



CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

Estrutura da comunidade de anfíbios do Parque Nacional da Serra da Bocaina, São Paulo, Brasil

Michel Varajão Garey

DOUTORADO



PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

2012

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
SÃO JOSÉ DO RIO PRETO – SP

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

Michel Varajão Garey

Estrutura da comunidade de anfíbios do Parque Nacional
da Serra da Bocaina, São Paulo, Brasil

Orientadora: Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa Feres

Co-orientador: Prof. Dr. Célio Fernando Baptista Haddad

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa
de Pós-Graduação em Biologia Animal do
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas
da Universidade Estadual Paulista “Julio de
Mesquita Filho” campus São José do Rio Preto

São José do Rio Preto-SP

2012

Garey, Michel Varajão.

Estrutura da comunidade de anfíbios do Parque Nacional da Serra da Bocaina, São Paulo, Brasil / Michel Varajão Garey. - São José do Rio Preto : [s.n.], 2012.

167 f. :12 il.; 30 cm.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa Feres

Coorientador: Célio Fernando Baptista Haddad

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Ecologia de comunidades. 3. Heterogeneidade ambiental. 4. Biodiversidade – Parque Nacional da Serra da Bocaina (SP). 5. Anfíbios. I. Rossa-Feres, Denise de Cerqueira. II. Haddad, Célio Fernando Baptista. III. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. IV. Título.

CDU – 597.6

Michel Varajão Garey

Estrutura da comunidade de anfíbios do Parque Nacional da Serra da Bocaina,
São Paulo, Brasil

Tese apresentada para obtenção do título de
Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa
de Pós-Graduação em Biologia Animal do
Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas
da Universidade Estadual Paulista “Julio de
Mesquita Filho” campus São José do Rio Preto

BANCA EXAMINADORA

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

UNESP/IBILCE – São José do Rio Preto

Orientadora

Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva: _____

UFSCAR - Sorocaba

Profa. Paula Cabral Eterovick: _____

PUC – Belo Horizonte

Dr. Mateus Ferrareze Feitosa: _____

UNESP/IBILCE - São José do Rio Preto

Prof. Dr. Ricardo Janini Sawaya: _____

UNIFESP – Diadema

São José do Rio Preto, 16 de março de 2012

Trabalho desenvolvido no Laboratório de Ecologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas de São José do Rio Preto, IBILCE/UNESP, e financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo – FAPESP (2001/13341-3; 2008/50575-1)

BANCA EXAMINADORA

Titulares:

Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa-Feres

UNESP/IBILCE – São José do Rio Preto-SP

Orientadora

Prof. Dr. Fernando Rodrigues da Silva

UFSCAR – Sorocaba-SP

Profa. Paula Cabral Eterovick

PUC – Belo Horizonte-MG

Dr. Mateus Ferrareze Feitosa

UNESP/IBILCE - São José do Rio Preto-SP

Prof. Dr. Ricardo Janini Sawaya

UNIFESP – Diadema-SP

Suplentes:

Dra. Mônica Ceneviva Bastos

UNESP/IBILCE – São José do Rio Preto-SP

Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior

UFG – Goiânia-GO

Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura

UFPR – Curitiba-PR

“Se você é capaz de tremer de indignação a cada vez que se comete uma injustiça no mundo, então somos companheiros”.

Ernesto Rafael Guevara de La Serna (Che Guevara)

Dedico esta tese aos meus amigos e a toda a minha família

Agradecimentos

Apesar da parte dos agradecimentos ser a mais simples de elaborar da tese, com certeza irei cometer alguns erros, e acabarei sendo injusto com algumas pessoas ao esquecer de mencioná-las (sem querer, logicamente), pois foram muitas as pessoas que passaram por minha vida nesses quatro anos em São José do Rio Preto. Gostaria de agradecer a todos por tornarem esses quatro anos doutorado inesquecíveis, em especial:

- Prof. Dra. **Denise de Cerqueira Rossa Feres** por tudo, por tudo mesmo!!! Obrigado por acreditar e depositar tanta confiança no meu trabalho. Agradeço por toda a amizade, paciência e oportunidades ao longo desses anos. Nesses quatro anos que se passaram de convivência eu aprendi muito com você, não só em relação à pesquisa, mas também sobre ética, respeito e a vida! Te admiro como pessoa e pesquisadora!
- Prof. Dr. **Célio F. B. Haddad**, pela co-orientação, pela dedicação com o meu trabalho e pelo apoio financeiro. Mesmo estando distante você me ajudou, apoiou e ensinou sobre a taxonomia, ecologia e história natural dos anfíbios. Durante os poucos dias que eu passei em Rio Claro aprendi muito com você. Muito obrigado!
- A todos os professores do nosso programa de Pós-Graduação em Ecologia Animal, por toda atenção e aprendizado. Em especial gostaria de agradecer a Prof. Dra. **Lilian Casatti** por todos os ensinamentos e ajuda nos momentos de dúvida. Ao Prof. Dr. **Gustavo Q. Romero**, por toda a influência no meu modo de pensar a ecologia e fazer ciência. Admiro muito vocês!
- Muitos ecólogos que me ajudaram a distância esclarecendo minhas dúvidas e dando sugestões no meu trabalho: Prof. Dr. **Ricardo J. Sawaya**, Prof. Dr. **Paulo De Marco**

Júnior, Prof. Dr. **Mauricio Moura**, Prof. Dr. **Nicholas J. Gotelli**, Dr. **Tiago S. Vasconcelos**, Prof. Dr. **Itamar A. Martins**, agradeço a todos por todos os ensinamentos.

- Ao Prof. Dr. **José P. Pombal Júnior** por toda atenção, colaboração e acesso a coleção de anfíbios do Museu Nacional.
- A toda a equipe do Parque Nacional da Serra da Bocaina!!! Muito obrigado por todo o apoio logístico, amizade e auxílio no trabalho de campo! Se não fosse a ajuda de vocês eu nunca teria conseguido fazer esta pesquisa!!! Em especial gostaria de agradecer ao Luizinho, Mara , Marcelinho, Seu Tadeu, Dalton, Francisco Livino, Zé Hélio, Dulce, todos os vigilantes, equipe prev-fogo e analistas!!! Muito obrigado!!!!
- A todos os meus amigos do programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, por todas as discussões ecológico-filosóficas regadas a muita cerveja! Em especial ao **Thiago Gonçalves Souza** (Toyoyo), **Diogo Borges Provete** (Dioguinho), **Fernando Rodrigues Silva** (Nandão), **Fabício Barreto Teresa** (Xibio), **Renato Mei Romero** (Baiano), **Mônica Ceneviva Bastos** (Moniquete), **Fernando Couto** (*in memoriam*), **Getulio Tanaka**, **Crasso Paulo Bosco Breviglieri** (Alemão), **Felipe Micali Nuvoloni** (Migué), **Gustavo Cauê O. Piccoli**, **Elizeu Barbosa de Castro** (Magrão), **Lucas B. Crivelari** (Curita) entre outros....
- A toda galera do Laboratório de Ecologia Animal, por todo o companheirismo, auxílio, paciência, ensinamentos, apoio no campo e trabalho em equipe! Tenho certeza que se não fosse com a ajuda de vocês este trabalho não seria o mesmo! Muito obrigado: **Vitor H. M. Prado**, **Fernando R. Silva**, **Thiago A. L. de Oliveira**, **Lucas B. Crivellari**, **Diogo B. Provete** (também pelas fotos da tese), **Ricardo A. Brassaloti**, **Rodolfo M. Pelinson**, **Tales Augusto**, **Rodrigo Silva** e o **Carlão E. Souza** (famoso faz tudo)! E claro, um

muito obrigado às meninas super poderosas espetaculares, que deixavam o ambiente de trabalho mais alegre, bonito e perfumado (no campo não é bem assim): **Lílian Sayuri Ouchi de Melo, Estela Rodrigues Pinto, Cássia S. Queiroz, Mainara J. Xavier, Verônica T. T. de Sousa, Heloisa J. Almeida** e a novata **Fabiane S. Annibale**, um beijo a todas!!!

- Um agradecimento especial aos meus amigos: **Fernando R. Silva, Diogo B. Provete e Thiago G. Souza, Fabrício B. Teresa e Renato M. Romero!** Nossas discussões me fizeram crescer e muito, aprendi muito com vocês, valeu galera!!! Espero nunca perder o contato com esses pesquisadores de grande capacidade!!!!
- A todos companheiros de república por aturar a minha presença, pelas cervejadas, almoços, conversas, amizade e principalmente paciência, valeu: **Rodrigo Zieri, Fernanda V. Almeida, Adriano Mondini, Fernanda Monteiro, Bianca Ceron, Laura, Fernando R. Silva, Diogo Provete, Thiago G. Souza** e ao agregado **Phill** (vulgo Felipe).
- A todos os meus amigos de Rio Preto, que me receberam tão bem. Confesso que me senti novamente na graduação!! Foram tantas viagens, cervejadas, futebol, festas, etc. Muito obrigado a todos, em especial: Nathalia (**kaiser**), Fernanda Castanheira (**ferzinha**), Fernanda Almeida (**ferzona**), Vivian (**vi**), Natalia Bianca (**martini**), Crasso (**alemão**), Rodrigo (**negão**), Marcela (**koshi**), Fernando (**nandão**), Lílian Sayuri (**Sá**), Inaiá (**ina**), Cauê (**barba ruiva**), Gustavo (**denti**), Felipe (**migué**), Renata (**japa**), Ligia Winter (**lili**) e Renato (**baiano**), Nadia (**dylan**)!
- Aos meus amigos de graduação (Biologia Unifal-MG, 2002/2005), por ser a melhor turma que existe, valeu Alfenas!!!! Meus grandes amigos que estão sempre ao meu lado,

mesmo morando a centenas de quilômetros! Bioloucos: **Giovana, Adriene, Cinthia, Fabrício, Júlio, Vália, Vivian, Taciana e William.**

- Aos meus grandes amigos: **Felipe Felix, Diogo C. Azevedo, César M. Scomparim, Túlio B. Castro, Rafael R. Machado, André Chammas e Rodolpho Rodrigues!!!**
- Meus pais **Rubens Garey** e **Mara R. C. V. Garey** (*in memoriam*), meus irmãos **Priscilla V. Garey, Marcel V. Garey** e **Rubens Garey Jr.**, meus sobrinhos **Betina** e **Flávio**, a minha madrastra **Nanci Rolim** e a todo restante da minha família, por todo o incentivo, carinho, amizade, compreensão, paciência e por sempre me apoiar em todas as decisões da minha vida! Apesar de você nunca entenderem o porque de se estudar sapo, vocês sempre me apoiaram!!! Muito obrigado, amo vocês!!!
- A FAPESP pela bolsa de doutorado (Processo n. 2008/50575-1);
- A todos os funcionários da sessão de Pós-Graduação e do Departamento de Zoologia e Botânica;
- Ao IBAMA-ICMBio pelas licenças de coleta (Processo n.14861-1; 14861-2; 14861-3);
- E por último, uma pessoa que nunca é a última na minha vida, na verdade ela é a primeira (ops, esqueci da Betina!!!) **Lilian Sayuri Ouchi de Melo!** Muito obrigado por todo o carinho, companheirismo, amizade, compreensão, ajuda e claro paciência, muita paciência nesses últimos meses!!! Essa não é sua maior virtude, mas dei muito motivo pra você perder a paciência, e você sempre aguentou firme ao meu lado!!! Nesses últimos meses você conseguiu fazer com que eu “segurasse a barra” e não ficasse louco de vez! Obrigado amor!!!!

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	9
Capítulo 1. Quais fatores afetam a distribuição espacial e sazonal em metacomunidades?	
Um estudo de caso com anfíbios anuros na Mata Atlântica	15
Resumo	16
Introdução	17
Metodologia	20
Resultados	26
Discussão	28
Conclusão	33
Agradecimentos	33
Referências bibliográficas	34
Tabelas	42
Figuras	50
Capítulo 2. Does Environmental Heterogeneity Predict the Diversity of Reproductive Modes in Atlantic Forest Ponds?	56
Abstract	57
Introduction	58
Methods	61
Results	64

Discussion	65
Conclusion	69
Acknowledgements	70
Literature cited	70
Tables	80
Figure Legends	87
Figures	88

Capítulo 3. Um forte sinal filogenético no canto de anúncio em uma metacomunidade de

anfíbios	93
-----------------	----

Resumo	94
--------	----

Introdução	95
------------	----

Metodologia	99
-------------	----

Resultados	104
------------	-----

Discussão	105
-----------	-----

Conclusões	109
------------	-----

Agradecimentos	109
----------------	-----

Referências bibliográficas	110
----------------------------	-----

Tabelas	116
---------	-----

Apêndice	120
----------	-----

Capítulo 4. Riqueza e diferença na composição das comunidades de anfíbios em Floresta

Ombrófila Densa na Mata Atlântica	121
--	-----

Resumo	122
--------	-----

Introdução	123
------------	-----

Metodologia	126
Resultado	132
Discussão	134
Conclusões	138
Agradecimentos	138
Referências bibliográficas	139
Tabelas	148
Figuras	152
Apêndice	155
CONSIDERAÇÕES FINAIS	164
ANEXO	166

RESUMO

O objetivo geral deste estudo foi analisar a diversidade e a estrutura da comunidade de anuros em área de Mata Atlântica no Parque Nacional da Serra da Bocaina. As questões abordadas neste trabalho estão organizadas em quatro capítulos: Capítulo 1, i) as espécies apresentam distribuição sazonal? ii) Quais os fatores climáticos que mais influenciam a distribuição temporal das espécies? iii) Ocorre uma sobreposição no uso do hábitat entre as espécies? iv) Há uma variação espécie-específica no uso do hábitat devido a diferenças na heterogeneidade ambiental?; Capítulo 2, i) Há uma diferença no número de modos reprodutivos entre áreas abertas e a floresta? ii) A diversidade de modos reprodutivos nos ambientes lênticos está relacionada à heterogeneidade ambiental?; Capítulo 3, i) Qual a importância relativa da filogenia e fatores ambientais nos parâmetros do canto dos anuros? ii) A sobreposição nos parâmetros do canto difere do esperado ao acaso em espécies que co-ocorrem?; Capítulo 4, i) As variáveis climáticas e a altitude são preditoras da riqueza nas comunidades de anfíbios em Floresta Ombrófila Densa? ii) Os fatores espaciais são mais importantes que os ambientais na diversidade beta? Para responder as questões dos três primeiros capítulos foram monitorados, mensalmente, ambientes lênticos, localizados entre 1300 e 1600 metros de altitude, tanto no interior de floresta quanto em áreas de campo de altitude. Para responder as perguntas do quarto capítulo foi elaborada uma base de dados secundária compilada de publicações científicas e coleções científicas. No primeiro capítulo observamos que a distribuição temporal das espécies foi sazonal, com maior agregação durante o período mais quente e chuvoso do ano. A variação temporal na riqueza foi relacionada positivamente com a distribuição das chuvas, entretanto as espécies responderam de maneira específica às variáveis climáticas. O padrão de distribuição espacial da riqueza foi influenciado principalmente pela heterogeneidade do corpo d'água. Quanto menor a quantidade

de vegetação no interior do corpo d'água maior foi a riqueza. Entretanto, a preferência dos anuros por um determinado hábitat variou de maneira específica. No segundo capítulo verificamos que na floresta há uma maior riqueza de anuros e maior número de modos reprodutivos em comparação com áreas de campo. Avaliando apenas os ambientes lênticos, verificamos que os corpos d'água localizados no interior da floresta possuem uma maior heterogeneidade ambiental e uma menor diversidade de modos reprodutivos, independentemente da riqueza de espécies. Evidenciando que no interior da floresta há uma tendência dos modos reprodutivos serem mais independentes da água, devido a maior disponibilidade de microhábitats úmidos utilizados como sítio de oviposição. No terceiro capítulo verificamos que há um forte sinal filogenético no canto dos anuros, ao passo que as características do habitat ou microhabitat tiveram pouca influência no canto, evidenciando que o canto é um atributo conservado ao longo da filogenia e com pouca plasticidade adaptativa ao ambiente. Além disso, verificamos que as espécies que co-ocorrem temporalmente não possuem necessariamente o canto mais dissimilar, porém as espécies que co-ocorrem espacialmente tendem a vocalizar de maneira mais dissimilar, corroborando a hipótese da partilha do espaço acústico. No quarto capítulo verificamos que o padrão de distribuição da riqueza não foi correlacionado com nenhuma das variáveis analisadas, indicando que nenhuma das variáveis medidas é boa preditora da distribuição da riqueza. A diversidade beta não foi explicada pelas variáveis climáticas e nem pela localização geográfica das localidades, porém registramos uma grande diferença na composição de espécies entre as comunidades, o que pode ser explicado pela grande taxa de endemismo existente na Mata Atlântica.

Palavras-chave: distribuição espacial e temporal; diversidade beta; heterogeneidade ambiental; metacomunidade; modos reprodutivos; riqueza; vocalização.

