da poça (*p*)	Variáveis da paisagem (*p*)	Vetor da PCNM (*p*)
Nhecolândia	-	-	-
Miranda-Abobral	Vegetação total nas margens da poça (0,001) Presença de peixes predadores (0,007)	-	-
Porto Murtinho	-	-	-
Todas as sub-regiões	Vegetação total nas margens da poça (0,011) Presença de peixes predadores (0,007) Porcentagem de margem plana (0,023)	Presença de mata em um raio de 500m ao redor da poça (0,004)	Vetor 1 (0,001) Vetor 2 (0,001) Vetor 3 (0,038) Vetor 4 (0,039)

Em escala ampla, considerando conjuntamente as poças das três sub-regiões da bacia de inundação do rio Paraguai, detectamos fraca influência das variáveis ambientais locais, da paisagem e do espaço. A distância entre os ambientes explicou apenas 5% e as três variáveis locais retidas pela *Forward Selection* (porcentagem de margem plana, porcentagem de vegetação total nas margens da poça e presença de peixes predadores) explicaram apenas 3% da diferença na composição de espécies (Tabela 3 e Figura 7). A única variável da paisagem retida pela análise, presença de mata ao redor da poça, não explicou a diferença na composição de espécies e as variáveis do ambiente local em conjunto com as de paisagem explicaram apenas 1% da diferença na composição entre as poças (Tabela 3; Figura 7). As variáveis ambientais locais e da paisagem em conjunto com as variáveis espaciais contribuíram cada uma com 1% da diferença na composição de espécies, restando 89% de variação não explicada (Figura 7).

As metacomunidades de girinos das três sub-regiões apresentaram diferentes estruturas, mas duas delas relacionadas a processos de filtragem ambiental. A de Miranda-Abobral apresentou estrutura aninhada com perda de espécies agrupada, e as variáveis ambientais formando o gradiente responsável por essa estrutura foram a porcentagem de vegetação nas margens da poça e a distância mínima até um habitat florestado mais próximo (Tabelas 4 e 5; Figura 8). A metacomunidade de girinos da Nhecolândia apresentou estrutura quasi-aninhada com perda de espécies agrupada, e as variáveis porcentagem de margem plana e área formaram o gradiente ambiental que estrutura essa metacomunidade (Tabelas 4 e 5; Figura 8). Já em Porto Murtinho a metacomunidade não apresentou coerência, apresentando estrutura aleatória (Tabela 4; Figura 8).

Em escala ampla, considerando todas as poças amostradas nas três sub-regiões do Pantanal analisadas, detectamos uma estrutura quasi-Clementsoniana (Tabela 4; Figura 8). As variáveis ambientais que formaram o gradiente responsável por essa estrutura foram a presença de peixes predadores, a porcentagem de margem plana e de vegetação nas margens da poça (Tabela 5; Figura 8).

Tabela 4 - Resultado da análise de estrutura de metacomunidades em escala restrita e em escala ampla. Valores de Z-score e de significância (p) para Coerência e Substituição de Espécies e o índice de Morisita (i) com sua significância (p) para avaliação dos Limites de distribuição de espécies.

Região analisada	**Número de corpos d'água**	**Coerência**		**Substituição de espécies**		**Limites de distribuição**		**Estrutura**
		Z	p	Z	p	i	p	
Nhecolândia	21	**4,7**	**<0,001**	0,10	0,9	**1,41**	**0,01**	Quasi-aninhada com perda de espécies agrupada
Miranda-Abobral	26	**2,02**	**0,04**	**2,7**	**0,005**	**1,42**	**0,004**	Aninhada com perda de espécies agrupada
Porto Murtinho	28	1,77	0,07	-	-	-	-	Aleatória
Escala ampla (três sub-regiões)	75	**6,78**	**<0,001**	-0,77	0.43	**2.13**	**0**	Quasi-Clementsoniana

Tabela 5 - Variáveis ambientais formando o gradiente estruturando as metacomunidades em escala restrita e ampla. Valores de significância (Z-score) e efeito independente da variável para a estrutura da metacomunidade (I).

Região analisada	Variável	Z-score	I
Nhecolândia	Área	2,81	0,23
	Porcentagem de margem plana	2,32	0,30
Miranda-Abobral	Porcentagem de vegetação nas margens da poça	7,47	0,38
	Distância minima até o habitat florestado mais próximo	3,96	0,21
Porto Murtinho	-	-	-
Escala ampla (três sub-regiões)	Porcentagem de vegetação nas margens da poça	2	0,05
	Porcentagem de margem plana	3,64	0,07
	Presença de peixes predadores	6,31	0,13