ABSTRACT

My aim in this study was to analyze the diversity and community structure of anurans from a Atlantic rain forest in Serra da Bocaina National Park. For the sake of clarity, I divided the addressed questions into four chapters: Chapter 1, (i) Does species distribution respond to seasonality? (ii) Which are the most important climatic factors influencing temporal distribution of species? (iii) Is there an overlap in habitat use?; (iv) Does species have unique response to environmental heterogeneity?; Chapter 2, (i) Is there a variation in the number of reproductive modes between forested areas and montane grasslands? (ii) Is the number of reproductive modes in lentic habitats associated with either water body heterogeneity?; Chapter 3, (i) What is the relative influence of phylogeny and environmental factors (habitat and microhabitat use) on call parameters of anurans? (ii) Do co-occurring species differ in call parameters than expected at random?; Chapter 4, (i) Do climatic variables and altitude predict amphibian richness in communities along the Atlantic rain forest? (ii) Are spatial factors more important than environmental factors in driving beta diversity? To address the questions of the three first chapters, I monitored monthly lentic environments in forested and open areas, between 1,300 and 1,600 m a.s.l. To address the questions of the fourth chapter, I compiled a database from primary literature and specimen records of museums. In the first chapter, I found that the temporal distribution of species was seasonal, with higher species density during the warm and wet period of the year. The temporal variation in species richness was positively related to rainfall. However, species responded in an idiosyncratic way to climatic variables. The pattern spatial distribution of species richness was mainly influenced by water body heterogeneity. Species richness was higher in environments with lower amounts of aquatic vegetation. However, habitat preference of anurans varied in a species-specific way. In the second chapter I found that water

bodies within forested environments were more heterogeneous, had higher species richness and number of reproductive modes, in comparison with montane grasslands. However, when I considered only lentic water bodies, it seems that highly heterogeneous habitats had lower diversity of reproductive modes, regardless of species richness. Thus, it seems that there is a tendency for the occurrence of water-independent reproductive modes within forested habitats, due to the higher availability of humid microhabitats used as oviposition sites. In the third chapter I found a strong phylogenetic signal in the advertisement call of anurans, whereas habitat and microhabitat features had little influence on this trait. This result shows that anuran's call is a conserved trait throughout the phylogeny, with little plasticity in response to the environment. Furthermore, I found that species that co-occur temporally did not have more dissimilar calls. However, spatially co-occurring species have dissimilar calls, supporting the hypothesis of acoustic space partitioning. In the fourth chapter, I found that the richness pattern was not correlated with any variable. Beta diversity was influenced neither by climatic variables nor by geographical distance. However, communities greatly differ in species composition. This fact can be explained by the high rate of endemism in the Atlantic Rain Forest.

Key-words: spatio-temporal distribution; beta diversity; environmental heterogeneity; metacommunity; reproductive modes; richness; vocalization.

INTRODUÇÃO GERAL

O principal objetivo da ecologia de comunidades é estudar os padrões de diversidade, abundância e riqueza de espécies em comunidades e compreender os processos que determinam esses padrões (Vellend 2010). Em escala regional, a riqueza e composição de espécies são determinadas por eventos históricos, processos evolutivos e restrições fisiológicas (Morin 1999), resultado dos processos de dispersão, deriva ecológica, especiação e extinção (Smith et al. 2005; Mittelbach et al. 2007; Vellend 2010). Em escala local, as comunidades são consequência da seleção de espécies do *pool* regional (Ricklefs & Schluter 1993; Harrison & Cornell 2008), devido à seleção de hábitat pelas espécies (Rosenzweig 1981; Binckley & Reserits 2005), às limitações fisiológicas (Ghalambor et al. 2006; Navas 2006), à capacidade de dispersão (MacArthur & Wilson 1967; Tuomisto et al. 2003; Cadotte 2006) e às interações interespecíficas, como predação e competição (Tilman 1994; Cadotte & Fukami 2005; Jiang & Morin 2005). Existem diferentes hipóteses para explicar os padrões de distribuição da riqueza nas diferentes escalas, sendo que os fatores que atuam em amplas escalas podem influenciar as escalas inferiores. Desta forma, em escala local, existem diversas hipóteses para explicar os padrões de distribuição da riqueza de espécies, por exemplo, hipótese do distúrbio intermediário, a qual prediz que as maiores riquezas serão encontradas em ambientes que sofrem distúrbios numa intensidade moderada e numa frequência temporal intermediária (Connell 1978; Bongers et al. 2009); hipótese do efeito do domínio central, na qual as maiores riquezas são observadas na faixa intermediária da distribuição geográfica ao longo de gradientes ambientais (Colwell & Lees 2000), e uma das mais testadas, hipótese da heterogeneidade ambiental (HHA; Pianka 1999).

A HHA prediz que ambientes com maior heterogeneidade ambiental irão comportar uma maior riqueza de espécies devido a maior disponibilidade de recursos que podem ser explorados

de diferentes maneiras (Bazzaz 1975). Em uma recente revisão (Tews et al. 2004) foi observada uma relação positiva entre a diversidade e a heterogeneidade ambiental em 85% dos 85 estudos desenvolvidos em diferentes biomas, ecossistemas, escalas e grupos taxonômicos, entre eles o grupo dos anfíbios (e.g. Vallan 2002; Parris et al. 2004). Para os anfíbios a heterogeneidade ambiental é importante principalmente por fornecer um maior número e variedade de microhábitats para a reprodução, diminuindo a sobreposição no uso de recursos e atendendo os requerimentos de habitat de diferentes espécies (Cardoso et al. 1989; Bertoluci & Rodrigues 2002; Haddad & Prado 2005, Silva et al. 2012).

A baixa sobreposição no uso de recursos favorece a coexistência de maior número de espécies nas comunidades, sendo que as dimensões do nicho aparentemente mais importantes são o espaço, tempo e alimento (Pianka 1981). Além disso, os anfíbios também podem se sobrepor no uso de outra dimensão do nicho, o espaço acústico, *i.e.*, o uso de diferentes bandas de frequência para a comunicação (Chek et al. 2003), o que evita interferência acústica nos sinais emitidos por diferentes espécies (Littlejohn 1977; Wells 2007). Em estudos de meta-análise, Schoener (1974) e Toft (1985) verificaram que as dimensões espaço e alimento são mais importantes que a sobreposição temporal nas comunidades de anuros. A sobreposição temporal tende a ser elevada devido à dependência da água para reprodução, desta forma, a maioria das espécies de anuros concentram sua atividade reprodutiva durante o período quente e úmido do ano (Garey & Silva 2010). No entanto, em regiões com distribuição mais homogênea das chuvas a sobreposição temporal tende a ser reduzida (Torres-Orozco et al. 2002).

Recentemente, com a inclusão das relações filogenéticas nas análises ecológico-evolutivas (e.g. Diniz-Filho et al. 1998; Desdevises et al. 2003), é possível avaliar não somente a influência dos fatores contemporâneos, mas também a influência dos fatores históricos nos

padrões de diversidade e na conservação de caracteres (Cianciaruso et al. 2009). Os fatores contemporâneos se constituem pela relação das espécies com o hábitat, considerando as condições climáticas, disponibilidade de microhábitats e a relação com outras espécies (Valdujo 2011). Enquanto que os fatores históricos estão relacionados à história evolutiva das espécies e dos clados, considerando a história biogeográfica de suas linhagens (Buckley & Jetz 2007) e os eventos de dispersão, especiação e extinção (Wiens & Donoghue 2004). Tanto os fatores contemporâneos quanto os históricos explicam o padrão global de distribuição dos anfíbios (Buckley & Jetz 2007, 2008). O padrão de distribuição da riqueza de anuros é influenciado pela temperatura e água, e a história das regiões biogeográficas (Buckley & Jetz 2007), o que provavelmente favoreceu altas taxas de diversificação das linhagens de anfíbios na região neotropical (Wiens 2007; Wiens et al. 2011).

Os anfíbios são um dos grupos de vertebrados com a maior taxa de descrição de novas espécies (AmphibiaWeb 2012), principalmente no Brasil, onde diversas novas espécies são descritas a cada ano (e.g. Teixeira et al. 2012). O Brasil possui a maior diversidade de anfíbios do mundo, sendo reconhecidas atualmente mais de 870 espécies (SBH 2012). Estudos abordando desde a taxonomia até os padrões de distribuição da diversidade dos anfíbios são de extrema importância, pois a fauna neotropical de anfíbios ainda é pouco estudada. Além disso, em diversos lugares do mundo as populações de anfíbios estão em declínio (Alford & Richards 1999). Este declínio global vem sendo documentado há muitos anos (Alford & Richards 1999), tanto em ambientes alterados pelo homem (e.g., Becker et al. 2007) quanto em áreas preservadas (e.g., McMenamin et al. 2008). Diversas causas têm contribuído para o declínio dos anfíbios, entre elas, a radiação ultravioleta, a predação por espécies exóticas, as alterações e perdas de hábitat, a poluição dos ambientes aquáticos, as doenças, as alterações climáticas (Alford &

Richards 1999) e a desconexão entre habitats (Becker et al. 2007). Esta última é considerada como uma das principais causas do declínio de espécies em Mata Atlântica (Becker et al. 2007), um dos biomas mais ameaçados do mundo, que conta atualmente com apenas 12% da sua vegetação original (Ribeiro et al. 2009). Além disso, este bioma possui uma das maiores diversidades biológicas do planeta, inclusive de anfíbios (Haddad & Prado 2005), e, devido a esse conjunto de fatores, é considerado um *hotspot* de diversidade (Myers et al. 2000), o que reforça a necessidade de se conhecerem os padrões de diversidade e distribuição das espécies de anfíbios neste bioma.

Organização desta tese

Esta tese está organizada em quatro capítulos para satisfazer os objetivos propostos no projeto inicial. Os capítulos estão estruturados em forma de artigos, os quais serão submetidos à publicação:

- No Capítulo 1, avaliamos a influência dos descritores da heterogeneidade ambiental na distribuição espacial dos anfíbios e a influência dos fatores climáticos na fenologia reprodutiva das espécies. Este capítulo será submetido ao periódico *Hydrobiologia*.

- No Capítulo 2, verificamos a influência dos fatores históricos e contemporâneos no canto de anúncio dos anfíbios, e testamos se as espécies que co-ocorrem, temporal ou espacialmente, possuem cantos menos similares do que o esperado ao acaso. Este capítulo será submetido à *Evolutionary Ecology*.

- No Capítulo 3, registramos a diversidade de modos reprodutivos na comunidade, comparando as áreas de campo de altitude e interior de floresta, e avaliamos se a diversidade de

modos reprodutivos nos ambiente lânticos está associada à heterogeneidade ambiental. Este capítulo será submetido à Biotropica.

- No Capítulo 4, avaliamos em escala regional a influência das variáveis climáticas no padrão de distribuição da riqueza de anuros em áreas de Floresta Ombrófila Densa em Mata Atlântica, e verificamos a influência dos parâmetros espaciais e climáticos na diversidade beta. Este capítulo será submetido à Acta Oecologica.

Referências

- Alford, R. A. & S. J. Richards. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30: 133-165.
- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2012. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available:<http://amphibiaweb.org/>. (Accessed: Feb 1, 2012).
- Bazzaz, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56: 485–488.
- Becker, C. G., C. R. Fonseca, C. F. B. Haddad, R. F. Batista & P. I. Prado. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318: 1775-1777.
- Bertoluci, J. & Rodrigues, J. T. 2002. Utilização de habitats reprodutivos e microhabitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 42: 287-297.
- Binckley, C. A. & Reser, W. J. 2005. Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetles in aquatic communities. *Biology Letters*, 1: 370-374.

- Buckley, L. B. & Jetz, W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274: 1167-1173.
- Buckley, L. B. & Jetz, W. 2008. Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 17836-17841.
- Cadotte, M. W. 2006. Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist*, 167: 913-924.
- Cadotte, M. W. & Fukami, T. 2005. Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecology Letters*, 8: 548-557.
- Cardoso, A. J., Andrade, G. V. & Haddad, C. F. B. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Biology*, 49: 241-249.
- Chek, A. A., Bogart, J. P. & Loughheed, S. C. 2003. Mating signal partitioning in multi-species assemblages: a null model test using frogs. *Ecology Letters*, 6: 235-247.
- Cianciaruso, M. V., Silva, I. A. & Batalha, M. A. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9: 93-103.
- Colwell, R. K. & Lees, D. C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 70-76.
- Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L. & Morand, S. 2003. Quantifying phylogenetically structure environmental variation. *Evolution*, 57: 2647-2652.
- Diniz-Filho, J. A. F., Sant'Ana, C. E. R. & Bini, L. M. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, 52: 1247-1262.

- Garey, M. V. & Silva, V. X. 2010. Spatial and Temporal Distribution of Anurans in an Agricultural Landscape in the Atlantic Semi-Deciduous Forest of Southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 5: 64-72.
- Ghalambor, C. K. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46: 5-17.
- Haddad, C. F. B. & Prado, C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience*, 55: 207-307.
- Harrison, S. & Cornell, H. 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11: 969-979.
- Jiang, L. & Morin, P. J. 2005. Predator diet breadth influences the relative importance of bottom-up and top-down control of prey biomass and diversity. *The American Naturalist*, 165: 350-363.
- Littlejohn, M. J. 1977. Long range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. pp. 263-394. In: D. H. Taylor & S. I. Guttman (eds.). *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York, USA.
- MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 224p.
- McMenamin, S. K., E. A. Hadly & C. K. Wright. 2008. Climatic change and wetland desiccation cause amphibian decline in Yellowstone National Park. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 16988-16993.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M. McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K.,

- Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M. & Turelli, M. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10: 315-331.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Malden. 432p.
- Myers, N., R. Mittermeier, C. Mittermeier, G. Da Fonseca & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853 - 858.
- Navas, C. A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology*, 46: 82-91.
- Parris, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography*, 27: 392-400.
- Pianka, E. R. 1996. *Evolutionary ecology*, 6 ed. Harper Collins College Publishers, New York. 512p.
- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni & M. M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, 142: 1141-1153.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. 1993. Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. pp.243-252. In: R. E. Ricklefs & S. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Rosenzweig, M. L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology*, 62: 327-335.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-38.
- Silva, F. R., C. Candeira, & D. C. Rossa-Feres. 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation*, in press.

- Smith, S. A., Stephens, P. R. & Wiens, J. J. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in holoartic treefrogs. *Evolution*, 59: 2433-2450.
- SBH. 2010. Brazilian amphibians – List of species. Accessible at : www.sbherpetologia.org.br. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Captured on 01/02/2012.
- Teixeira Jr., M., Amaro, R. C. & Recoder, R. S. 2012. A relict new species of *Oreobates* (Anura, Strabomantidae) from the Seasonally Dry Tropical Forests of Minas Gerais, Brazil, and its implication to the biogeography of the genus and that of South American Dry Forests. *Zootaxa*, 3158: 37-52.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75: 2-16.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia*, 1985: 1-21.
- Torres-Orozco, R. E., Jimenez-Sierra, C. L., Vogt, R. C. & Villareal-Bemitez, J.-L. 2002. Neotropical tadpoles: spatial and temporal distribution and habitat use in a seasonal lake in Veracruz, México. *Phyllomedusa*, 1: 81-91.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. 2003. Dispersal, environment, and floristic variation of Western Amazonian Forests. *Science*, 299: 241-244.
- Valdujo, P. H. 2011. Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, 125p.
- Vallan, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *Journal of Tropical Ecology*, 18:725-742.

- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85: 183-206.
- Wells, K.D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Wiens, J. J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *The American Naturalist*, 170: S86-S106.
- Wiens, J. J. & Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19:639-644.
- Wiens, J. J., Pyron, R. A. & Moen, D. S. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of Amazonian megadiversity. *Ecology Letters*, 14: 643-652.

Quais fatores afetam a distribuição espacial e sazonal em metacomunidades? Um estudo de caso com anfíbios anuros na Mata Atlântica

Michel V. Garey^{1,4}, Diogo B. Provete^{1,2}, Célio F. B. Haddad³ & Denise C. Rossa-Feres⁴

1 Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São Paulo State University (UNESP), Rua Cristovão Colombo, 2265. Bairro: Jardim Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brazil.

2 Endereço atual: Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, CP. 131, 74001-970, Goiânia, Goiás, Brasil.

3 Departamento de Zoologia, São Paulo State University, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brazil.

4 Laboratório de Ecologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, São Paulo State University (UNESP), Rua Cristovão Colombo, 2265. Bairro: Jardim Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brazil.

Resumo. Uma das principais questões em ecologia é entender os padrões de distribuição da riqueza e abundância das espécies na natureza. Nós analisamos a influência da variabilidade climática na distribuição temporal e da heterogeneidade ambiental na distribuição espacial de anuros em corpos d'água lênticos em área de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Amostramos mensalmente 15 corpos d'água, em cada ambiente foi registrada a riqueza e a abundância de machos por espécie em atividade de vocalização. A influência do clima na sazonalidade foi avaliada utilizando quatro variáveis climáticas. Para análise da heterogeneidade estrutural foram avaliados oito descritores da heterogeneidade ambiental em cada corpo d'água. Registramos 20 espécies pertencentes a seis famílias. A distribuição temporal das espécies foi sazonal, com maior agregação no período mais quente e chuvoso. A variação temporal na riqueza foi relacionada positivamente com a distribuição das chuvas, entretanto as espécies responderam específica às variáveis climáticas. O padrão de distribuição espacial da riqueza foi influenciado principalmente pelos descritores da heterogeneidade ambiental (componente ambiental), em relação à distribuição espacial e distância entre os corpos d'água (componente espacial) e a variação na heterogeneidade ambiental influenciada pelo espaço (relação do componente ambiental com o espacial). A riqueza de espécies foi menor em ambientes com maior quantidade de vegetação no interior da poça. Entretanto, a preferência por um determinado hábitat variou entre as espécies, sendo que a abundância de cada espécie foi relacionada com diferentes variáveis ambientais. Como as espécies foram relacionadas de maneira específica com a heterogeneidade ambiental, a preservação dos diversos ambientes existentes na área estudada é importante para manutenção das populações.

Palavras chave: fenologia; variabilidade climática; heterogeneidade ambiental; estrutura de comunidades; região neotropical

INTRODUÇÃO

Uma das principais questões em ecologia é entender como a riqueza e abundância das espécies variam no espaço e no tempo. A composição de espécies de um local é o resultado da seleção de espécies a partir do *pool* regional, em consequência de interações interespecíficas (Cadotte & Fukami, 2005), limitações fisiológicas (Navas, 2006), capacidade de dispersão (Cadotte, 2006), seleção de hábitat (Binckley & Resetarits, 2005) e processos estocásticos (Ricklefs, 2004). A variação na importância relativa desses fatores resulta em diferenças na riqueza e composição das comunidades locais que, quando ligadas pela dispersão das espécies, constituem uma metacomunidade (Leibold et al. 2004).

Um padrão recorrente em estudos de ecologia de comunidades é a relação positiva entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade ambiental em comunidades e metacomunidades de diversos táxons (revisão em Tews et al., 2004), entre eles os anfíbios (Parris, 2004; Van Buskirk, 2005), tanto em ambientes com estação seca pronunciada (e.g., Afonso & Eterovick, 2007) quanto sem (e.g., Both et al., 2009). Além disso, padrões locais de riqueza e composição de espécies podem variar sazonalmente em resposta às flutuações na disponibilidade de recursos (Bissonette & Storch, 2007; Cotton, 2007) e devido a fatores abióticos como parâmetros climáticos (Saenz, 2006; Canavero et al., 2009; Staggemeier et al., 2010) e fotoperíodo (Both et al., 2008; Staggemeier et al., 2010).

A maioria das espécies de anuros utiliza ambientes aquáticos, principalmente lênticos, para a reprodução. Como o início e a duração do período reprodutivo da maioria das espécies de anuros é assíncrono (Morin, 1987; Kopp & Eterovick, 2006), a composição de espécies numa comunidade irá variar ao longo da temporada reprodutiva, influenciando a interação entre as espécies (Morin, 1999; Hero et al., 2001). As espécies respondem a estímulos ambientais que

sinalizam o momento apropriado para o período de reprodução, por isso é esperada uma relação direta entre as variáveis abióticas e a atividade de vocalização dos anfíbios (Saenz et al., 2006). É possível discernir duas situações contrastantes na fenologia reprodutiva em metacomunidades de anuros em relação às condições climáticas. Em ambientes com marcada sazonalidade climática, principalmente na distribuição das chuvas, espera-se uma maior influência das chuvas na atividade reprodutiva (e.g., Santos et al., 2007), desta forma a maioria das espécies tende a se reproduzir no período mais chuvoso, resultando numa grande sobreposição temporal (e.g., Garey & Silva, 2010). Por outro lado, em regiões onde não há uma estação seca pronunciada, espera-se uma maior influência da temperatura (e.g., Bertoluci, 1998) e/ou fotoperíodo (Both et al., 2008) no período reprodutivo das espécies. Consequentemente, a ausência de uma estação marcadamente seca tende a reduzir a sobreposição na ocorrência temporal dos anfíbios (e.g., Aichinger, 1987; Torres-Orozco et al., 2002).

A heterogeneidade ambiental é um dos principais fatores que permitem a coexistência das espécies (Tilman et al., 1997; Amarasekare, 2003). Por exemplo, alguns estudos demonstram que variações na heterogeneidade espacial influenciam a riqueza, abundância e composição de espécies entre poças devido aos requerimentos ecológicos de cada espécie (Santos et al., 2007; Vasconcelos et al., 2009; Vasconcelos et al., 2011; Silva et al., 2011; Silva et al., 2012). Devido à dificuldade em caracterizar a heterogeneidade espacial, a maioria dos estudos utiliza descritores da estrutura do hábitat como uma medida da heterogeneidade espacial, sendo estabelecidas variáveis categóricas para a caracterização do ambiente (e.g., Jakob et al., 2003; Babbitt, 2005; Vasconcelos & Rossa-Feres, 2005; Lassau et al., 2005; González-Megías et al., 2011).

Recentemente o número de estudos visando esclarecer quais variáveis ambientais são melhores preditoras da variação na riqueza de anuros tem aumentado, tanto em ambientes com estação seca pronunciada (e.g., Santos et al., 2007) quanto naqueles sem estação seca (e.g., Both et al., 2009). Entretanto, a maioria dos estudos tem mostrado resultados divergentes (e.g., Santos et al., 2007; Both et al., 2009; Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2012). Isso pode ser devido à ausência de padronização nas variáveis mensuradas ou à variação natural das comunidades de anuros, evidenciando que em cada localidade ou ano as variáveis abióticas irão influenciar a estrutura da comunidade de diferentes maneiras.

Apesar do recente interesse em como fatores bióticos e abióticos afetam a distribuição espacial e sazonal de espécies em comunidades na região neotropical (Beja et al., 2010; Staggemeier et al., 2010), estudos abordando padrões individuais de distribuição de espécie ainda são escassos, principalmente com anuros (Both et al., 2009; Silva et al., 2011; Silva et al., 2012). As variações na distribuição das espécies nos diferentes habitats estão relacionadas à seleção de habitat (Morris, 2003) e, segundo a teoria da seleção de habitat, os diferentes padrões de distribuição espacial das espécies decorrem de requerimentos de habitat espécie-específicos, visando aumentar o desempenho (Resetarits & Wilbur, 1989; Morris, 2003). Devido ao pequeno número de estudos abordando a distribuição espacial de espécies numa comunidade (e.g. Both et al., 2009; Silva et al., 2011; Silva et al., 2012), não está claro se há um padrão na resposta espécie-específica às variáveis ambientais, e se a resposta é diferente em localidades com e sem estação seca pronunciada. Da mesma forma, não se sabe se a resposta específica das espécies as variações na heterogeneidade estrutural dos habitats será a mesma quando analisadas todas as espécies conjuntamente, ou seja, a riqueza de anfíbios. Pois ambientes mais ricos em espécies podem comportar menores abundâncias por espécie.

Neste estudo analisamos a influência do clima e das características estruturais dos corpos d'água sobre a distribuição da riqueza e da ocorrência temporal em comunidades de anuros em uma área de Mata Atlântica. A Mata Atlântica é um dos biomas mais devastados, restando aproximadamente 14% da vegetação original (Ribeiro et al., 2009), além de ser considerada um *hotspot* de diversidade (Myers et al., 2000). Este bioma é caracterizado por possuir uma grande heterogeneidade estrutural, com diversos tipos de formações vegetacionais, grande variação latitudinal, longitudinal e também altitudinal (Ribeiro et al., 2009). Até hoje, nenhum estudo testou a resposta específica de anuros adultos às variáveis ambientais e climáticas e sua influência na distribuição espacial e temporal em áreas de Floresta Ombrófila Densa na Mata Atlântica. Considerando essas condições, nossas hipóteses são: i) as espécies apresentam distribuição sazonal, visto que estudos anteriores demonstram a dependência dos anuros com relação ao clima para a reprodução; ii) as diferentes espécies respondem de maneira específica aos fatores climáticos que influenciam a distribuição temporal, devido a existência de diferenças fisiológicas e comportamentais; iii) as espécies não apresentam uma sobreposição no uso do hábitat, visto que estudos prévios mostram que as diferentes espécies de anfíbios são relacionadas a diferentes variáveis da heterogeneidade estrutural do ambiente; iv) há uma variação espécie-específica na resposta dos anuros as características estruturais do hábitat, devido à seleção de hábitat.

METODOLOGIA

Área de Estudo

O estudo foi conduzido no Parque Nacional da Serra da Bocaina (PNSB, 22°40' a 23°20' S; 44°24' a 44°54' W) localizado na divisa dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro (Figura 1). O Parque possui uma extensão 104.000 ha, entretanto, nossa amostragem foi restrita ao planalto da Bocaina, sendo amostrada uma área de aproximadamente 16 km², com altitude variando entre 1250 e 1600 metros. A maior parte do território do parque é ocupada pela Floresta Atlântica *stricto sensu*, e uma menor parte formada por áreas de campos abertos de origem natural e antrópica (IBAMA, 2002). O clima da região é classificado como Cfa, subtropical úmido, sem estação seca, durante o verão a temperatura fica acima dos 22 °C (Peel et al., 2007) e no inverno a temperatura pode ficar a baixo de zero. A pluviosidade anual varia de 1.500 a 2.000 mm, com maior concentração durante os meses de outubro a março (IBAMA, 2002).

Delineamento amostral

Amostramos mensalmente 15 ambientes lânticos (Tabela 1) entre julho de 2008 e junho de 2009 durante o dia e à noite usando o método de amostragem em locais de reprodução (*survey at breeding site*, Scott Jr. & Woodward, 1994). A seleção dos corpos d'água foi feita de acordo com a acessibilidade e disponibilidade no ambiente. Desta forma, as poças mais distantes geograficamente estavam localizadas a aproximadamente 6 km, enquanto as mais próximas distavam 7 m. Em cada ambiente amostrado determinamos a riqueza de espécies e a abundância relativa das populações com base no número de machos vocalizando. Para cada espécie registrada, coletamos espécimes testemunho que foram depositados nas coleções DZSJRP – Amphibia (UNESP, Campus de São José do Rio Preto, SP) e CFBH (UNESP, Campus de Rio Claro, SP).

Para caracterizar a heterogeneidade estrutural dos ambientes lênticos, utilizamos os descritores de hábitat propostos por Vasconcelos & Rossa-Feres (2005) com modificações. As variáveis ambientais medidas foram: (1) porcentagem dos tipos de vegetação marginal (herbácea, arbustiva e arbórea) em cada poça, estimada em categorias (0-10, 11-20, 21-30, 31-40, 41-50, 51-60, 61-70, 71-80, 81-90, 91-100%) por meio de fotografias de toda a margem das poças; (2) hidroperíodo, número de meses que o ambiente reteve a água; (3) porcentagem de cobertura vegetal na superfície da água, o corpo d'água foi dividido em pelo menos quatro quadrantes, dentro de cada quadrante a cobertura por estimativa visual, e no final era calculada uma média da cobertura vegetal; (4) porcentagem de cobertura do dossel sobre a poça, determinada com densímetro esférico (Forestry Suppliers, Jackson, MS, USA) em cinco pontos (norte, sul, leste, oeste e no centro da poça) de cada corpo d'água; (5) profundidade máxima; (6) área da poça, estimada por equações geométricas mais semelhantes ao formato de cada poça; (7) distância da área florestal mais próxima; (8) abundância de árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) superior a 60 cm num raio de 2 m da margem das poças. Nos ambientes amostrados não foram encontrados peixes predadores.

Para avaliarmos os efeitos do clima sobre a riqueza e abundância mensais de machos de cada espécie, utilizamos os dados de amplitude térmica diária (diferença da temperatura máxima e mínima), temperatura máxima e mínima diária, obtidos junto à administração do parque, em um Posto meteorológico localizado a 1530 m de altitude. Os dados de precipitação diária foram obtidos na estação de monitoramento de chuvas da Agência Nacional de Águas, localizada na Fazenda Flora Mariana a 1550 m de altitude, distante no máximo 6500 m das poças amostradas.

Análises estatísticas

Analizamos a existência de sazonalidade na riqueza de espécies utilizando estatística circular no programa ORIANA 2.02 (Kovach, 2004). Esta análise é baseada em uma escala circular no qual os meses são divididos em graus, com cada mês equivalendo a 30° e 12 meses completando 360°. Os seguintes parâmetros representativos do grau de sazonalidade na ocorrência das espécies foram estimados: a) teste Rayleigh (estatística Z), que testa a existência de sazonalidade nos dados; b) ângulo médio, que representa o período do ano na qual a maioria das espécies estava vocalizando; c) desvio padrão circular (DP) do período de atividade da espécie, que representa a variação da riqueza ao longo dos meses amostrados; d) o comprimento do vetor médio (r), uma medida da concentração de dados ao redor do círculo (ano), variando de 0 (dados dispersos indicando ausência de sazonalidade) a 1 (dados concentrados em uma mesma direção, evidenciando sazonalidade acentuada na comunidade) (Prado et al., 2005; Both et al., 2008).

Para avaliarmos quais variáveis climáticas (variáveis independentes) explicam a distribuição temporal da riqueza de anuros e das abundâncias de machos em vocalização para cada espécie (variáveis dependentes), utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM). Como as variáveis dependentes são dados de contagem e os dados apresentaram superdispersão (*overdispersion*), utilizamos a distribuição binomial negativa com o pacote MASS (Venables & Ripley, 2002) do programa R 2.10.1 (R Development Core Team 2010). Construímos modelos globais a partir da variação mensal da riqueza de espécies em atividade de vocalização, e com as abundâncias mensais de machos vocalizando por espécies (variável dependente) em função da temperatura máxima média mensal, temperatura mínima média mensal e a amplitude média diária da temperatura (variáveis independentes). Após a construção do modelo global retiramos as variáveis com Fator de Inflação da Variância (VIF) superior a 10, a fim de diminuir a

multicolinearidade dos dados (Quinn & Keough, 2002). Após este passo, utilizamos o critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AIC_c) e Akaike weights ($wAIC_c$) para selecionar os melhores modelos que explicam a distribuição temporal das espécies (Burnham & Anderson, 1998).

Para avaliarmos quais variáveis ambientais (variáveis independentes) melhor explicam a distribuição espacial da riqueza total de anuros e de cada espécie (variáveis dependentes) utilizamos o método de Partição Hierárquica (PH, Chevan & Sutherland, 1991) no pacote *hier.part* (Walsh & Mac Nally, 2005). A PH fornece a porcentagem de explicação das medidas (R^2 da regressão múltipla), além de permitir a identificação de variáveis resposta que possuem um baixo efeito independente (Mac Nally, 2002). Para cada variável resposta, a PH extrai o efeito de uma variável isoladamente “I” e também fornece o efeito da interação de uma variável dependente com as demais variáveis independentes “J” (Mac Nally, 2002). O teste é baseado na estatística Z (*Z-score*), na qual o efeito de cada variável é obtido através de 1000 aleatorizações da matriz de dados, e a significância é baseada no intervalo de confiança superior a 95%, sendo considerado significativos valores de $Z \geq 1,65$ (Mac Nally, 2002). Para verificar a existência de colinearidade entre as variáveis, construímos o modelo global incluindo todas as variáveis ambientais e calculamos o VIF de cada variável, retirando variáveis cujo VIF foi superior a 10. Em todos os modelos globais com as variáveis ambientais, as porcentagens de vegetação marginal herbácea, arbustiva e arbórea foram multicolineares e, portanto, todas foram excluídas das análises subsequentes.

Complementarmente, realizamos o teste de regressão linear parcial (ordinary least-squares, OLS) para avaliar a parcela de explicação dos componentes espacial e ambiental na riqueza de espécies. Para gerar variáveis espaciais, utilizamos a Análise de Coordenadas

Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM, Borcard & Legendre, 2002; Dray et al. 2006). A PCNM faz a decomposição espectral da relação espacial entre as poças obtida através da matriz das distâncias geográficas truncadas pela Análise de Coordenadas Principais (Borcard & Legendre, 2002). O valor de truncamento utilizado foi a maior distância entre as poças amostradas, fazendo com que todas as poças estejam ligadas na matriz de conectividade (Borcard & Legendre, 2002). Extraímos eixos de PCNM a partir de uma matriz de coordenadas geográficas dos locais de amostragem. Posteriormente, realizamos o procedimento de *forward selection* (Blanchet et al. 2008) para selecionar somente eixos positivos (I de Moran > 1) e significativos. Este procedimento gerou oito eixos independentes.

A partir das variáveis ambientais, realizamos uma análise de componentes principais (PCA) para reduzir a dimensionalidade dos dados no programa R 2.10.1 (R Development Core Team 2010). Selecionamos os quatro primeiros componentes principais que resumiram 87% dos dados. O PC1 foi negativamente correlacionado com porcentagem de cobertura de dossel, porcentagem de estrato arbóreo e positivamente correlacionado com estrato herbáceo. O PC2 foi positivamente correlacionado com a profundidade e área do corpo d'água. O PC3 foi positivamente correlacionado com estrato arbustivo. O PC4 foi positivamente correlacionado com quantidade de vegetação aquática e negativamente com diâmetro a altura do peito das árvores existentes na margem do corpo d'água. Estes eixos foram usados na regressão parcial para representar o componente ambiental.