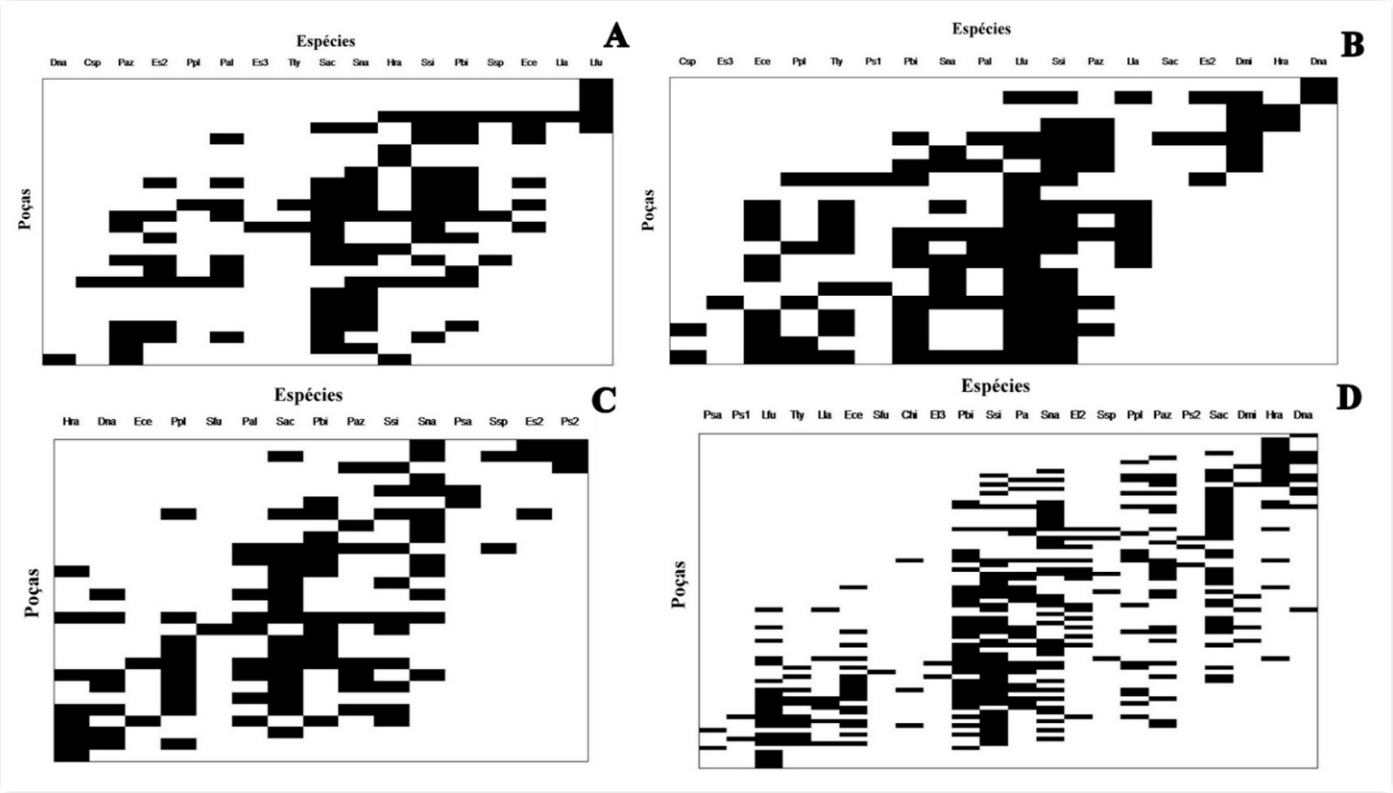


Figura 8- Ordenação da ocorrência das espécies por poça em cada sub-região e em escala ampla. Espaços preenchidos em preto representam a presença das espécies e em branco as ausências. A) Miranda-Abobral, B) Nhecolândia, C) Porto Murtinho, D) Escala ampla. Ssi: *Scinax similis*, Sna: *Scinax nasicus*, Sfu*: Scinax fuscomarginatus*, Sac: *Scinax acuminatus*, Paz: *Phyllomedusa azurea*, Ppl: *Pseudis platensis*, Dna: *Dendropsophus nanus*, Dmi: *Dendropsophus minutus*, Hra: *Hypsiboas raniceps*, Tty: *Trachycephalus typhonius*, Pal: *Physalaemus albonotatus*, Pbi: *Physalaemus biligonigerus*, Lfu: *Leptodactylus fuscus*, Lla: *Leptodactylus latrans*, Ece: *Elachistocleis cesarii*, El2: *Elachistocleis* sp. 2, El3: *Elachistocleis* sp. *3*, Dmu*: Dermatonotus muelleri,* Chi*: Chiasmocleis* sp.*,* Ps1: *Pseudopaludicola* sp. 1, Ps2: *Pseudopaludicola* sp.

4. DISCUSSÃO

A importância relativa de processos ambientais e espaciais em uma comunidade pode ser influenciada pela escala espacial, pelo tipo de hábitat e pelo tamanho e tipo de dispersão (passiva ou ativa) do organismo, sendo o tipo de dispersão o determinante mais importante (COTTENIE, 2005). A limitação da dispersão impede que as espécies alcancem habitats adequados a colonização (LEIBOLD et al., 2004), de modo que em escalas amplas seja observada maior influência de processos espaciais na estrutura das comunidades, enquanto em escalas restritas há uma tendência à maior influência das variáveis ambientais (COTTENIE, 2005; MEYNARD et al. 2013; GONÇALVES-SOUZA et al., 2014).

As metacomunidades de girinos do Pantanal corroboram parcialmente essas relações entre processos e escalas espaciais. Apenas em escala ampla detectamos pequena influência da distância entre os corpos d'água sobre a composição das comunidades de girinos, além de uma ainda mais fraca influência das variáveis do habitat local e da paisagem. Entretanto, ao contrário do esperado, em escala restrita os processos ambientais, determinados pela influência relativa das variáveis ambientais sobre a composição de espécies, tiveram fraca influência apenas na metacomunidade da sub-região de Miranda-Abobral. Apesar de não significativos, os processos relacionados as variáveis da paisagem e do espaço contribuíram, juntamente com as variáveis do habitat local, para uma maior proporção de explicação da variação na composição de espécies nessa metacomunidade. Isso indica que as variáveis ambientais locais, que estão exercendo fraca influência sobre a metacomunidade de girinos, estão correlacionadas com as da paisagem e com a estrutura espacial das poças.

Não há ainda um consenso sobre a influência relativa de processos ambientais, nicho-orientados, e de processos espaciais na estrutura de comunidades de anuros (e.g., PARRIS, 2004; IOP et al., 2012; PROVETE et al., 2014). A maioria dos estudos, desenvolvidos em escala restrita em diferentes tipos de ambiente (floresta e áreas abertas, poças e riachos), detectou maior influência de variáveis ambientais (p. ex., profundidade, área, hidroperíodo, presença e porcentagem de vegetação nas margens) que do espaço (PARRIS, 2004; IOP et al., 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014; ALMEIDA et al., 2015). Em uma área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil, Provete et al. (2014) detectaram que processos ambientais e espaciais contribuíram de forma semelhante para a composição de comunidades de girinos de poças. Entretanto a maior parte do efeito do espaço se deve ao fato das variáveis ambientais terem sido espacialmente estruturadas (PROVETE et al., 2014), reforçando assim a influência de processos ambientais na composição de comunidades de anuros. Contrariando esses resultados,

dois estudos mais recentes desenvolvidos com anuros adultos em poças no Cerrado central (MELO et al., 2014) e na Nhecolândia (DELATORRE et al., 2015), uma das sub-regiões do Pantanal amostradas neste estudo, detectaram que as metacomunidades analisadas podem estar sob a influência de processos estocásticos.