Em todas as análises consideramos a abundância total de cada espécie, com sendo igual a do mês de maior abundância de machos vocalizando, a fim de evitar superestimativas do tamanho populacional, devido à recontagem de espécimes em amostragens sucessivas (Vasconcelos & Rossa-Feres, 2005). As análises para verificar a resposta de cada espécie em

relação à sazonalidade climática e a heterogeneidade ambiental das poças foram conduzidas somente para as espécies que ocorreram em mais de 40% dos meses ou dos corpos d'água, esse procedimento foi adotado para ter um número mínimo de réplicas espaciais e temporais para implementar as análises.

RESULTADOS

Registramos 20 espécies de anuros pertencentes a seis famílias (Anexo). A riqueza média por poça foi de 5,1 ($\pm$ 2,4 espécies, 2 a 10 espécies). A espécie mais abundante foi *Dendropsophus microps*, com 147 indivíduos registrados em um único mês, e as menos abundantes foram *Leptodactylus furnarius*, *L. latrans*, *Proceratophrys melanopogon* e *Scinax eurydice*, com apenas um único indivíduo registrado (Tabela 2).

Sazonalidade

A atividade de vocalização foi sazonal (Rayleigh test, $Z = 13,42$; $P < 0,001$; $\alpha = 139,2$; $SD = 77,1$; $n = 82$) e concentrada entre outubro e fevereiro, com pico em janeiro, quando registramos 13 espécies (Figuras 2, 3). A menor riqueza foi registrada em junho, quando somente uma única espécie, *Hypsiboas aff. polytaenius*, foi registrada (Figura 3).

Verificamos que os quatro primeiros modelos (Tabela 3) explicam igualmente a influência do clima na atividade reprodutiva dos anuros ($\Delta AICc < 2$). Entretanto, o modelo mais parcimonioso e com maior poder preditivo da influência do clima na variação da riqueza de espécies inclui somente a precipitação, explicando aproximadamente 30%, seguido do modelo com a temperatura máxima e precipitação explicando 27% (Tabela 3). No período de maior

concentração das chuvas também foram registrados os maiores valores de temperatura máxima, sendo o período com a maior riqueza de espécies em vocalização. Entretanto, as espécies diferiram no padrão temporal de vocalização. Analisando as espécies individualmente, podemos agrupá-las em três grandes grupos segundo sua resposta às variáveis climáticas (Tabela 4): i) influenciadas pela temperatura (cinco espécies); ii) pela precipitação (duas espécies); iii) pela precipitação e temperatura (uma espécie). As espécies influenciadas pela temperatura foram positivamente relacionadas com a temperatura máxima (*Dendropsophus minutus*, *Hypsiboas* aff. *polytaenius*) ou com a temperatura mínima (*Dendropsophus microps*), negativamente influenciada pela temperatura máxima (*Rhinella icterica*) ou positivamente influenciada pela temperatura máxima e negativamente pela amplitude térmica (*Scinax* aff. *duartei*). *Scinax squalirostris* e *Physalaemus barrioi* foram positivamente associadas à precipitação. Já *Aplastodiscus perviridis* foi a única espécie positivamente influenciada pela precipitação e negativamente associada à amplitude térmica.

Distribuição espacial

Em conjunto, os componentes espacial e ambiental explicaram 89% da variação na riqueza de machos vocalizando ($R^2_{\text{adj}}=0,89$; $F=6,925$; $P=0,006$). A variação nos descritores da heterogeneidade ambiental (componente ambiental) explicou a maior porção da variação na riqueza (42%), enquanto a distribuição espacial dos ambientes lênticos (i.e., componente espacial puro) explicou 30%. A variação na heterogeneidade ambiental influenciada pela localização e distância entre os ambientes (relação dos componentes espaciais e ambientais) representou 25% e apenas 3% da variação na riqueza de espécies não foi explicada pelo conjunto de variáveis analisadas.

A riqueza de anuros foi influenciada principalmente pela quantidade de vegetação existente no interior da poça (Tabela 5, Figura 4). No geral os maiores valores de riqueza foram registrados nas poças com menor porcentagem de vegetação no interior do corpo d'água. A distribuição de cada espécie não foi homogênea em relação às variáveis ambientais (Tabela 5, Figura 4), refletindo sua associação com diferentes variáveis da heterogeneidade ambiental: i) espécies influenciadas positivamente pela profundidade da poça - *Dendropsophus minutus* e *Rhinella icterica*; ii) espécie influenciadas positivamente pela área e negativamente pela cobertura de dossel - *Aplastodiscus perviridis*; iii) espécie negativamente relacionada com a porcentagem de vegetação aquática e positivamente com a profundidade - *Hypsiboas* aff. *polytaenius*; iv) espécie positivamente influenciada pela área - *Scinax* aff. *duartei*; v) espécie negativamente influenciada pelo hidroperíodo - *Scinax* aff. *hayii*; vi) espécies cuja abundância não foi influenciada pelas variáveis exploratórias consideradas - *Dendropsophus microps* e *Physalaemus barrioi* (Tabela 5, Figura 4).

DISCUSSÃO

Sazonalidade

Verificamos que a sobreposição temporal na ocorrência das espécies durante o período mais quente e chuvoso do ano está diretamente relacionada à distribuição das chuvas, que regula a variação temporal na riqueza de espécies. Devido à Floresta Ombrófila Densa, especialmente a área estudada, não apresentar estação seca pronunciada, esperávamos maior influência da temperatura, entretanto, a precipitação foi mais importante em relação às outras variáveis climáticas na atividade de vocalização dos anuros. A relação positiva da riqueza de espécies com a precipitação e a temperatura já foi registrada em outros estudos, tanto em escalas mais amplas

(e.g., Vasconcelos et al., 2010) quanto mais restritas (e.g., Kopp & Eterovick, 2006), e deve estar relacionada principalmente às necessidades fisiológicas (pele permeável e ectotermia) e reprodutivas (ovos anamniotas) dos anfíbios (Wells, 2007).

As variáveis climáticas que influenciam a distribuição temporal das espécies em diferentes comunidades parece não seguir um padrão. Em algumas localidades foi verificada uma relação positiva entre a riqueza de espécies em atividade de vocalização e a temperatura (Both et al. 2009, Garey & Silva, 2010), porém, em outras áreas a precipitação foi mais importante (Conte & Rossa-Feres, 2007, presente estudo). Esta variação na resposta das comunidades pode ser influenciada por diferentes fatores como: i) a escala espacial abordada (e.g., Canavero et al., 2009; Garey & Silva, 2010; Vasconcelos et al., 2010), ii) as respostas específicas das espécies integrantes das comunidades (e.g., presente estudo), iii) variáveis importantes não mensuradas, como por exemplo, o fotoperíodo (Both et al., 2008), fase da lua (Hiert & Moura, 2010) ou sinergia entre diversos fatores (Pombal, 1997).

A grande sobreposição temporal parece não ser uma dimensão do nicho importante na estruturação da metacomunidade estudada, devido à existência de sazonalidade na fenologia das espécies, com grande sobreposição temporal durante a estação mais quente e úmida. Revisões de estudos sobre sobreposição no uso de recursos em comunidades de anfíbios (Schoener, 1974; Toft, 1985) demonstram que as dimensões hábitat e alimento são mais importantes que o tempo na segregação das espécies, principalmente em regiões com estação seca, devido à competição (Alford, 1999; Wells, 2007). A existência de elevada sobreposição temporal nos meses mais quentes e úmidos já foi observada em comunidades de anfíbios tanto em regiões com estação seca pronunciada (Santos et al., 2007; Garey & Silva, 2010; Vasconcelos et al., 2011), quanto em regiões sem estação seca pronunciada (Both et al., 2008, 2009; presente estudo). Esta elevada

sobreposição de espécies de anuros em atividade de vocalização ao longo do ano parece ser um padrão frequentemente observado nas regiões neotropical (e.g. Both et al. 2008; Vasconcelos et al. 2011; presente estudo) e temperada (Hartel et al. 2007). No entanto, a redução na sobreposição de outras dimensões do hábitat como, por exemplo, a variação diária no turno de vocalização (Cardoso & Martins, 1987) e a segregação espacial (Toft, 1985; Both et al., 2009; presente estudo), podem possibilitar a coexistência das espécies numa determinada localidade mesmo existindo uma elevada sobreposição temporal.

Distribuição espacial

A distância entre corpos d'água explicou cerca de 30% da variação na riqueza de espécies, tendo menor influência sobre a riqueza que a variação na heterogeneidade ambiental, que explicou 42% da variação espacial na riqueza de espécies nos ambientes lênticos. Alguns estudos prévios encontraram resultados semelhantes tanto para espécies isoladamente (Marsh et al., 1999; Sjögren-Gulve, 1994) quanto no nível de metacomunidade (Provete et al., *em preparação*). Tomados em conjunto, esses resultados sugerem que a limitação na capacidade de dispersão dos anfíbios (Smith & Green, 2005; Semlisch, 2008) e o comportamento filopátrico (Resetarits et al., 2005) parecem se somar às respostas a gradientes ambientais na estruturação e dinâmica de metacomunidades de anfíbios. Neste sentido, metacomunidades de anfíbios parecem adequar-se ao paradigma do efeito de massa (*mass effect*), *i.e.*, ao modelo fonte-sumidouro em metacomunidades, relacionando mecanismos locais e regionais de coexistência das espécies, adicionando uma perspectiva regional para a teoria do nicho (Mouquet & Loreau, 2003). O efeito de massa prediz que a estrutura da riqueza na metacomunidade é influenciada tanto pelo efeito da heterogeneidade das manchas de hábitat quanto pela capacidade limitada de dispersão das

espécies (Leibold et al., 2004). Desta forma, as maiores riquezas locais são correlacionadas a heterogeneidade regional e a quantidade intermediária de dispersão entre as comunidades (Mouquet et al., 2006).

Apesar da influência do espaço, localização e distância entre os corpos d'água, as variáveis ambientais tiveram maior poder preditivo na distribuição da riqueza de anfíbios. A variável ambiental que mais influenciou a riqueza foi a quantidade de vegetação no interior do corpo d'água, sendo que quanto maior a quantidade de vegetação no interior do corpo d'água, menor era riqueza. Na área amostrada, os ambientes com menor riqueza foram os brejos, que possuem uma grande quantidade de vegetação no interior e conseqüentemente, um menor espelho d'água, o que influencia parâmetros físico-químicos da água, podendo diminuir a qualidade nutricional do alimento consumido pelos girinos (Werner & Glennemeier, 1999; Schiesari, 2006). Além de, limitar a ocorrência das espécies, devido à sensibilidade de muitas espécies aquáticas às alterações na qualidade da água (Wellborn et al., 1996). Nós esperávamos que a vegetação aquática influenciasse a riqueza de forma positiva, devido ao fato de proporcionar maior complexidade estrutural para girinos (Diaz-Paniagua, 1987; Baber & Babbitt, 2004), maior disponibilidade de sítios de canto para adultos (Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2011; Silva et al., 2012) e refúgios contra ataques de predadores (Martín et al., 2005). Mas, a grande heterogeneidade estrutural observada na maioria dos corpos d'água amostrados no PNSB sugere que a quantidade de locais para estabelecimento de sítio de canto não foi um fator limitante para a ocorrência das espécies.

Entretanto, a abundância de cada espécie variou entre os corpos d'água de maneira espécie específica, sendo relacionada à diferentes variáveis ambientais, como: profundidade, hidroperíodo, área, dossel e vegetação aquática. Este padrão já foi observado por muitos estudos

realizados em diferentes biomas com diversos táxons (Tews et al., 2004), inclusive com anuros (Parris, 2004; Van Buskirk, 2005; Afonso & Eterovick, 2007; Rittenhouse & Semlitsch, 2007; Browne et al., 2009; Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2011; Silva et al., 2012) e em diversas escalas espaciais (Browne et al., 2009). A variação espacial na abundância das espécies é um reflexo da seleção de hábitat pelos anuros. Segundo a teoria da seleção do hábitat, as espécies ocupam manchas de hábitat mais favoráveis às necessidades específicas, maximizando o sucesso reprodutivo (Rosenzweig, 1981; Morris, 2003), influenciando diretamente a taxa de crescimento da população, abundância e a persistência das espécies. Porém, a influência desses fatores está diretamente relacionada aos processos de dispersão e colonização nas metacomunidades, de forma a permitir a colonização de ambientes favoráveis (Spencer et al., 2002). Desta forma, espera-se que cada espécie responda de maneira singular as características ambientais das poças, devido às necessidades específicas (presente estudo) e à capacidade de dispersão.

No presente estudo, a quantidade de vegetação no interior do corpo d'água, profundidade, área, hidroperíodo e cobertura de dossel foram as variáveis ambientais que melhor explicaram as variações na abundância de machos em atividade de vocalização. Both et al. (2009) avaliando a estrutura de uma comunidade de anuros numa localidade sem estação seca pronunciada detectaram maior relação da vegetação aquática e da profundidade (assim como no presente estudo) na abundância das espécies. Porém, a condutividade da água e a presença de predadores também afetaram a estrutura da comunidade (Both et al., 2009). Os resultados de outros estudos em áreas com estação seca pronunciada apontam sempre uma influência do hidroperíodo (Santos et al., 2007; Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2011; Silva et al., 2012), conjuntamente com outras variáveis, como por exemplo profundidade (Santos et al., 2007), tipos de plantas e de margem (Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2012). Desta forma, verificamos que os resultados

dos diferentes estudos são divergentes, sendo que numa mesma região cada comunidade responde de maneira singular às variáveis ambientais. Esta divergência pode estar relacionada com características particulares de cada localidade estudada, como tamanho e composição do pool regional, composição das comunidades locais e estratégia reprodutiva das espécies, com flutuações ano-a-ano nas condições climáticas e também com limitações metodológicas e variáveis consideradas em cada estudo. Enfim, no PNSB a heterogeneidade ambiental dos ambientes utilizados para a reprodução parece ser o fator importante na comunidade de anfíbios, devido à relação específica das diferentes espécies com as características estruturais dos habitats.

CONCLUSÃO

A heterogeneidade ambiental das poças (fator ambiental) foi mais importante que a distribuição espacial das mesmas (fator espacial) no padrão de distribuição da riqueza de anfíbios nos ambientes lânticos. A variação interespecífica na distribuição espacial influenciada por diferentes características ambientais evidencia a existência de diferenças na seleção de habitat pelos anuros da comunidade do PNSB, resultando numa redução na distribuição espacial. Por outro lado, a grande concentração de espécies durante os meses mais quentes e úmidos do ano evidencia uma elevada sobreposição temporal, padrão este também registrado em áreas com estação seca pronunciada (e.g., Santos et al., 2007; Vasconcelos et al. 2009). Como as espécies apresentaram um padrão de resposta diferente no uso do habitat, a preservação dos diversos ambientes existentes no PNSB é importante para manutenção das populações existentes.

Agradecimentos

Agradecemos a Tiago S. Vasconcelos, Ricardo J. Sawaya, Paula C. Eterovick, Mateus F. Feitosa e Fernando R. Silva pela leitura e sugestões na versão preliminar do manuscrito. Agradecemos a administração do Parque Nacional da Serra da Bocaina pelo apoio logístico. Michel V. Garey e Diogo B. Provete agradecem a FAPESP pelas bolsas (proc. 2008/50575-1 e 2008/55744-6, respectivamente). Célio F. B. Haddad é grato a FAPESP pelo suporte financeiro (proc. 2001/13341-3 e 2008/50928-1) e CNPq pela bolsa produtividade. Denise C. Rossa-Feres agradece ao CNPq pela bolsa produtividade (proc. 302838/2007-4).

Referências Bibliográficas

- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71: 583-592.
- Afonso, L. & P. Eterovick, 2007. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 41: 949 - 963.
- Alford, R. 1999. Ecology: resource use, competition, and predation. *In*: McDiarmid, R. W. & R. Altig (Eds.), *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago and London: 240-278.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109-1122.
- Babbitt, K. J. 2005. The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 269-279.
- Baber, M. J. & K. J. Babbitt, 2004. Influence of habitat complexity on predator-prey interactions between the fish (*Gambusia holbrooki*) and tadpoles of *Hyla squirella* and *Gastrophryne carolinensis*. *Copeia* 2004: 173-177.
- Beja, P., C. D. Santos, J. Santana, M. J. Pereira, J. T. Marques, H. L. Queiroz, & J. M. Palmeirim, 2010. Seasonal patterns of spatial variation in understory bird assemblages across a mosaico flooded and unflooded Amazonian forests. *Biodiversity and Conservation* 19: 129-152.

- Bernarde, P. S. & R. A. Machado, 2000. Riqueza de espécies, ambientes de reprodução e temporada de vocalização da anurofauna em Três Barras do Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). *Cuadernos Herpetologia* 14: 93-104.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. *Journal of Herpetology* 32: 607-611.
- Bertoluci, J. & M. T. Rodrigues, 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 161-167.
- Binckley, C. A. & W. J. Resetarits, 2005. Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetles in aquatic communities. *Biology Letters* 1: 370-374.
- Bissonette, J. A. & I. Storch, 2007. Temporal dimensions of landscape ecology: Wildlife responses to variable resources. Springer, Heidelberg.
- Blanchet, F. G., P. Legendre & D. Borcard, 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89:2623–2632.
- Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51–68.
- Both, C., Í. L. Kaefer, T. G. Santos, & S. T. Z. Cechin, 2008. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History* 42: 205-222.
- Both, C., M. Solé, T. G. Santos & S. Z. Cechin, 2009. The role of spatial and temporal descriptors for Neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia* 624: 125-138.
- Browne, C. L., C. A. Paszkowski, A. L. Foote, A. Moenting & S. M. Boss, 2009. The relationship of amphibians abundance to habitat features across spatial scales in the Boreal Plains. *Ecoscience* 16: 209-223.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson, 1998. Model selection and inference. Springer-Verlag, New York.
- Cadotte, M. W. 2006. Dispersal and species diversity: a meta-analysis. *The American Naturalist* 167: 913-924.
- Cadotte, M. W. & T. Fukami, 2005. Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecology Letters* 8: 548-557.

- Canavero, A., M. Arim & A. Brazeiro, 2009. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: the role of diversity and climate. *Austral Ecology* 34: 741-750
- Cardoso, A. J. & J. E. Martins, 1987. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. *Papéis Avulsos de Zoologia* 36: 279-285.
- Chevan A. & M. Sutherland, 1991. Hierarchical partitioning. *American Statistician* 45: 90-96.
- Conte, C. E. & D. C. Rossa-Feres, 2007. Riqueza e distribuição espaço-temporal de anuros em um remanescente de Floresta de Araucária no sudeste do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 1025-1037.
- Cotton P. A. 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* 149: 135–142
- Diaz-Paniagua, C. 1987. Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetological Journal* 1: 167-169.
- Dray, S., P. Legendre & P. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483-493.
- Garey, M. V. & V. X. Silva, 2010. Spatial and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape in the Atlantic Semi-Deciduous Forest of southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* 5: 64-72.
- González-Megías, A., J. M. Gómez & F. Sánchez-Piñero, 2011. Spatio-temporal change in the relationship between habitat heterogeneity and species diversity. *Acta Oecologica* 37:179-186.
- Hartel, T., I. Sas, P. Angelo, I. C. Geltsch. 2007 The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review. *North Western Journal of Zoology* 3: 127-145.
- Hero, J. M., W. E. Magnusson, C. F. D. Rocha & C. P. Catterall, 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the Central Amazon rain forest. *Biotropica* 33: 131–141.
- Hiert, C. & M. O. Moura. 2010. Abiotic correlates of temporal variation of *Hypsiboas leptolineatus*. *Zoologia* 27: 703-708.
- IBAMA. 2002. Plano de manejo do Parque Nacional da Serra da Bocaina. MMA, Brasília.

- Jakob, C., G. Poizat, M. Veith, A. Seitz, & A. J. Crivelli, 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia* 499: 51-61.
- Koop, K. & P. C. Eterovick, 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40: 1813-1830.
- Kovach W. L. 2004. Oriana for Windows, version 2.02. Pentraeth, Wales, UK: Kovach Computer Services.
- Lassau, S. A., D. F. Hochuli, G. Cassis, & C. A. M. Reid, 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distributions* 11: 73-82.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Mac Nally, R. 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* 11: 1397-1401.
- Marsh, D. M., E. H. Fegraus, & S. Harrison, 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Animal Ecology* 68: 804-814.
- Martín, J., J. J. Luque-Larena, & P. López, 2005. Factors affecting escape behavior of Iberian green frogs (*Rana perezi*). *Canadian Journal of Zoology* 83: 1189-1194.
- Mouquet, N. & M. Loreau, 2003. Communities patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist* 162: 544-557.
- Mouquet, N., T. E. Miller, T. Daufresne, & J. M. Kneitel, 2006. Consequences of varying regional heterogeneity in source–sink metacommunities. *Oikos* 113: 481-488.
- Morin, P. J. 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology* 68: 675-683.

- Morin, P. 1999. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology* 80: 752-760.
- Morris, D. W. 2003 Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136, 1–13.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, & J. Kent, 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Navas, C. A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology* 46: 82-91.
- Parris, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392-400.
- Peel, M. C., B. L. Finlayson & T. A. McMahon, 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-1644.
- Pombal Jr., J. P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 57: 583-594.
- Prado, C. P. A., M. Uetanabaro & C. F. B. Haddad, 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 211-221.
- Quinn, G. P. & M. J. Keough, 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Resetarits, W., C. A. Binckley, & D. R. Chalcraft. 2005. Habitat selection, species interactions, and processes of community assembly in complex landscapes. *In*: Holyoak, M., M. A. Leibold & R. D. Holt (Eds.), *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 374-398.
- Resetarits, W. J. & H. M. Wilbur, 1989. Choice of ovoposition site by *Hyla chrysoscelis*: role of predators and competitors. *Ecology* 70: 220-228.
- Rosenzweig, M. L. 1991 Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *American Naturalist*, 137: S5–S28.

- Ribeiro, M. C., J. P. Metzger, A. C. Martensen, F. J. Ponzoni, & M. M. Hirota, 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142: 1141-1153.
- Rittenhouse, T. A. G. & R. D. Semlitsch, 2007. Distribution of amphibians in terrestrial habitat surrounding wetlands. *Wetlands* 27: 153-161.
- Saenz, D., L. A. Fitzgerald, K. A. Baum & R. N. Conner, 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs* 20: 64-82.
- Santos, T. G., D. C. Rossa-Feres & L. Casatti, 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia* 97: 37-49.
- Schiesari, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51: 412-423.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-38.
- Scott, N. J. & B. D. Woodward, 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: Surveys at breeding sites. In Heyer, W. R., M. A. Donnelly & R. W. McDiarmid (eds), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.: 118-125.
- Semlitsch, R. D. 2008. Differentiating Migration and Dispersal Processes for Pond-Breeding Amphibians. *The Journal of Wildlife Management* 72: 260-267.
- Silva, F. R., C. Candeira, and D. C. Rossa-Feres, 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation*:1-14.
- Silva, F. R., J. P. Gibbs & D. C. Rossa-Feres, 2011. Breeding habitat and landscape correlates of frog diversity and abundance in a tropical agricultural landscape. *Wetlands* 31:1079-1087.
- Sjögren-Gulve, P. 1994. Distribution and Extinction Patterns within a Northern Metapopulation of the Pool Frog, *Rana Lessonae*. *Ecology* 75: 1357-1367.
- Smith, M. A. & D. M. Green. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110-128.

- Spencer, M. L., L. Blaustein & J. E. Cohen, 2002. Oviposition habitat selection by mosquitoes *Culiseta longiareolata* and consequences for population size. *Ecology* 83: 669–679.
- Staggemeier, V. G., J. A. F. Diniz-Filho & L. P. C. Morellato, 2010. The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology* 98: 1409-1421.
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager & F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Tilman, D., C. L. Lehman & K. T. Thomson, 1997. Population dynamics in spatial habitats. In Tilman D. & P. Kareiva (eds), *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton: 3-20.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-21.
- Torres-Orozco, R. E., C. L. Jimenez-Sierra, R. C. Vogt & J.-L. Villareal-Bemitez, 2002. Neotropical tadpoles: spatial and temporal distribution and habitat use in a seasonal lake in Veracruz, México. *Phyllomedusa* 1: 81-91.
- Van Buskirk, J. 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936-1947.
- Vasconcelos, T. S., T. G. Santos, C. F. B. Haddad & D. C. Rossa-Feres, 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 26: 423-432.
- Vasconcelos, T. S., T. G. Santos, D. C. Rossa-Feres, & C. F. B. Haddad, 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87: 699-707.
- Vasconcelos, T. S. & D. C. Rossa-Feres, 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 5: 137-150.
- Vasconcelos, T. S., T. G. Santos, D. C. Rossa-Feres & C. F. B. Haddad, 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*. 673: 93-104.
- Venables, W. N. & B. D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.

- Walsh, C. & R. Mac Nally, 2008. Hier.part: Hierarchical Partitioning. R packages version 1.0-3.
- Wellborn, G. A., D. K. Skelly & E. E. Werner, 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology, and Systematics* 27: 337-363.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Werner, E. E. & K. S. Glennemeier, 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1999: 1-12.

Tabela 1. Variáveis ambientais dos corpos d'água amostrados no Parque Nacional da Serra da Bocaina, município de São José do Barreiro, São Paulo, Brasil. Poças: AP = açude permanente, PP = poça permanente, PT = poça temporária, BP = brejo permanente, BT = brejo temporário; CG = coordenadas geográficas; Área = área (m²); Prof = profundidade máxima (cm); Hidro = hidroperíodo, número de meses que o ambiente reteve a água; DF = distância da floresta (m); CD = porcentagem da cobertura do dossel sobre o corpo d'água; VA = porcentagem média da vegetação aquática na lâmina d'água; Herbs = porcentagem de vegetação herbácea na margem; Arbus = porcentagem de vegetação arbustiva na margem; Arbo = porcentagem de vegetação arbórea na margem.

Poça	CG	Área	Prof	Hidro	DF	CD	VA	Herbs	Arbus	Arbo
AP1	44°35'50"O	681	350	12	0	42	8	0	10	90
	22°43'45"S									
AP2	44°35'48"O	187	250	12	0	82	60	0	5	95
	22°43'44"S									
PP1	44°36'19"O	83	70	12	0	91.4	65	0	10	90
	22°46'28"S									
PP2	44°36'19"O	108	27	12	0	75.3	98	0	7	93
	22°46'29"S									

Tabela 1. Continuação

Poça	CG	Área	Prof	Hidro	DF	CD	VA	Herbs	Arbus	Arbo
PP3	44°38'02"O	139	35	12	41	30.3	70	75	20	5
	22°43'22"S									
PP4	44°38'00"O	415	33	12	19	32.1	90	89	9	2
	22°43'22"S									
BP2	44°36'56"O	601	40	12	26.2	0	95	60	40	0
	22°43'44"S									
BP4	44°37'16"O	279	23	12	2.4	3.5	40	80	15	5
	22°43'34"S									
BP5	44°37'16"O	286	42	12	88	0	85	90	10	0
	22°43'30"S									
BP8	44°37'34"O	624	27	12	97	0	98	60	40	0
	22°43'37"S									

Tabela 1. Continuação

Poça	CG	Área	Prof	Hidro	DF	CD	VA	Herbs	Arbus	Arbo
BP9	44°37'08"O	30	24	12	0	81.2	100	10	20	70
	22°45'07"S									
PT1	44°37'01"O	226	110	8	0	88	60	0	10	90
	22°44'06"S									
PT2	44°37'02"O	88	34	5	0	94.8	32	2	10	88
	22°44'06"S									
PT3	44°37'03"O	29	30	4	0	94.2	25	0	15	85
	22°44'06"S									
BT1	44°37'14"O	174	42	3	0	57.9	95	0	20	80
	22°45'08"S									

Tabela 2. Abundância relativa de machos vocalizando nos corpos d'água amostrados no Parque Nacional da Serra da Bocaina entre julho de 2008 e junho de 2009. Abreviações dos corpos d'água como na Tabela 1.

	AP1	AP2	PP1	PP2	PP3	PP4	BP2	BP4	BP5	BP8	BP9	PT1	PT2	PT3	BT1
<i>Rhinella icterica</i>	10	7	0	0	6	3	0	7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proceratophrys melanopogon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	0	1	0	0	0	6	9	3	2	4	0	0	0	0	0
<i>Bokermannohyla ahenea</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bokermannohyla gr. circumdata</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Dendropsophus elegans</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus microps</i>	25	45	5	7	8	1	0	0	0	0	0	23	65	45	13
<i>Dendropsophus minutus</i>	45	12	4	0	7	5	0	0	0	0	0	7	0	0	7
<i>Hypsiboas aff. polytaenius</i>	25	26	4	5	14	24	11	4	9	4	3	2	1	0	0
<i>Scinax eurydice</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax aff. duartei</i>	45	4	0	0	9	27	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Scinax aff. hayii</i>	2	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	3	0	0	7
<i>Scinax aff. obtriangulatus</i>	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Scinax squalirostris</i>	0	0	0	0	0	0	26	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Trachycephalus imitatrix</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Physalaemus barroioi</i>	0	0	0	0	1	30	7	12	14	3	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus cuvieri</i>	0	0	0	0	0	10	0	0	5	0	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus olfersii</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus furnarius</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chiasmocleis aff. mantiqueira</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Riqueza total	7	7	4	3	9	10	6	4	5	4	3	6	2	2	4

Tabela 3. Modelos da influência das variáveis climáticas na distribuição sazonal de anuros no Parque Nacional da Serra da Bocaina. Valores do critério de informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AIC_c), graus de liberdade (GL), o poder preditivo ($wAIC_c$) e a variação no poder preditivo entre os modelos (ΔAIC_c). Prec = Precipitação mensal; Tvar = Variação média diária na temperatura; Tmáx = temperatura média máxima.

Modelos	AIC_c	GL	W_{AIC_c}	ΔAIC_c
Prec	64.488	3	0.296	0.0
Tmáx+Prec	64.684	4	0.269	0.2
Tmáx	65.678	3	0.128	1.7
Tvar+Prec	66.026	4	0.117	1.9
Tmáx+Tvar+Prec	66.171	5	0.100	2.2
Tmáx+Tvar	66.666	4	0.070	2.9
Tvar	67.362	3	0.012	6.4

Tabela 4. Melhor modelo da influência das variáveis climáticas, baseados nos menores valores de AICc, na distribuição temporal dos machos em vocalização de oito espécies registradas no Parque Nacional da Serra da Bocaina, São José do Barreiro, São Paulo, Brasil. Prec = precipitação mensal; Tmín = temperatura média mínima; Tmáx = temperatura média máxima; Tvar = Variação média diária na temperatura.

Espécies	Melhor modelo	AICc	GL	WAICc
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	Prec+Tvar	48.57	4	0.392
<i>Dendropsophus microps</i>	Tmín	80.44	3	0.446
<i>Dendropsophus minutus</i>	Tmáx	84.03	3	0.374
<i>Hypsiboas</i> aff. <i>polytaenius</i>	Tmáx	108.7	3	0.411
<i>Physalaemus barrioi</i>	Prec	87.6	3	1
<i>Rhinella icterica</i>	Tmáx	66.15	3	0.207
<i>Scinax</i> aff. <i>duartei</i>	Tmáx+Tvar	73.95	4	0.434
<i>Scinax squalirostris</i>	Prec	49.62	3	0.423

Tabela 5. Resultados da análise de partição hierárquica para avaliar a influência dos descritores da heterogeneidade estrutural dos habitats sobre a riqueza e abundância de machos de oito espécies de anuros. O parâmetro “I” mostra o efeito da variável isoladamente, e “J” o efeito da interação com as demais variáveis. Valores em negrito foram significativos ao nível de 5%. NA = número de árvores com diâmetro a altura do peito superior a 60 cm num raio de 2 m da margem das poças; CD = porcentagem da cobertura do dossel; VA = porcentagem média de vegetação aquática no espelho d’água; DF = distância da floresta (m); Prof = profundidade (m); Hidro = hidroperíodo (número de meses que o ambiente reteve água).