Do mesmo modo que no Pantanal da Nhecolândia (DELATORRE et al., 2015) e no Cerrado (MELO et al., 2014), a fraca relação com as variáveis ambientais e espaciais nas metacomunidades de girinos do Pantanal, tanto em escala restrita quanto ampla, demonstram ausência de efeito de processos nicho-orientados e de processos espaciais, indicando que processos estocásticos podem estar influenciando a composição de espécies. No presente estudo, como observado por Delatorre et al. (2015), o pulso de inundação parece ter um efeito dominante, facilitando a dispersão dos anuros.

A ausência de limitação à dispersão, inferida no Pantanal (DELATORRE et al., 2015; presente estudo) pela nula ou baixa influência de processos espaciais, proporciona às espécies ampla oportunidade de seleção de habitat (LEIBOLD et al., 2004; COTTENIE, 2005). Desse modo seria esperado que os componentes ambientais tivessem forte influência sobre as comunidades. Em poças interconectadas, Cottenie et al. (2003) observaram forte efeito ambiental local estruturando as comunidades de zooplâncton tendo em vista a grande dispersão dos organismos e consequente alta possibilidade de seleção de habitat. No entanto, isso não foi detectado para anuros adultos (DELATORRE et al., 2015) nem para girinos (presente estudo) no Pantanal onde as variáveis ambientais, tanto do habitat quanto da paisagem, tiveram nula ou fraca influência sobre a composição de espécies mesmo sob ausência de efeito espacial. Esse resultado, a princípio contraditório, pode ser explicado pela história natural das espécies. A grande maioria dos estudos desenvolvidos até agora não consideram aspectos da história natural das espécies, os quais podem ter efeito determinante no sucesso dos eventos de dispersão. Diferentes atributos de história natural, como territorialidade e proporção de espécies com estratégia reprodutiva explosiva e prolongada, podem ser importantes para compreender como as comunidades de anuros são estruturadas (MELO et al., 2014). A maioria das espécies de anuros registradas nas sub-regiões amostradas apresenta padrão de reprodução explosivo e modos reprodutivos generalizados (ovos aquáticos depositados em corpo d'água lêntico, com girinos exotróficos) ou adaptados à dessecação (e.g., ninhos subterrâneos ou em espuma) (PRADO et al., 2005). Essas características resultam em baixo requerimento de habitat pelas espécies, o que possibilita reproduzirem com sucesso em uma faixa mais ampla de tipos de corpos d'água. Adicionalmente essas características são típicas de espécies associadas a

formações vegetais abertas e que possuem ampla distribuição espacial (DUELLMAN, 1999; SANTOS et al., 2007; SILVA; ROSSA-FERES, 2011) e toleram inclusive alterações antropogênicas no habitat (DUELLMAN, 1999). Em habitats que flutuam em qualidade, como as poças do Pantanal, a probabilidade de encontrar condições favoráveis declina com a especialização ecológica (JOCQUE et al., 2010). Essas características biológicas das espécies, aliadas a grande homogeneidade estrutural das poças no Pantanal, aumentam as chances de sucesso reprodutivo após a dispersão, já que as exigências de requerimentos de habitat são baixas, explicando o padrão de colonização imprevisível detectado por Delatorre et al. (2015).

De forma geral, os padrões de estrutura de metacomunidades detectados corresponderam aos processos evidenciados como responsáveis por essas estruturas. Miranda-Abobral foi a única sub-região apresentando estrutura aninhada, o que corresponde a influência relativa de processos ambientais detectado apenas nessa sub-região. As estruturas quasi-aninhada e aleatória, detectadas nas metacomunidades de girinos da Nhecolândia e de Porto Murtinho são coerentes com a ausência de processos ambientais ou espaciais estruturando essas metacomunidades. Por fim, em escala ampla, a quasi-estrutura Clementsoniana corresponde à fraca, mas significativa influência de processos ambientais e espaciais registrada nessa escala espacial.

Estruturas aninhadas são caracterizadas pela pequena taxa de substituição de espécies, com algumas espécies apresentando distribuições restritas e outras amplamente distribuídas ao longo do gradiente ambiental (PRESLEY et al., 2010). Isso forma um padrão previsível de perda de espécies entre locais, de modo que a composição de espécies de algumas comunidades representa subconjuntos das comunidades com maior riqueza de espécies (PRESLEY et al., 2010). A estrutura quasi-aninhada da metacomunidade de girinos da Nhecolândia evidencia um padrão no qual as espécies estão distribuídas mais amplamente ao longo do gradiente ambiental do que na metacomunidade de Miranda-Abobral, que apresentou estrutura aninhada. Os gradientes estruturando essas metacomunidades também foram diferentes: porcentagem de vegetação nas margens da poça e a distância até o habitat florestado mais próximo em Miranda-Abobral e área e porcentagem do perímetro da poça constituído por margem plana na Nhecolândia. Dessa forma, apesar da sazonalidade e do provável efeito homogeneizador do pulso de inundação serem provavelmente os fatores preponderantes na estruturação das metacomunidades de girinos no Pantanal, aparentemente as variáveis ambientais tem influência em escala restrita e algumas delas podem ter maior impacto sobre a distribuição das espécies

que outras. Isso explicaria o fato de apenas na metacomunidade de Miranda-Abobral, que apresentou estrutura aninhada, tenha sido detectada a influência de processos ambientais.