		Área	NA	CD	VA	DF	Prof	Hidro
Riqueza	I	0.075	0.032	0.147	0.299	0.020	0.051	0.106
	J	0.108	0.032	0.014	0.114	0.004	0.071	0.059
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	I	0.283	0.063	0.186	0.029	0.052	0.102	0.040
	J	0.131	0.140	0.287	0.081	0.102	0.051	0.104
<i>Dendropsophus microps</i>	I	0.037	0.083	0.132	0.105	0.041	0.089	0.224
	J	0.061	0.211	0.269	0.198	0.136	0.029	0.165

Tabela 5. Continuação

		Área	NA	CD	VA	DF	Prof	Hidro
<i>Dendropsophus minutus</i>	I	0.139	0.051	0.028	0.086	0.037	0.493	0.024
	J	0.071	0.061	- 0.028	0.111	0.016	0.324	-0.008
<i>Hypsiboas aff. polytaenius</i>	I	0.093	0.034	0.049	0.195	0.012	0.252	0.172
	J	0.128	-0.028	-0.006	-0.007	-0.012	0.195	0.122
<i>Physalaemus barrioi</i>	I	0.059	0.054	0.167	0.072	0.034	0.083	0.037
	J	0.046	0.103	0.122	-0.067	0.051	-0.020	0.072
<i>Rhinella icterica</i>	I	0.072	0.022	0.148	0.133	0.082	0.326	0.091
	J	0.033	-0.022	-0.100	0.022	-0.051	0.149	0.064
<i>Scinax aff. duartei</i>	I	0.208	0.019	0.048	0.0174	0.026	0.203	0.040
	J	0.116	-0.010	-0.018	0.024	-0.020	0.229	0.039
<i>Scinax aff. hayii</i>	I	0.010	0.051	0.042	0.003	0.029	0.025	0.232
	J	-0.010	0.050	-0.037	0.002	0.010	-0.013	0.005

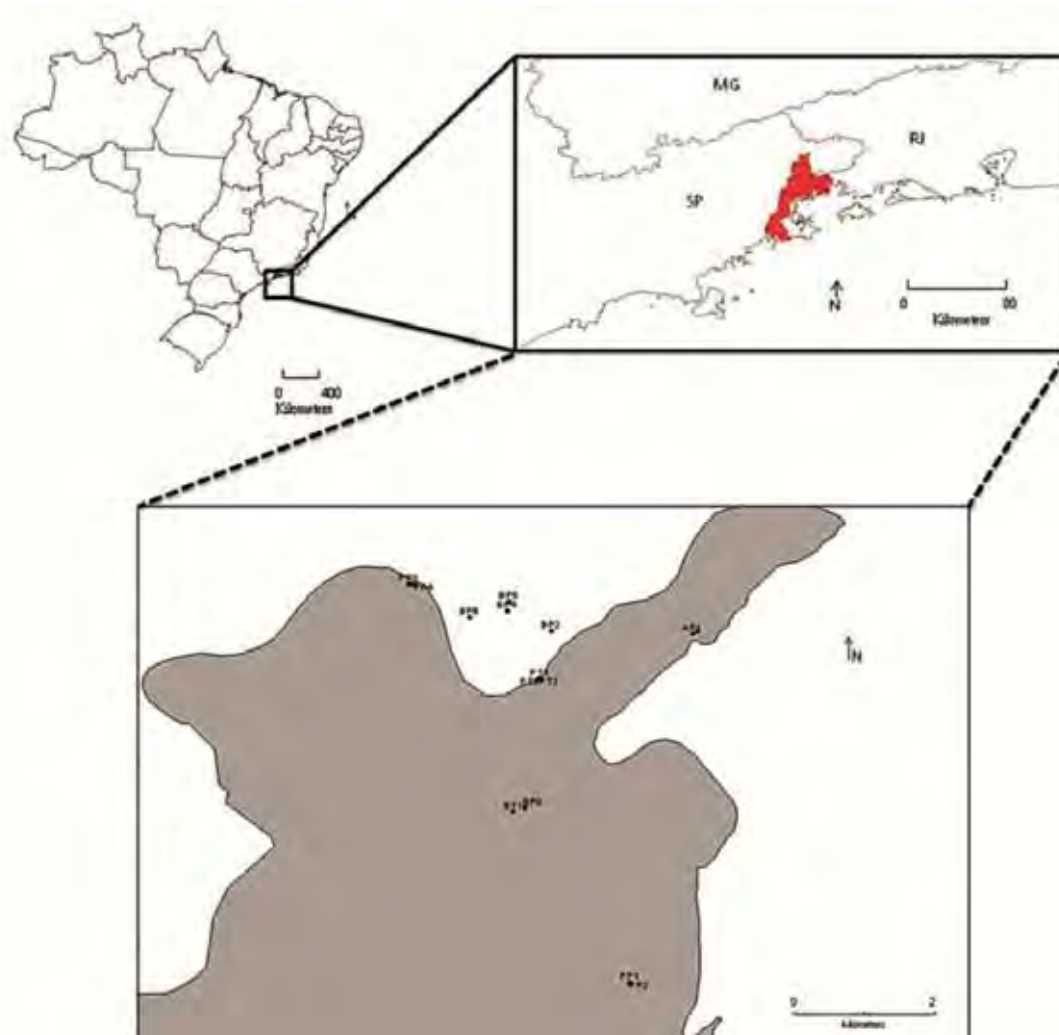


Figura 1. Localização geográfica do Parque Nacional da Serra da Bocaina, na divisa dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro, sudeste do Brasil.

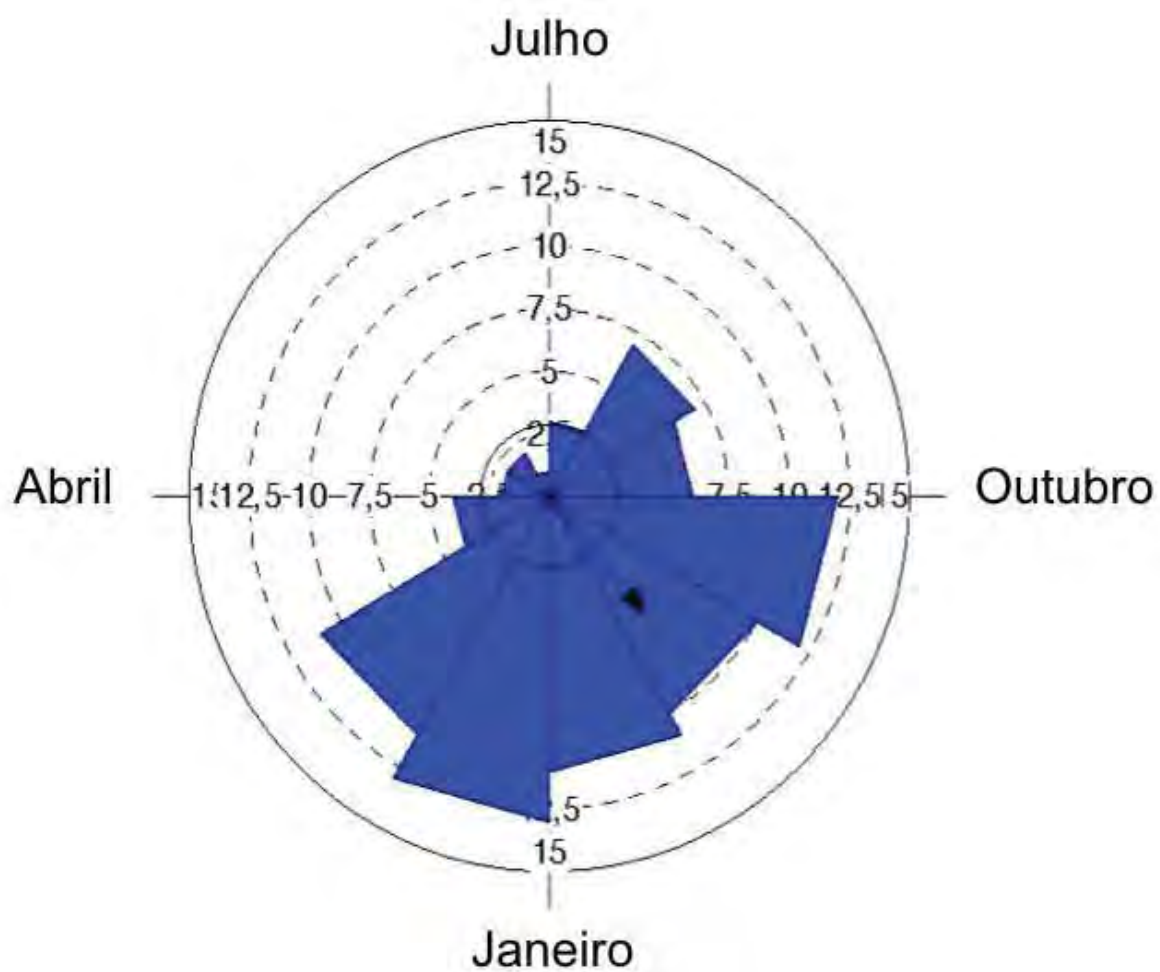
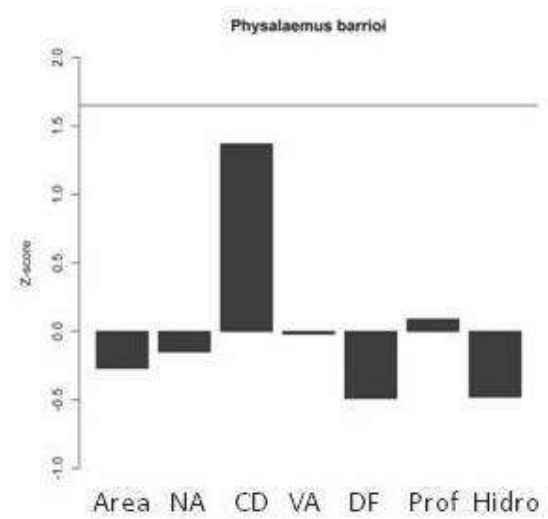
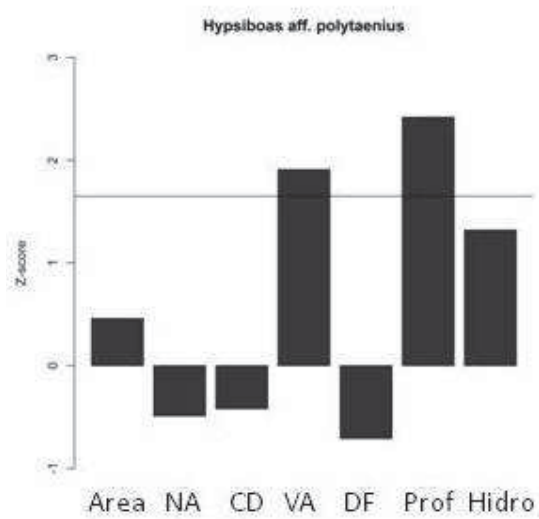
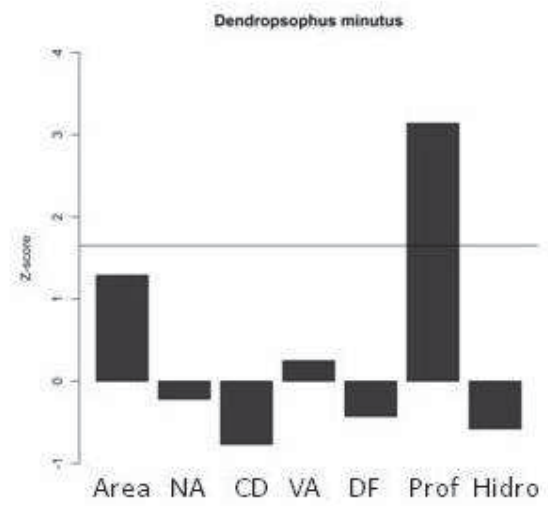
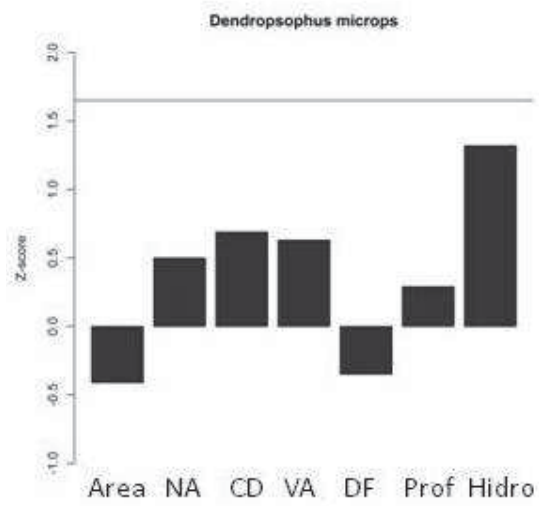
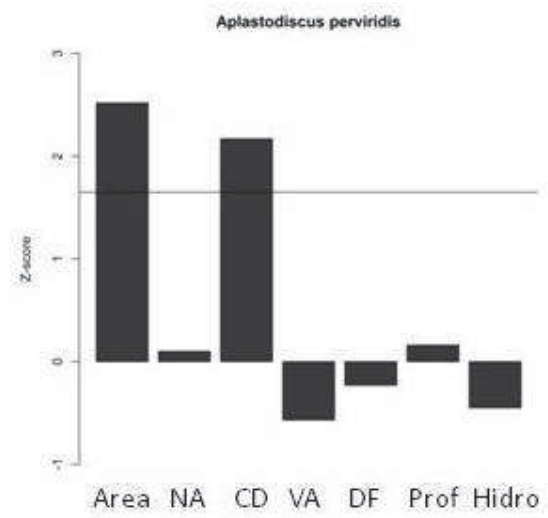
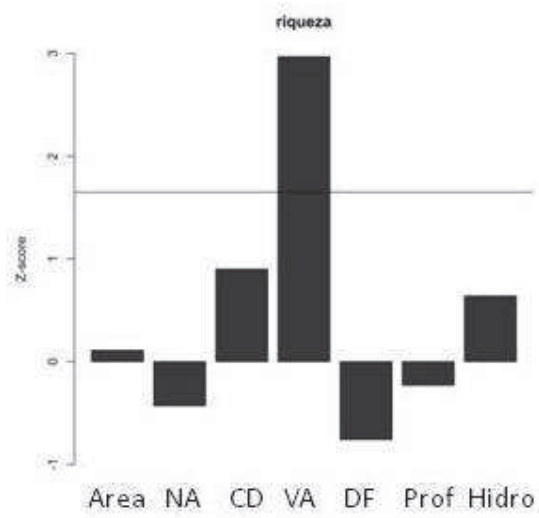


Figura 2. Diagrama em rosa da análise circular da riqueza de espécies de anuros no Parque Nacional da Serra da Bocaina. Ângulos representam os meses de julho 2008 a junho de 2009. O comprimento do vetor médio é uma medida da concentração dos dados durante o período amostrado.

Familia/Espécies	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J
Bufonidae												
<i>Rhinella icterica</i>	■	■	■	■	■	■					■	■
Cycloramphidae												
<i>Proceratophrys melanopogon</i>				■	■							
Hylidae												
<i>Aplastodiscus perviridis</i>				■	■	■	■	■	■			
<i>Bokermannohyla ahenea</i>							■	■				
<i>Bokermannohyla gr. circumdata</i>						■	■	■				
<i>Dendropsophus elegans</i>							■	■				
<i>Dendropsophus microps</i>			■	■	■	■	■	■	■			
<i>Dendropsophus minutus</i>		■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Hypsiboas aff. polytaenius</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Scinax eurydice</i>								■				
<i>Scinax aff. duartei</i>		■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Scinax aff. hayii</i>		■	■	■	■		■	■				
<i>Scinax aff. obtriangulatus</i>	■	■	■							■		
<i>Scinax squalirostris</i>	■	■		■	■	■	■	■				
<i>Trachycephalus imitatrix</i>		■		■	■	■	■	■				
Leiuperidae												
<i>Physalaemus barrioi</i>		■	■	■	■	■	■	■	■			
<i>Physalaemus cuvieri</i>				■	■	■	■	■				
<i>Physalaemus olfersii</i>				■	■							
Leptodactylidae												
<i>Leptodactylus furnarius</i>						■	■					
Microhylidae												
<i>Chiasmocleis aff. mantiqueira</i>					■	■	■					
Riqueza	3	7	6	12	10	11	13	11	4	2	2	1

Figura 3. Distribuição temporal dos machos em vocalização registrados no Parque Nacional da Serra da Bocaina entre julho de 2008 e junho de 2009. Barras cinza representam os meses nos quais as espécies foram encontradas, e pretas representam o pico de abundância.



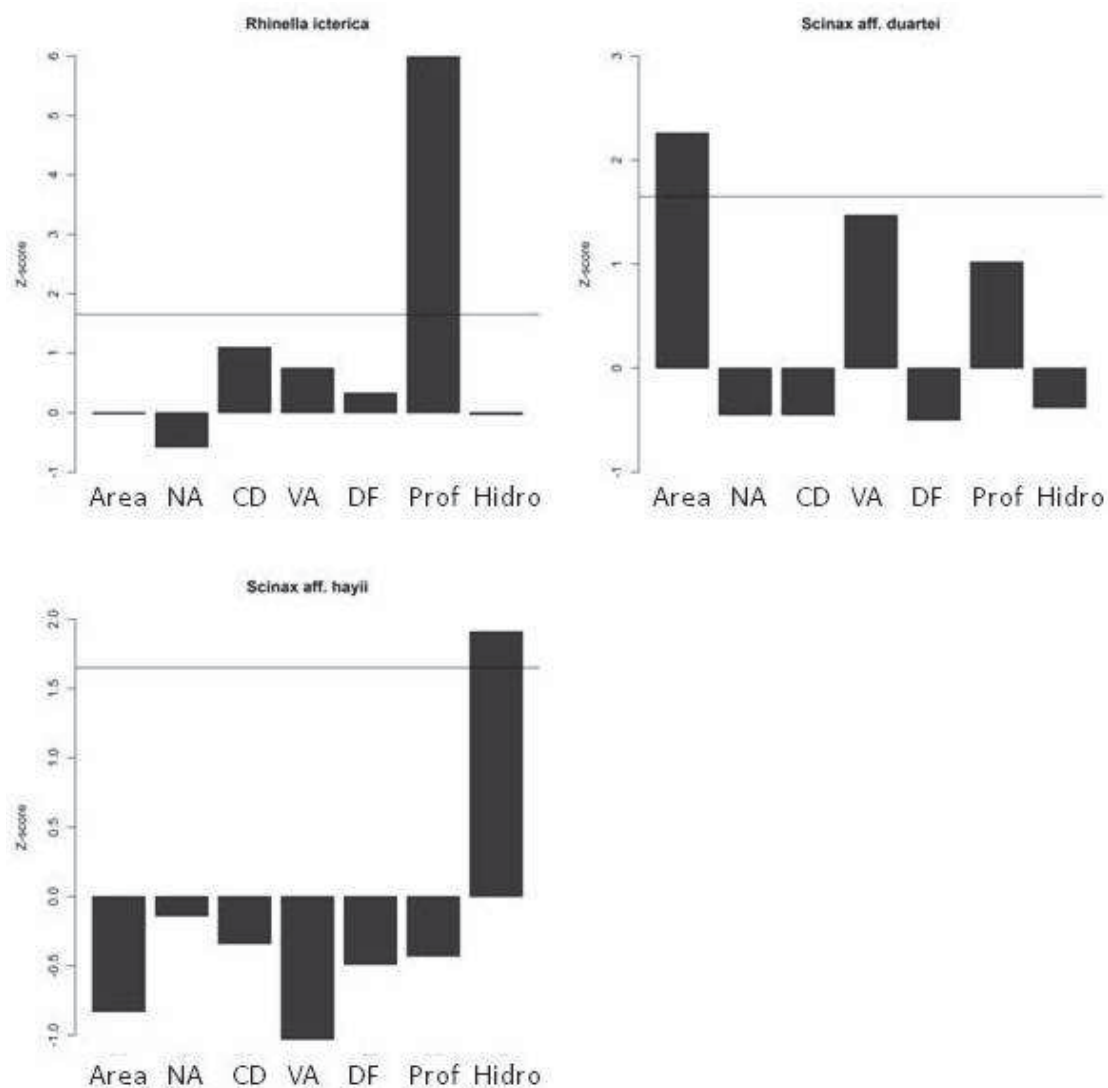


Figura 4. Contribuição independente (“I”) de cada descritor estrutural do habitat na abundância de sete espécies de anfíbios no Parque Nacional da Serra da Bocaina entre julho de 2008 e junho de 2009. A linha horizontal representa o intervalo de confiança superior a 95% para o valor da estatística Z (Z-score). Área = tamanho da poça; NA = número de árvores com PAP > 60cm distando no máximo 2m de raio a partir da margem da poça; CD = cobertura de dossel; VA = porcentagem de vegetação aquática; DF = distância da área de mata mais próxima; Prof = profundidade máxima da poça; Hidro = hidroperíodo.