Uma estrutura aleatória, como a detectada na metacomunidade de Porto Murtinho, pode ser explicada por cada espécie nessa sub-região responder a um gradiente ambiental diferente ou por falhas na amostragem (PRESLEY et al., 2010). Presley et al. (2010), ao descreverem metacomunidades aleatórias chamam a atenção ao fraco poder estatístico da maioria dos estudos que detectaram essa estrutura, como consequência de amostragens insuficientes, que registraram menos de sete espécies, poucos sítios amostrais ou ambos os fatores. Em nosso estudo registramos girinos de 15 espécies de anuros em 28 poças, indicando que provavelmente esse é um padrão real para essa metacomunidade. A sub-região de Porto Murtinho, inserida na ecorregião do Chaco, possui características fitofisiográficas distintas em relação ao restante do Pantanal (e.g. maior presença de vegetação caducifólia e espinescente, solos salinos; Prado et al., 1992). A região de amostragem desse estudo em Porto Murtinho abrangeu uma zona de transição entre o Chaco e o Pantanal típico, deste modo as espécies coletadas podem estar respondendo de diferentes formas ao gradiente ambiental formado por essa transição, o que explicaria a estrutura aleatória encontrada.

A estrutura quasi-Clementsoniana detectada em escala ampla indica uma pequena variação das características ambientais ao longo do gradiente em comparação com a largura do nicho das espécies, com a maioria delas ocupando a maior parte do gradiente ambiental (PRESLEY et al. 2010). Apesar dessa característica a estrutura quasi-Clementsoniana é resultante de grande substituição de espécies em comparação com a estrutura quasi-aninhada. A mudança para uma estrutura com substituições completas de espécies em escala ampla era esperada, mesmo em localidades de uma mesma região biogeográfica, tendo em vista a grande distância entre as sub-regiões, que possuem *pool* de espécies e características fisiográficas diferenciadas (PRADO et al., 1992; SILVA; ABDON, 1998). As variáveis associadas ao gradiente ambiental formando essa estrutura (presença de peixes predadores, porcentagem de margem plana e de vegetação nas margens da poça) foram as mesmas encontradas ao avaliar a influência relativa dos processos ambientais e espaciais nessa escala espacial. Esse resultado é muito interessante e reforça a indicação de Meynard et al. (2013) que o uso conjunto das análises de padrões de estrutura (PRESLEY et al., 2010) e dos processos subjacentes (BORCARD et al., 1992; LEGENDRE et al., 2005) aumenta a segurança na interpretação dos resultados e possibilita acessar tanto o papel da dispersão quanto dos diferentes filtros ambientais que podem estar atuando na estruturação das comunidades.

A fraca influência de processos ambientais na composição das comunidades de girinos e os gradientes ambientais associados as estruturas das metacomunidades no Pantanal foram determinados por quatro variáveis do habitat e uma da paisagem, conhecidas por influenciar a composição e riqueza de espécies de anuros em poças e riachos em diversos tipos de formação vegetal (PARRIS, 2004; ETEROVICK; BARATA, 2006; SANTOS et al., 2007; WERNER et al., 2007; IOP et al., 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). A área das poças que formou o gradiente ambiental associado a estrutura quasi-aninhada da metacomunidade da Nhecolândia, influencia a composição de espécies através de variações na oferta de habitat para girinos (WELLBORN et al., 1996; LACK 1976; PRADO et al., 2009), e de áreas de margem utilizadas como sítio de vocalização e reprodução pelos adultos. Além disso, essa variável geralmente é colinear com a profundidade e está associada com o grau de permanência das poças (SANTOS et al., 2007; BOTH et al., 2009). A área pode ter influenciando a estrutura da metacomunidade de girinos apenas na Nhecolândia porque, nessa localidade, as amostragens incluíram poças de grandes dimensões, típicas dessa sub-região. A maior poça amostrada na Nhecolândia (3364 m^2) tem o dobro da área da maior poça amostrada em Miranda-Abobral (1080 m^2) e quase quatro vezes o tamanho da maior poça amostrada em Porto Murtinho (939 m^2). Delatorre et al. (2015), nesta mesma sub-região, amostrou poças com área variando de 100 a 54.317 m^2, e não encontrou efeito da área e da profundidade sobre a composição de adultos. Esses resultados aparentemente contraditórios podem estar refletindo diferenças na metodologia de amostragem. A combinação de encontros visuais e auditivos, comumente empregado para amostragem de anuros e utilizado por Delatorre et al. (2015), registra todos os indivíduos vocalizando ou visualizados no corpo d'água. Como nem todos os adultos registrados em poças se reproduzem nelas (SANTOS et al. 2007), a combinação desses métodos pode estar refletindo o uso de habitat apenas para forrageamento. Nesse último caso as variáveis ambientais registradas para adultos provavelmente não tem influência sobre a ocorrência dos girinos, explicando os diferentes efeitos da área da poça sobre a composição de espécies em comunidades de girinos (presente estudo) e de adultos (DELATORRE et al., 2015).

A porcentagem de vegetação nas margens da poça e a presença de peixes predadores influenciaram a composição de espécies em escala ampla e na sub-região de Miranda-Abobral, sendo as responsáveis tanto pelos processos ambientais quanto pelo gradiente associado à estrutura das metacomunidades. A presença de peixes predadores tem reconhecida influência na composição, riqueza e distribuição de girinos em regiões tropicais (HERO et al., 1998; AZEVEDO-RAMOS, 1999; BOTH et al., 2009; BOTH et al., 2011) e temperadas (HOPEY;

PETRANKA, 1994; WERNER; MCPEEK, 1994; WERNER et al., 2007). Essa variável está associada com o grau de permanência da poça, sendo esperada a presença de peixes predadores em corpos d'água permanentes (WELLBORN et al., 1996). As espécies que apresentam comportamentos que possibilitam sua convivência com esses predadores (menor atividade, impalatabilidade, formação de cardumes) irão ocupar as poças permanentes e as demais ocuparão as poças temporárias, resultando em diferentes composições de espécies nesses dois tipos de poças (WELLBORN et al., 1996; SKELLY, 1997). A vegetação nas margens da poça é importante por fornecer local para vocalização e desova para os anuros adultos, além de proporcionar proteção contra predadores (PARRIS; MCCARTHY, 1999; VASCONCELOS et al., 2009). Especificamente para girinos, a vegetação fornece abrigo contra predadores (KOPP et al., 2006), especialmente para girinos nectônicos em corpos d'água permanentes com presença de peixes predadores (OLIVEIRA, 2008), estando entre as variáveis mais importantes para explicar a composição de espécies e abundância de girinos (BOTH et al., 2009).

A porcentagem de margem plana foi uma das variáveis ambientais responsáveis pelos processos ambientais estruturadores das metacomunidades de girinos em escala ampla, e também constituiu o gradiente associado à estrutura quasi-aninhada da metacomunidade da sub-região da Nhecolândia e pela estrutura quasi-Clementsoniana detectada em escala ampla. É a primeira vez que a influência dessa variável é detectada na estruturação de comunidades de girinos. Hipotetizamos que uma maior porcentagem de margem plana no perímetro da poça proporcione uma maior área para estabelecimento de sítio de vocalização e de desova para espécies terrícolas, que representaram 52% do total de espécies registradas. Essa variável deve ser importante especialmente para as espécies que constroem ninhos subterrâneos e dependem do alagamento da área para os girinos aquáticos se desenvolverem (e.g., *Leptodactylus fuscus*; DOWNIE, 1984) e para espécies que se reproduzem em ambientes aquáticos rasos, como *Physalaemus albonotatus* e *Pseudopaludicola* spp. (PRADO et al., 2005).

Das variáveis da paisagem, a única que influenciou a composição de espécies foi a proximidade com fragmentos de mata, que compôs o gradiente responsável pela estrutura aninhada da metacomunidade de Miranda-Abobral. Fragmentos de mata tornam as paisagens mais permeáveis a dispersão dos anuros e melhoram as condições de habitat, promovendo sombreamento, temperaturas moderadas e umidade (HERMANN et al., 2005; BUSKIRK, 2005; OTTO et al., 2007). Em áreas abertas está associada ao fornecimento de área de forrageamento e abrigo contra dessecação e predadores (SILVA; ROSSA-FERES, 2007; SILVA et al., 2011), o que pode ser particularmente importante na região amostrada que

apresenta predomínio de fitofisionomias abertas e passa por períodos de seca intensos (JUNK et al., 2011). Silva et al. (2011) detectaram que a abundância populacional de anuros adultos foi maior em poças próximas do que nas distantes de fragmentos florestais. Assim, uma provável explicação para a estrutura aninhada detectada nessa sub-região é que espécies mais sensíveis à dessecação ocorreram em poças próximas a fragmentos de mata, enquanto grupos de espécies menos sensíveis à umidade podem ocorrer em todas as poças.

A diferença nas variáveis que influenciaram a composição de espécies em escala local e em escala ampla, tanto na análise de processos quanto de padrões de estrutura de metacomunidades, indica que ao realizar uma análise em escala local estamos captando processos mais sistema-específicos. Quando aumentamos a escala espacial e, portanto, a diversidade beta (BARTON et al., 2013), revelamos a influência de variáveis ambientais e gradientes que estão determinando processos não captados em análises separadas em escalas restritas. Isso pode explicar o fato que apenas a metacomunidade de Miranda-Abobral esteve sob a influência de processos ambientais e apresentou uma estrutura aninhada significativa (e não uma quasi-estrutura). A porcentagem de vegetação nas margens da poça e a distância até o habitat florestado mais próximo são, provavelmente, as responsáveis pelos gradientes ambientais que determinaram a estrutura dessa metacomunidade. Entretanto, como detectado para os adultos (DELATORRE et al., 2015), a inundação sazonal parece ser o processo responsável pela pequena influência dos componentes espaciais na composição de espécies. A bacia de inundação do rio Paraguai passa por períodos de cheia com duração de dois a quatro meses por ano, nos quais a profundidade da água atinge cerca de um metro (JUNK et al., 2011; Figura 9).

Figura 9 - Visão aérea da região amostrada no Pantanal de Miranda-Abobral nos períodos de seca (foto da esquerda) e cheia (foto da direita). Foto cedida pela Fazenda São Bento.

Esse processo conecta os corpos d'água podendo facilitar processos de dispersão (ativos e passivos) e migração de girinos e adultos. Dessa forma, acreditamos que o pulso de inundação

tem um efeito dominante na distribuição das espécies (DELATORRE et al., 2015; presente estudo), minimizando as diferenças sistema-específicas e explicando a fraca influência do ambiente detectada em escala ampla e na metacomunidade de girinos de Miranda-Abobral.

O processo de inundação também vem sendo apontado como responsável pela homogeneização e redução da variabilidade espacial em estudos com organismos exclusivamente aquáticos, como zooplâncton e peixes (THOMAZ et al., 2007; GOMES et al., 2012; BOZELLI et al., 2015). Entretanto, poucos estudos têm abordado como ocorre e qual a habilidade de dispersão e migração dos anuros, que tem uma fase adulta terrestre e uma larval aquática. Alguns dados anedóticos (e.g., NOMURA, 2003; LLEWELYN et al., 2010) indicam que espécies de áreas abertas tem maior habilidade de dispersão que as de ambientes florestados. Semlitsch (2008) revisou os dados existentes sobre comportamento, ecologia e evolução do deslocamento de anfíbios que se reproduzem em poças. Segundo o autor, a migração e dispersão podem ocorrer de locais onde eles passam as fases não reprodutivas para locais onde eles irão se reproduzir, e frequentemente são desencadeadas por chuvas noturnas que tornam o movimento terrestre propício para organismos propensos à dessecação como os anuros. Não existem trabalhos que analisem a dispersão de anuros em regiões sazonalmente inundáveis, entretanto, tendo em vista o que se conhece a respeito de migração de anuros hipotetizamos que, devido a dependência de umidade, o alagamento sazonal deve atuar como um facilitador da dispersão e migração dos anuros nesse ambiente. Essa facilitação pode, ao longo do tempo, anular uma possível influência da distância espacial na estrutura das comunidades.

A pequena influência das variáveis ambientais, a ausência de efeito da distância entre as poças e as quasi-estruturas encontradas corroboram os resultados obtidos com anuros adultos no Pantanal da Nhecolândia (DELATORRE et al., 2015). Entretanto, o esperado favorecimento de processos de seleção de habitat não foi detectado nem no nosso estudo nem no de Delatorre et al. (2015). Aqui, explicamos a fraca influência do ambiente como consequência do ambiente sazonal com predomínio de fitofisionomias abertas, com corpos d'água estruturalmente muito semelhantes, e das características biológicas do *pool* de espécies do Pantanal. A maioria das espécies tem modos reprodutivos generalizados ou adaptados à dessecação (HADDAD; PRADO, 2005), o que as torna habitat-generalistas, podendo colonizar poças com diferentes características estruturais.