LRH: Garey, Haddad, and Rossa-Feres

RRH: Diverse of reproductive modes in frogs

Does Environmental Heterogeneity Predict the Diversity of Reproductive Modes in Atlantic Forest?

Michel V. Garey^{1,4}; Célio F. B. Haddad² and Denise de C. Rossa-Feres³

¹ Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, UNESP, *campus* São José do Rio Preto, São Paulo, Brazil. 15054-000.

² Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, C. P. 199, Rio Claro, São Paulo, Brazil. 13506-900.

³ Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, UNESP, *campus* São José do Rio Preto, São Paulo, Brazil. 15054-000.

⁴ Corresponding author, e-mail: michelgarey@gmail.com

Received ____; revision accepted ____.

ABSTRACT

According to the niche theory, the more heterogeneous the environment, the higher is the species richness. Thus, we predicted that environments with high environmental heterogeneity would have higher anuran species richness and, consequently more reproductive modes. We systematically sampled 15 lentic water bodies (habitat) and other environments likely to be used by anurans for breeding in two landscapes: forest and grasslands. We applied two methodologies of sampling: visual encounter surveys, and survey at breeding sites. We used six habitat descriptors to evaluate the environmental heterogeneity of the water bodies. We found that environments inside the forest had higher species richness and diversity of reproductive modes in comparison with grasslands. This variation may be a simple reflection of greater species richness in the forest due to greater environmental heterogeneity. However, contrary to our hypothesis, when we took into account only lentic water bodies, we observed that the diversity of reproductive modes decreased as environmental heterogeneity increased, independently from species richness. Our results suggest that there is an increased frequency of reproductive modes independent of water inside forests, as a consequence of the greater supply of humid microhabitats and of the higher environmental heterogeneity in relation to grasslands. The higher humid inside the forest, which enables many species to use other environments to reproduce inside the forest, such as bromeliads, leaf litter, and streams, resulting in a higher diversity of reproductive modes and a lower species diversity in the ponds. However, some species only breed in lentic water bodies in open areas, in which we recorded greater diversity of reproductive modes compared to lentic habitats in forests. This result shows the importance of preserving environments used by anurans for breeding, both inside forests and in grasslands.

Key words: amphibians; forest; grasslands; landscape heterogeneity; species richness

Introduction

ONE OF THE KEY QUESTIONS IN COMMUNITY ECOLOGY IS TO UNDERSTAND THE PROCESSES THAT ORIGINATE PATTERNS OF DISTRIBUTION, abundance and interactions among species (Vellend 2010). Several biotic and environmental factors explain the variation in richness and community composition, such as competition and predation (Bohannan & Lenski 2000), primary productivity (Chase & Ryberg 2004), the energy of the system (Wright *et al.* 1993), stochastic events (Ellwood *et al.* 2009), climate (Vasconcelos *et al.* 2010), and environmental heterogeneity (Tews *et al.* 2004). The importance of these factors is scale-dependent (local, regional, or continental).

Environmental heterogeneity includes from variation in the quality of the soil to vegetation structure (Ricklefs 1977). The environmental heterogeneity hypothesis predicts that more heterogeneous environments have more types of habitats and micro-habitats available that can be exploited in different ways, favoring the occurrence of a higher richness of species (Bazzaz 1975, Huston 1999). The direct relationship between environmental heterogeneity and species richness has been demonstrated for several taxa, including ants (Ribas *et al.* 2003), fish (Pratt & Smokorowski 2003), amphibians (Vasconcelos *et al.* 2009), and other groups (see review in Tews *et al.* 2004). However, a negative relationship between richness and heterogeneity has also been documented (Sullivan *et al.* 2000, Sullivan & Sullivan 2001), being the results dependent on the habitat and taxonomic group analyzed (Tews *et al.* 2004). The most common pattern for amphibians is the occurrence of a higher richness of species in more

heterogeneous environments (Vallan 2002, Vasconcelos *et al.* 2009), as well as for 85% of the groups analyzed by Tews *et al.* (2004).

The distribution of anurans is strongly related to abiotic factors. Among those, the distribution and availability of water seem to be the most important (McDiarmid 1994), since anurans have a permeable skin and most species have a biphasic life cycle, with terrestrial adults and an aquatic larval stage (Duellman & Trueb 1986, Wells 2007). Despite the majority of species use aquatic environments for reproduction, others have reproductive modes with different degrees of independence from water. The extreme of this independence is observed in direct-developing species with terrestrial eggs, such as members of the genus *Brachycephalus* (Pombal 1999, Haddad & Prado 2005).

The reproductive mode in amphibians is defined by a combination of several characteristics, such as oviposition site, egg and spawning features, type of parental care, duration of larval stage and stage of development of newly hatched tadpoles (Salthe & Duellman 1973, Duellman 1985). Nearly 80% of the reproductive modes known for anurans occur in the Neotropics and around 69% in the Atlantic forest (Haddad & Prado 2005). Tropical forests are landscapes with high environmental heterogeneity and many high humid microhabitats (Ribeiro *et al.* 2009). The success in use of these microhabitats probably favored the diversification of reproductive modes (Haddad & Sawaya 2000, Haddad & Prado 2005), some of them being very common or even exclusive to forested environments, such as terrestrial and arboreal nests (Wells 2007). In this context, the diversity of reproductive modes is expected to be higher inside the forest.

Few studies tested which biotic or abiotic variables are related to the diversity of reproductive modes. Vasconcelos *et al.* (2010) observed that altitude and annual rainfall were

positively correlated with anuran species richness and diversity of reproductive modes of anurans at a regional scale. Duellman (1988) analyzed the distribution of some reproductive modes in relation to the environment where they were registered and found that some modes were specific of open areas whereas others occurred only in the forest. However, as far as we know, the relationship between habitat structure (environmental heterogeneity) and diversity of reproductive modes has never been tested, and this is the first time that the number of reproductive modes and the spatial distribution of species with different reproductive modes are analyzed in the context of ecological factors, looking for causal relationships. Understanding these relationships is important to support conservation decisions regarding preservation of amphibian breeding habitats.

Thus, our aims were (1) to determine the number of reproductive modes of anurans in an area of Atlantic Forest; (2) to test if there is a difference in the diversity of reproductive modes between open and forested areas; (3) test if the number of reproductive modes only in lentic water bodies is associated with the habitat heterogeneity. Our predictions concerning the objectives were: (1) we expected to record a wide range of reproductive modes, due to the great number of reproductive modes in the Atlantic Forest; (2) since forest environments have a greater diversity of habitats (e.g., leaf-litter) that can be exploited for reproduction compared to open areas, we expect that there is a greater number of reproductive modes inside the forest; (3) according to the environmental heterogeneity hypothesis we expect that ponds with greater heterogeneity have a more had an anuran assemblage with greater number of reproductive modes. We hope that the results obtained in this study will assist conservation decision-making for the preservation of water bodies in the Atlantic Forest.

METHODS

STUDY AREA. - This study was conducted at the Serra da Bocaina National Park (SBNP, 22°40', 23°20' S and 44°24', 44°54' W) located in the Serra do Mar (IBAMA, 2000), at the boundary between states of São Paulo and Rio de Janeiro. The park preserves 104,000 ha of Atlantic Forest (*sensu* Ab'Saber 1977), with several phytophysionomies distributed at altitudes ranging from 0 to 2095 m (IBAMA 2000). The climate is temperate, without a well-defined dry season and with temperatures that exceed 22° C during the summer (Peel *et al.* 2007). The annual rainfall varies from 1500 to 2000 mm, with average annual temperature of 23° C that can reach 0° in the colder months (IBAMA 2000).

SAMPLING DESIGN. - We made monthly samplings from July 2008 to June 2009. Additional samplings were made during the peak of species activity, between November 2009 and February 2010. Two different and complementary methodologies of sampling were employed: visual encounter surveys (Crump & Scott Jr. 1994), and surveys at breeding sites (Scott Jr. & Woodward 1994). Regular samplings were conducted in 15 lentic water bodies located between 1300 and 1600 m a.s.l. (Fig. 1, Table 1) in order to control for possible effects of altitudinal variation in diversity and species composition. We sampling nine ponds located within the Dense Montane Ombrophilous forest and six ponds in Montane Grasslands. These two vegetation types are very different in structure, especially in canopy cover, being the higher heterogeneity inside forest promoted by arboreal species, which are absent or little abundant in grasslands. The Dense Montane Ombrophilous (hereafter DMO) is defined by its complexity and heterogeneous structure, besides its high humidity, high epiphyte diversity, lianas and tree species. The

vegetation can be divided into three distinct categories: top, with tree species exceeding 30 meters; intermediate with species ranging from 10 to 15 meters; bottom, composed by herbs and shrubs. The Montane Grasslands (hereafter MG) are altitude fields constituted by natural and anthropogenic adjacent areas, formed after deforestation, and are characterized by shallow soil with exposed rocks and vegetation consisting predominantly consisted of grasses, herbaceous undergrowth and creeping fern (*Pteridium aquilinum*). Also, the MG are frequently hit by natural and anthropogenic fires. Sporadic samplings were also taken in other DMO and MG environments such as leaf litter, bromeliads, temporary and permanent streams, as an effort to record as many species as possible. The sporadic sampling was equivalent between forest and grassland. We recorded the species' reproductive activity and their reproductive modes in each environment following Haddad & Prado (2005). It was not possible to determine the reproductive mode of *Scinax flavoguttatus* because we did not find individuals of this species reproducing.

We measured the following environmental variables to quantify the heterogeneity of lentic water bodies: (1) percentage of each vegetation strata (herbaceous, shrubby, and arboreal) at the margin, which is an evidence of the availability of microhabitats that can be used as calling and spawning site; (2) months in which the water body retained water from July 2008 to June 2009, since ponds with longer hydroperiod remain available for reproduction for a longer period; (3) percentage of vegetation cover on water surface, since the greater the amount of vegetation, the greater is the availability of calling sites, spawning sites and refuge for tadpoles (Martín 2005); (4) percentage of pond canopy cover, which will influence the quantity and quality of food, influencing individual performance (Schiesari 2006); (5) maximum depth, representing the volume available for tadpoles, and (6) size, which is a measure of the available area, and the

environmental heterogeneity hypothesis assumes that larger or voluminous areas are more likely to contain higher environmental heterogeneity and therefore more species (Huston, 1979). We estimated the percentages of vegetation strata and vegetation cover on water surface visually using panoramic photos around the perimeter of water bodies. For this, ponds was divided into quadrants that were analyzed separately, and classified into categories (0-10, 11-20, 21-30, 31-40, 41-50, 51-60, 61-70, 71-80, 81-90, 91-100%). We estimated the size of the lentic water bodies applying geometric formulae that most resembled the shape of each water body. We estimated canopy cover of lentic water bodies using a spherical densiometer (Forestry Suppliers, Jackson, MS, U.S.A.) with measurements taken in four directions (north, south, east, and west) over each environment. The environmental heterogeneity of the inside of water bodies has not been evaluated.

STATISTICAL ANALYSES. - To compare species richness between water bodies inside forest and in grasslands, we calculated rarefaction curves based on species abundance per water body (Gotelli & Colwell 2001) with a 95% confidence interval (Colwell et al. 2004). Rarefaction curves were constructed in the software EstimateS v.8.2 (Colwell *et al.* 2005). We compared the number of reproductive modes between forest and grassland through the gross number of reproductive modes sampled in each environment.

We assessed the similarity in the composition of reproductive modes among lentic water bodies in grasslands and those inside the forest by a cluster analysis, using the Jaccard similarity coefficient and the UPGMA clustering method (Krebs 1999), using the software Past v.2.02 (Hammer et al. 2001). The environmental heterogeneity of lentic water bodies was quantified using the Shannon-Wiener index (Silva et al. 2011; Marrini et al. *in press*). For anurans that

occurred in lentic water bodies, we used linear regression analyses (Zar 1999) to test whether environmental heterogeneity or species richness (independent variables) were associated with number of reproductive modes (dependent variable).

We verified the assumptions of linear regression and Student's t test by inspecting model diagnostic plot (Q-Q plot of model residuals and plot of model residuals vs. fitted values) (Quinn & Keough 2002). The data were normally distributed and had homogeneity of variance. We used the Student's t test (Zar 1999) to test if: (i) there are differences in number of reproductive modes among lentic water bodies located in two landscapes, forest and grasslands; (ii) the environmental heterogeneity of lentic water bodies is higher in the forest in relation to grasslands. Data are presented as mean $\pm$ standard deviation. In all tests we considered an alpha of 5%.

RESULTS

We recorded 38 anuran species in the Serra da Bocaina National Park and a total of 11 reproductive modes (Table 2). From those, forested environments harbored 28 species (Fig. 2) with nine reproductive modes (Table 3), whereas grasslands harbored 18 species (Fig. 2) with seven reproductive modes (Table 3). The forest was richer in species than grasslands (Fig. 2). Overall, 20 species (53%) used lentic water bodies for reproduction, 11 (29%) reproduced in streams and eight (21.1%) used other environments, such as leaf litter and bromeliads, usually located inside the forest. *Scinax* sp. (aff. *obtriangulatus*) occurred in both lentic water bodies and streams (Table 2).

The two landscapes differed in the number and composition of reproductive modes, being four reproductive modes recorded only in forested areas (modes 3, 10, 23, and 25), two recorded only in grasslands (modes 4 and 30; Tables 2 and 3), and five recorded in both environments (modes 1, 2, 5, 11, and 36). Reproductive modes 3, 4, 23, 30, and 36 were exclusive to only one species each. The frequency of occurrence of reproductive modes also differed between the two environments (Table 2). Eggs deposited directly into lentic water bodies, with exotrophic tadpoles (mode 1 *sensu* Haddad & Prado 2005) was the most common reproductive mode, observed in 12 species (31.6%), being 9 species (31%) in forest and 10 species (55.5%) in grasslands (Table 2). Forested environments had a higher similarity in the diversity of reproductive modes among themselves than in comparison to the grasslands. Additionally, grassland environments were also more similar to each other (Fig. 3).

Considering only lentic water bodies, ponds inside forest (Shannon-Wiener index 1.51 ± 0.2) had a higher environmental heterogeneity than ponds in grasslands (Shannon-Wiener 1.13 ± 0.22) ($t = 3.44$; $DF = 13$; $P = 0.004$; Fig. 4). However, the number of reproductive modes was higher in lentic water bodies in grasslands (3.33 ± 1.03) than those in forested areas (1.67 ± 0.87) ($t = -3.38$; $DF = 13$; $P = 0.005$). About 38% of the variation in the number of reproductive modes was related to environmental heterogeneity of habitat. However, contrary to our expectations, a higher number of reproductive modes was observed in less heterogeneous environments ($r = 0.618$; $F_{(1, 13)} = 7.8$; $P = 0.015$; Fig. 5). The number of reproductive modes was not related to species richness ($r^2 = 0.14$; $F_{(1, 13)} = 2.15$; $P = 0.166$) in lentic water bodies.