Nesse estudo, foram amostrados girinos em três sub-regiões de uma região biogeográfica com características fisiográficas (solo, relevo, hidrologia, vegetação) diferentes

(SILVA; ABDON, 1998; PRADO et al., 1992) e foram detectados padrões e processos similares, relacionados a fraca influência de variáveis ambientais, estruturando essas metacomunidades. Quanto aos processos houve pouca ou nenhuma influência ambiental e espacial em todas as sub-regiões analisadas, apenas Miranda-Abobral apresentou um componente ambiental significativo e este foi baixo (5%). As estruturas de metacomunidade analisadas também foram semelhantes, com exceção de Porto Murtinho que apresentou uma estrutura aleatória, o que já era esperado para esta sub-região como discutido anteriormente. Miranda-Abobral e Nhecolândia apresentaram respectivamente estruturas aninhada e quase-aninhada, ambas com perda de espécies agrupada. Esse resultado indica que a única diferença entre essas sub-regiões é uma maior força ambiental estruturando a metacomunidade de Miranda-Abobral, fato corroborado pelo resultado da análise dos processos. Essa similaridade pode ter ocorrido devido à forte influência do pulso de inundação na estruturação das comunidades de girinos. Sugerimos, portanto, que outras regiões biogeográficas com maiores diferenças sistema específicas e sem um forte fator estruturador geral, possam não seguir o padrão encontrado nesse estudo.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ao detectar fraca ou nula influência ambiental e espacial em metacomunidades de girinos no Pantanal, tanto nas três sub-regiões quanto em escala ampla, resultado confirmado pelos padrões de estrutura de metacomunidades detectados, nossos resultados reforçam a forte influência da sazonalidade e do processo de inundação na estrutura das comunidades de girinos no Pantanal. Adicionalmente, encontramos evidências que contribuem para compreender a ausência de seleção de habitat, em um sistema onde a dispersão é facilitada. A grande proporção de espécies habitat-generalistas, com nichos amplos e pequenos requerimentos de habitat, padrão de reprodução explosivo e modos reprodutivos generalizados ou adaptados à dessecação, parece garantir o sucesso dessa dinâmica de dispersão aparentemente massiva e aleatória.

REFERÊNCIAS

ALMEIDA, A. P.; DE JESUS RODRIGUES, D.; GAREY, M. V.; MENIN, M. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche-based and neutral processes. **Hydrobiologia**, v. 745, n. 1, p. 123-135, 2015.

ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32-46, 2001.

AZEVEDO-RAMOS, C.; MAGNUSSON, W. E.; BAYLISS, P. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in central Amazonia. **Copeia**, p. 22-33, 1999.

BARTON, P. S.; CUNNINGHAM, S. A.; MANNING, A. D.; GIBB, H.; LINDENMAYER, D. B.; DIDHAM, R. K. The spatial scaling of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 639-647, 2013.

BAZZO, J. C.; FREITAS, D. A. F.; SILVA, M. L. N.; CARDOS, E. L.; SANTOS, S. A. Aspectos geofísicos e ambientais do pantanal da Nhecolândia. **Revista de Geografia (Recife)**, v. 29, n. 1, p. 141-161, 2012.

BEJA, P.; ALCAZAR, R. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. **Biological Conservation,** v. 114, n. 3, p. 317-326, 2003.

BELL, G. Neutral macroecology. **Science**, v. 293, n. 5539, p. 2413-2418, 2001.

BLANCHET, F. G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623-2632, 2008.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbourmatrices. **Ecological Modelling**, v. 153, n. 1, p. 51-68, 2002.

BORCARD, D.; LEGENDRE, P; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 1045-1055, 1992.

BOTH, C.; CECHIN, S. Z.; MELO, A. S.; HARTZ, S. M. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? **Austral ecology**, v. 36, n. 5, p. 530-536, 2011.

BOTH, C.; SOLÉ, M.; DOS SANTOS, T. G.; CECHIN, S. Z. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 624, n. 1, p. 125-138, 2009.

BOZELLI, R. L.; THOMAZ, S. M.; PADIAL, A. A.; LOPES, P. M.; BINI, L. M. Floods decrease zooplankton beta diversity and environmental heterogeneity in an Amazonian floodplain system. **Hydrobiologia**, v. 753, n. 1, p. 233-241, 2015.

BUSKIRK, J. V. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. **Ecology**, v. 86, n. 7, p. 1936-1947, 2005.

CHANG, L. W.; ZELENÝ, D.; LI, C. F.; CHIU, S. T.; HSIEH, C. F. Better environmental data may reverse conclusions about niche-and dispersal-based processes in community assembly. **Ecology**, v. 94, n. 10, p. 2145-2151, 2013.

CHEVAN A.; SUTHERLAND M. Hierarchical Partitioning. **The American Statistician**, v. 45, p. 90–96, 1991.

COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology letters**, v. 8, n. 11, p. 1175-1182, 2005.

COTTENIE, K.; MICHELS, E.; NUYTTEN, N.; DE MEESTER, L. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. **Ecology**, v. 84, n. 4, p. 991-1000, 2003.

DALLAS, T. (2015). metacom: Analysis of the "Elements of Metacommunity Structure". R package version 1.4.3. http://CRAN.R-project.org/package=metacom

DELATORRE, M.; CUNHA, N.; RAIZER, J.; FERREIRA, V. L. Evidence of stochasticity driving anuran metacommunity structure in the Pantanal wetlands. **Freshwater Biology**, 2015.

DOWNIE, J. R. How *Leptodactylus fuscus* tadpoles make foam, and why. **Copeia**, p. 778-780, 1984.

DRAY, S. (2013). spacemakeR: Spatial modelling. R package version 0.0-5/r113. http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/

DRAY, S.; LEGENDRE, P.; BLANCHET, G. (2013). packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-8/r109. http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/

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

ETEROVICK, P. C.; BARATA, I. M. Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. **Herpetologica**, v. 62, n. 4, p. 365-377, 2006.

ETEROVICK, P. C.; SAZIMA, I. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. **Amphibia-Reptilia**, v. 21, n. 4, p. 439-461, 2000.

FREITAS, T. G; DE SOUZA, C. S.; AOKI, C.; ARAKAKI, L. M. M.; STEFANELLO, T. H.; SARTORI, Â. L. B.; SIGRIST, M. R. Flora of Brazilian humid Chaco: Composition and reproductive phenology. **Check List**, v. 9, n. 5, p. 973-979, 2013.

GOMES, L. C.; BULLA, C. K.; AGOSTINHO, A. A.; VASCONCELOS, L. P.; MIRANDA, L. E. Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. **Hydrobiologia**, v. 685, n. 1, p. 97-107, 2012.

GONÇALVES-SOUZA, T.; ROMERO, G. Q.; COTTENIE, K. Metacommunity versus Biogeography: A Case Study of Two Groups of Neotropical Vegetation-Dwelling Arthropods. **PloS one**, v. 9, n. 12, p. e115137, 2014.

GORDO, M.; CAMPOS. Z. **Listagem dos anuros da Estaçgão Ecológica Nhumirim e arredores, Pantanal sul.** Embrapa Pantanal, 2003.

HEIBERGER M. R. (2015). HH: Statistical Analysis and Data Display: Heiberger and Holland. R package version 3.1-23. URL http://CRAN.R-project.org/package=HH

HERO, J.; GASCON, C.; MAGNUSSON, W. E. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. **Australian Journal of Ecology**, v. 23, n. 5, p. 474-482, 1998.

HIJMANS R. J.; CAMERON S. E.; PARRA J. L.; JONES P.G.; JARVIS A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, p. 1965–1978. 2005

HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M. A.; HOLT, R. D. **Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities**. University of Chicago Press, 2005.

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

HUBBELL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity biogeography**. New Jersey, USA: Princeton University Press, Princeton, 2001.

HUTCHINSON, G. E. Cold spring harbor symposium on quantitative biology. **Concluding remarks**, v. 22, p. 415-427, 1957.

IOP, S.; CALDART, V. M.; DOS SANTOS, T. G.; CECHIN, S. Z. What is the role of heterogeneity and spatial autocorrelation of ponds in the organization of frog communities in southern Brazil. **Zoological Studies**, v. 51, n. 7, p. 1094-1104, 2012

JOCQUE, M.; FIELD, R.; BRENDONCK, L.; DE MEESTER, L. Climatic control of dispersal ecological specialization trade-offs: a metacommunity process at the heart of the latitudinal diversity gradient?. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 244-252, 2010.

JOLLIFFE, I. **Principal component analysis**. John Wiley & Sons, Ltd, 2002.

JONES, M. M.; TUOMISTO, H.; BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; CLARK, D. B.; OLIVAS, P. C. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. **Oecologia**, v. 155, n. 3, p. 593-604, 2008.

JUNK, W. J.; SILVA, C. J.; NUNES DA CUNHA, C.; WANTZEN, K.M. **The Pantanal: Ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland**. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers, 2011.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, n. 2, p. 157-164, 1992.

KOPP, K.; WACHLEVSKI, M.; ETEROVICK, P. C. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. **Canadian Journal of Zoology**, v. 84, n. 1, p. 136-140, 2006.

LACK, D. L. **Island biology**. Blackwell Scientific Publications, 1976.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 435-450, 2005.

LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 271-280, 2001.

LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237-250, 2002.

LLEWELYN, JOHN; PHILLIPS, B. L.; ALFORD, R. A.; SCHWARZKOPF, L.; SHINE, R. Locomotor performance in an invasive species: cane toads from the invasion front have greater endurance, but not speed, compared to conspecifics from a long-colonised area. **Oecologia**, v. 162, n. 2, p. 343-348, 2010.

LOGUE, J. B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H.; METACOMMUNITY WORKING GROUP.Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 9, p. 482-491, 2011.

MAC NALLY R. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: Further comments on retention of independent variables. **Biodiversity and Conservation**, v. 11, p. 1397–1401, 2002.

MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American naturalist**, p. 377-385, 1967.

MELO, M.; FAVA, F.; PINTO, H. B.; NOMURA, F. Are Assemblages of Aquatic-Breeding Anurans (Amphibia) Niches Structured or Neutral?. **Biotropica**, v. 46, n. 5, p. 608-614, 2014.

MEYNARD, C. N.; LAVERGNE, S., B., I.; GARRAUD, L., ES, J.; MOUQUET, N.; THUILLER, W. Disentangling the drivers of metacommunity structure across spatial scales. **Journal of biogeography**, v. 40, n. 8, p. 1560-1571, 2013.

MURPHY, Peter J. Context-dependent reproductive site choice in a Neotropical frog. **Behavioral Ecology**, v. 14, n. 5, p. 626-633, 2003.

NOMURA, F. **Ecologia Reprodutiva e Comportamento de Forrageio e Escavação de Dermatonotus muelleri (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae)**. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade Estadual de São Paulo, São Paulo, 2003.

OCHOA-OCHOA, L. M.; WHITTAKER, R. J. Spatial and temporal variation in amphibian metacommunity structure in Chiapas, Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, v. 30, n. 06, p. 537-549, 2014.

OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R; LEGENDRE, P; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P; STEVENS, M. H. H.; AGNER, H. W. Vegan: Community Ecology Package. [R package version 1.17-6] http://CRAN.R-project.org/package=vegan. 2011.

OLIVEIRA, T. M. **Uso de hábitat, micro-hábitat e coexistência com predadores em taxocenoses de girinos no noroeste paulista**. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade Estadual de São Paulo, São Paulo, 2008.

OTTO, C. R.; FORESTER, D. C.; SNODGRASS, J. W. Influences of wetland and landscape characteristics on the distribution of carpenter frogs. **Wetlands**, v. 27, n. 2, p. 261-269, 2007.

PARRIS, K. M. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. **Ecography**, v. 27, n. 3, p. 392-400, 2004.

PARRIS, K. M.; MCCARTHY, M. A. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? **Australian Journal of Ecology**, v. 24, n. 5, p. 495-502, 1999.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261-273, 2000.

POTT, A.; POTT, V. J. Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do Sul. in: COSTA, R. B. (Ed.). **Fragmentação Florestal e Alternativas de Desenvolvimento Rural na Região Centro-Oeste**. Campo Grande: Universidade Católica Don Bosco, 2003.

POTT, A.; POTT, V. J. Features and conservation of the Brazilian Pantanal wetland. **Wetlands Ecology and Management**, v. 12, n. 6, p. 547-552, 2004.

PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M.; HADDAD, C. F. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 2, p. 211-221, 2005.

PRADO, D. E.; GIBBS, P. E.; POTT, A.; POTT, V. J. The Chaco-Pantanal transition in southern Mato Grosso, Brazil. in: PROCTOR, J.; RATTER, J. A. (Eds.). **Nature and dynamics of forest-savanna boundaries**. London: Chapman & Hall, 1992.

PRADO, V. H. D.; FONSECA, M. G.; ALMEIDA, F. V. D.; JUNIOR, O. N.; ROSSA-FERES, D. D. C. Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. **South American Journal of Herpetology**, v. 4, n. 3, p. 275-285, 2009.

PRADO, V. H.; ROSSA-FERES, D. D. C. The influence of niche and neutral processes on a neotropical anuran metacommunity. **Austral Ecology**, v. 39, n. 5, p. 540-547, 2014.

PRESLEY, S. J.; HIGGINS, C. L.; WILLIG, M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, n. 6, p. 908-917, 2010.

PROVETE, D. B.; GONÇALVES-SOUZA, T.; GAREY, M. V.; MARTINS, I. A.; ROSSA-FERES, D. C. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia**, v. 734, n. 1, p. 69-79, 2014.

ROJAS-AHUMADA, D. P.; LANDEIRO, V. L.; MENIN, M. Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. **Austral Ecology**, v. 37, n. 8, p. 865-873, 2012.

SANTOS, T. G. D.; ROSSA-FERES, D. D. C.; CASATTI, L. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. **Iheringia: Série Zoologia,** v. 97, n. 1, p. 37-49, 2007.

SEMLITSCH, R. D. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. **Journal of wildlife management**, v. 72, n. 1, p. 260-267, 2008.

SHULSE, C. D.; SEMLITSCH, R. D.; TRAUTH, K. M.; WILLIAMS, A. D. Influences of design and landscape placement parameters on amphibian abundance in constructed wetlands. **Wetlands**, v. 30, n. 5, p. 915-928, 2010.

SILVA, F. D.; ROSSA-FERES, D. D. C. Uso de fragmentos florestais por anuros (Amphibia) de área aberta na região noroeste do Estado de São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 1-7, 2007.

SILVA, F. R.; CANDEIRA, C. P.; ROSSA-FERES, D. C. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. **Biodiversity and Conservation**, v. 21, n. 6, p. 1411-1424, 2012.

SILVA, F. R.; ROSSA-FERES, D. C. Influence of terrestrial habitat isolation on the diversity and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape. **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 03, p. 327-331, 2011.

SILVA, J. S. V.; DE MOURA ABDON, Myrian. Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. **Pesquisa agropecuária brasileira**, v. 33, n. 13, p. 1703-1711, 1998.

SILVA, R. A.; MARTINS, I. A.; ROSSA-FERES, D. C. Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. **Zoologia (Curitiba)**, v. 28, n. 5, p. 610-618, 2011.

SKELLY, D. K. Tadpole communities: pond permanence and predation are powerful forces shaping the structure of tadpole communities. **American Scientist**, v. 85, n. 1, p. 36-45, 1997.

SOUZA, F. L.; UETANABARO, M.; LANDGREF-FILHO, P.; PIATTI, L.; PRADO, C. Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. **Check List**, p. 470-475, 2010.

THOMAZ, S. M.; BINI, L. M.; BOZELLI, R. L. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. **Hydrobiologia**, v. 579, n. 1, p. 1-13, 2007.

TRIPLEHORN, C. A.; JOHNSON, N. F. **Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects**. Cole: Thomson Brooks, 2005.

VASCONCELOS, T. S.; ROSSA-FERES, D. C. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 137-150, 2005.

VASCONCELOS, T. S.; SANTOS, T. G.; ROSSA-FERES, D. C.; HADDAD, C. F. B. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, v. 87, n. 8, p. 699-707, 2009.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

VELLEND, M.; SRIVASTAVA, D. S.; ANDERSON, K. M.; BROWN, C. D.; JANKOWSKI, J. E.; KLEYNHANS, E. J.; KRAFT, N. J. B.; LETAW, A. D.; MACDONALD A. A. M.; MACLEAN J. E.; MYERS-SMITH, I. H.; NORRIS, A. R.; XUE X. Assessing the relative

importance of neutral stochasticity in ecological communities. **Oikos**, v. 123, n. 12, p. 1420-1430, 2014.

WALSH, C.; MAC NALLY, R. (2013). hier.part: Hierarchical Partitioning. R package version 1.0-4. http://CRAN.R-project.org/package=hier.part.

WELBORN, G. A.; SKELLY, D. K.; WERNER, E. E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual review of ecology and systematics**, p. 337-363, 1996.

WERNER, E. E.; MCPEEK, M. A. Direct and indirect effects of predators on two anuran species along an environmental gradient. **Ecology**, p. 1368-1382, 1994.

WERNER, E. E.; SKELLY, D. K.; RELYEA, R. A.; YUREWICZ, K. L. Amphibian species richness across environmental gradients. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1697-1712, 2007.

WOLD, S.; ESBENSEN, K.; GELADI, P. Principal component analysis. **Chemometrics and intelligent laboratory systems**, v. 2, n. 1, p. 37-52, 1987.

ZUUR A. F.; IENO E. N.; ELPHICK C. S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 1, p. 3–14, 2010.