DISCUSSION

We found a higher number of reproductive modes in forested than in grassland areas. The greatest number of reproductive modes inside the forest could be the consequence of greater frog species richness or due to the greater heterogeneity of this landscape. We found that the habitat heterogeneity was an important predictor of the number and diversity of reproductive modes that occur in lentic water bodies in different landscapes (open area and forest) in the Atlantic Forest. In addition, the number of reproductive modes in lentic water bodies was not related to species richness in Atlantic Forest. These results corroborate our prediction that more heterogeneous environments harbor a higher number of reproductive modes. However, we observed a negative relationship between number of reproductive modes and environmental heterogeneity when we considered only lentic water bodies. This was probably due to the fact that lentic water bodies inside forest have higher heterogeneity and lower number of reproductive modes in comparison with those located in grasslands areas. A large proportion of species associated with forested areas had reproductive modes with varying degrees of independence from water (Duellman & Trueb 1986, Haddad & Prado 2005, Wells 2007). The higher availability of humid habitats and microhabitats in the forest probably favored the occurrence of reproductive modes independent of water, like those with arboreal and soil nests (Sawaya & Haddad 2000, Prado *et al.* 2002, Haddad & Prado 2005).

Arboreal eggs and direct development were recorded only in forest. The direct development is the most water independent reproductive mode observed in anurans (Duellman & Trueb 1986, Wells 2007) and occurs in several families, such as Brachycephalidae, and Microhylidae (Haddad & Prado 2005, Wells 2007). In general, species with direct development and arboreal eggs are associated with forest environments due to low desiccation risk of eggs (Duellman & Trueb 1986, Wells 2007, Touchon & Warkentin 2008). The occurrence of

specialized reproductive modes in the forest increases the number of reproductive modes, but not necessarily increases the proportion of reproductive modes associated with lentic water bodies.

Eggs deposited directly in lentic water bodies, with exotrophic tadpoles without any parental care (mode 1) is the most widespread reproductive mode in anurans (Duellman 1985), and was recorded in all environments. This is considered the most ancestral reproductive mode, with others representing adaptations to evolutionary pressures in different environments (Salthe & Duellman 1973, Duellman & Trueb 1986, Haddad & Prado 2005, Wells 2007). The reproductive mode 1 was the most common in our study site, occurring in greater proportion in grasslands. Grasslands have a homogeneous landscape and a lower availability of humid habitats, such as bromeliads, streams, tree holes containing water, and humid forest floor, which probably influenced the occurrence of more species with that reproductive mode in relation to forested areas. The frequency of occurrence of mode 1 differs among localities, being more frequent in environments with intermediate levels of precipitation, and consequently, intermediate humidity: 52.4% in the Semideciduous Atlantic forest (Garey & Silva 2010), 50% in the Chaco (Perotti 1997), 62.5% in the Pantanal (Prado *et al.* 2005), and 53.6% in the Cerrado (Brasileiro *et al.* 2005). Reproductive mode 1 is less common in more humid forested biomes, such as the Atlantic forest in SBNP (31.6%; this study) and the Amazon forest (36.2%; Hödl 1990). On the other hand, this reproductive mode was also less frequent in extremely dry environments, such as the Caatinga (25%; Vieira *et al.* 2007). Probably because only reproductive modes with higher degree of protection against drying of spawning are successful in this harsh conditions.

Eggs in foam nests were observed in 13.5% of species of the SBNP and were more common in grasslands in relation to the forest. Eggs in foam nest are likely an evolutionary step

towards terrestriality (Duellman & Trueb 1986, Prado *et al.* 2002) and an adaptation to seasonal environments with high temperatures and fluctuations in water level (Heyer 1969, Duellman & Trueb 1986). The foam of egg masses prevent desiccation keeping a mild temperature (Gorzula 1977, Wells 2007), while protecting the eggs against predation (Downie 1988). These factors help explain the high proportion of species with foam nests in seasonal environments or with severe climatic conditions, such as the Chaco (Perotti 1997), Caatinga (Prado *et al.* 2005), and the Cerrado (Eterovick & Sazima 2004). Arboreal eggs deposited in the axils of bromeliads are a common reproductive mode in the sandy coastal plain vegetation (“restinga”, Schineider & Teixeira 2001) and forested areas (Heyer *et al.* 1990). We recorded this reproductive mode for *Flectonotus* aff. *fissilis* both in the forest as in grasslands, where some isolated arboreal bromeliads occurred 30 to 60 m apart from the forest. We recorded calling activity of males and females with eggs on their dorsum in these bromeliads. Despite being a specialized reproductive mode, its distribution is dependent on bromeliads, regardless the location of the bromeliad.

We have recorded no relationship between species richness and number of reproductive modes. However, we found a relationship between the number of reproductive modes with environmental heterogeneity. Environmental heterogeneity is considered one of the main factors determining species composition, both at the regional (Parris 2004) and local scales (Afonso & Eterovick 2007, Vasconcelos *et al.* 2009, Silva *et al.* 2011). Tews *et al.* (2004) argue that the relationship between environmental heterogeneity and species richness depends on how the environmental heterogeneity is perceived by different guilds of species, how species diversity was measured, the definition and measurement of plant structure, and the spatial and temporal scales of study. Besides these factors, amphibian distribution is influenced by reproductive modes, which are dependent of humidity and environmental heterogeneity.

The variation in anuran species composition is related to habitat selection, which depends on environmental heterogeneity (Santos *et al.* 2007, Vasconcelos *et al.* 2009, Silva *et al.* 2011), biotic factors (e.g., presence of predators), abiotic factors, such as temperature and humidity (Rudolf & Rödel 2005, Lehtinen & Carfagno, 2011), besides the reproductive strategy of species (Haddad & Prado 2005). Together, these factors determine the occurrence pattern of each species depending on natural history. The reproductive modes of amphibians are associated with different degrees of humidity and water availability, and this relationship appears to regulate their spatial distribution, possibly representing an evolutionary filter restricting their geographical distribution in the biomes (Rossa-Feres *et al.* 2011). As a consequence, species with terrestrial or semiterrestrial reproductive modes are common in less seasonal areas (Haddad & Prado 2005), but are rare or absent in seasonally dry areas (Santos *et al.* 2007, Vasconcelos *et al.* 2010). This pattern of distribution is evident at the local scale and thus the highest number of reproductive modes in lentic water bodies with less environmental heterogeneity in our study site is due to the presence of species with reproductive modes resistant to desiccation (Prado *et al.* 2002, Haddad & Prado 2005), such as *Physalaemus cuvieri*, *Leptodactylus furnarius*, and *Leptodactylus latrans* (Eterovick & Sazima, 2004, Haddad *et al.* 2008). On the other hand, species that breed in water bodies inside forest have reproductive modes and eggs with less protection against desiccation, because the higher humidity of forest environments reduces the risk of desiccation.

CONCLUSION

Environmental heterogeneity was an important predictor of the number and diversity of reproductive modes at local scale in the Atlantic forest. There was a higher number of species

inside the forest that used environments other than water bodies to reproduce, such as bromeliads and leaf litter. This resulted in a higher number of reproductive modes in forested areas, but with a lower number in forested lentic water bodies in comparison to grasslands. This result shows the importance of preserving environments used by anurans for breeding, both inside forest and in grasslands. Since many species occupied the studied environments in a non-random way, the conservation of a larger number of areas of different structure/types should conserve a larger richness of amphibians.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank to M. C. Bastos, M. F. Feitosa, R. J. Sawaya, P. C. Eterovick, F. R. Silva, and D. B. Provete for the critical reading of the manuscript drafts and valuable suggestions. We thank to D. B. Provete, E. R. Pinto, T. M. Koga, L. Santos, T. A. L. Oliveira and T. A. O. D. Cordeiro for help in the fieldwork. Michel Garey is grateful to FAPESP for a fellowship (proc. 2008/50575-1). Célio Haddad is grateful to FAPESP for the financial support (proc. 2001/13341-3 and 2008/50928-1) and CNPq for a research fellowship. Denise Rossa-Feres is grateful CNPq for a research fellowship (proc. 302838/2007-4).

LITERATURE CITED

- AB'SABER, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul, primeira aproximação. *Geomorfologia* 52: 1-21.
- AFONSO, L. G. AND P. C. ETEROVICK. 2007. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist* 41: 949-963.

- BAZZAZ, F. A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology* 56: 485–488
- BOHANNAN, B. J. M., AND R. E. LENSKI. 2000. The relative importance of competition and predation varies with productivity in a model community. *Am. Nat.* 156: 329-340.
- BRASILEIRO, C. A., R. J. SAWAYA, M. C. KIEFER, AND M. MARTINS. 2005. Amphibians of an open Cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5: 1-17
- CANELAS, M. A. S., AND J. BERTOLUCI 2007. Anurans of the Serra do Caraça, southeastern Brazil: species composition and phonological patterns of calling activity. *Iheringia* 97: 21-26.
- CHASE, J. M., AND W. A. RYBERG. 2004. Connectivity, scale-dependence, and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters* 7: 676-683.
- COLWELL, R. K., C. X. MAO, AND J. CHANG. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-27.
- COLWELL, R. K. 2005. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- CRUMP, M. L. AND N. J. SCOOT JR. 1994. Visual encounter surveys. *In* Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, and M. S. Foster (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity – Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

- In Vial, J. L. (Ed.) Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems, pp. 229-249. University of Missouri Press, Columbia.
- DOWNIE, J. R. 1988. Functions of the foam in the foam-nesting leptodactylid *Physalaemus pustulosus*. Herpetol. J. 1: 302-307.
- DUELLMAN, W. E. 1985. Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of adaptative strategies. S. Afr. J. Sci. 81: 174-175.
- DUELLMAN, W. E., AND L. TRUEB. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill Publications Corporation, Baltimore and London.
- ELLWOOD, M. D. F., A. MANICA, AND W. A. FOSTER. 2009. Stochastic and deterministic processes joint structure tropical arthropod communities. Ecology Letters 12: 277-284.
- ETEROVICK, P. A., AND I. SAZIMA. 2004. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais – Brasil. Editora PUCMINAS, Belo Horizonte, Minas Gerais.
- GAREY, M. V., AND V. X. SILVA. 2010. Spatial and Temporal Distribution of Anurans in an Agricultural Landscape in the Atlantic Semi-Deciduous Forest of Southeastern Brazil. South American Journal of Herpetology 5: 64-72.
- GORZULA, S. 1977. Foam nesting in leptodactylids: a possible function. British Journal of Herpetology 5: 657-659.
- GOTELLI, N. J., AND COLWELL, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecology Letters 4: 379-391.

- HADDAD, C. F. B., AND C. P. A. PRADO. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience* 55: 207-217.
- HADDAD, C. F. B., AND R. J. SAWAYA. 2000. Reproductive modes of Atlantic Forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32: 862-871.
- HADDAD, C. F. B., L. F. TOLEDO, AND PRADO, C. P. A. 2008. Anfíbios da Mata Atlântica: guia dos anfíbios anuros da Mata Atlântica. Editora Neotropica, São Paulo, São Paulo.
- HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER AND RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4: 1-9.
- HARTMANN, M. T., P. A. HARTMANN, AND C. F. B. HADDAD. 2010. Reproductive modes and fecundity of an assemblage of anuran amphibians in the Atlantic rainforest, Brazil. *Iheringia* 100: 207-215.
- HEYER, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 1-28.
- HEYER, W. R., A. S. RAND, C. A. G. CRUZ, O. L. PEIXOTO, AND C. E. NELSON. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31: 231-410.
- HÖDL, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie* 38: 41-60.
- HUSTON, M. A. 1979. General hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- HUSTON, M. A. 1999. Local process and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393-401.

- IBAMA – Instituto Brasileiro de Meio Ambiente. 2000. Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra da Bocaina. MMA/IBAMA, Brasília, Distrito Federal.
- KREBS, C. J. 1999. Ecological Methodology. Addison Wesley Educational Publishers, Menlo Park.
- LEHTINEN, R. M., AND G. L. F. CARFAGNO. 2011. Habitat selection, the included niche, and coexistence in plant-specialist frogs from Madagascar. *Biotropica* 43: 58-67.
- LEIBOLD, M. A., M. HOLYOAK, N. MOUQUET, P. AMARASEKARE, J. M. CHASE, M. F. HOOPES, R. D. HOLT, J. B. SHURIN, R. LAW, D. TILMAN, M. LOREAU, AND A. GONZALEZ. 2004. The metacommunity concept: framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- MARINI, L., J. NASCIMBENE AND P. L. NIMIS. 2012. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *In press*.
- MARTÍN, J., J. J. LUQUE-LARENA AND P. LÓPEZ. 2005. Factors affecting escape behavior of Iberian green frogs (*Rana perezi*). *Canadian Journal of Zoology* 83: 1189-1194.
- MCDIARMID R. W. 1994. Amphibian diversity and natural history: An overview. *In* Heyer W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek and M. S. Foster (Eds.) *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*, pp. 5–15. Smithsonian Institution Press, Washington, Washington.
- PARRIS, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392-400.

- PEEL, M. C., B. L. FINLAYSON, AND T. A. MCMAHON. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633-1644.
- PEROTTI, M. G. 1997. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros del Chaco semiárido, Salta, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 277-288.
- POMBAL JR., J. P. 1999. Ovoposição e desenvolvimento de *Brachycephalus ephippium* (Spix) (Anura, Brachycephalidae). *Rev. Bras. Zool.* 16: 967-976.
- POMBAL JR. J. P., AND C. F. B. HADDAD. 2005. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45: 201-213.
- PRADO, C. P. A., M. UETANABARO, AND C. F. B. HADDAD. 2002. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia* 2002: 1128-1133.
- PRADO, C. P. A., M. UETANABARO, AND C. F. B. HADDAD. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 211-221.
- PRADO, G. M. AND J. P. POMBAL JR. 2005. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 63: 685-705.

- PRATT, T. C. AND K. E. SMOKOROWSKI. 2003. Fish habitat management implications of the summer habitat use by littoral fishes in a north temperate, mesotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:286-300.
- QUINN, G. P. & KEOUGH, M. J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- RIBAS, C. R., J. H. SCHOEREDER, M. PIC, AND S. M. SOARES. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28: 305-314.
- RIBEIRO, M. C., J. P. METZGER, A. C. MARTENSEN, F. J. PONZONI, AND M. M. HIROTA. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 142:1141-1153.
- RICKLEFS, R. E. 1977. Environmental heterogeneity and plant species diversity: a hypothesis. *The Am. Nat.* 111: 376-381.
- RUDOLF, V. H., AND M. O. RÖDEL. 2005. Oviposition site selection in a complex and variable environment: The role of habitat quality and conspecific cues. *Oecologia* 142: 316–325.
- SALTHER, S. N., AND W. E. DUELLMAN. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. *In* Vial, J. L. (Ed.) *Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems*, pp. 229-249. University of Missouri Press, Columbia.
- SANTOS, T. G., K. KOPP, M. R. SPIES, R. TREVISAN, AND S. Z. CECHIN. 2008. Distribuição espaço temporal e espacial de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS. *Iheringia* 98: 244-253.

- SANTOS, T. G., D. C. ROSSA-FERES, AND L. CASATTI. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia* 97: 37-49.
- SCHIESARI, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51: 412-423.
- SCHINEIDER, J. A. P., AND R. L. TEIXEIRA. 2001. Relacionamento entre anfíbios anuros e bromélias da restinga de Regência, Linhares, Espírito Santo, Brasil. *Iheringia* 91: 41-48.
- SCOTT JR., N. J., AND WOODWARD, B. D. 1994. Surveys at breeding sites. *In* Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek, and M. S. Foster (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity – Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- SILVA, R. A., I. A. MARTINS, AND D. C. ROSSA-FERES. 2011. Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. *Zoologia* 28: 610-618.
- SULLIVAN, T. P., AND D. S. SULLIVAN. 2001. Influence of variable retention harvests on forest ecosystems. II. Diversity and population dynamics of small mammals. *J. Appl. Ecol.* 38: 1234-125.
- SULLIVAN, T. P., D. S. SULLIVAN AND P. M. F. LINDGREN. 2000. Small mammals and stand structure in young pines, seed-tree, and old-growth forest, southwest Canada. *Ecol. Appl.* 10: 1367-1383.

- TEWS, J., U. BROSE, V. GRIMM, K. TIELBORGER, M. C. WICHMANN, M. SCHWAGER, AND F. JELTSCH. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31: 79-92.
- TOUCHON, J. C., AND K. M. WARKENTIN. 2008. Reproductive mode plasticity: aquatic and terrestrial oviposition in a treefrog. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 105: 7495-7499.
- VALLAN, D. 2002. Effects of anthropogenic environmental changes on amphibian diversity in the rain forests of eastern Madagascar. *J. Trop. Ecol.* 18: 725-742.
- VASCONCELOS, T. S., T. G. SANTOS, C. F. B. HADDAD, AND D. C. ROSSA-FERES. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *J. Trop. Ecol.* 26: 423-432.
- VASCONCELOS, T. S., T. G. SANTOS, D. C. ROSSA-FERES, AND C. F. B. HADDAD. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Can. J. Zool.* 87: 699-707.
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85: 183-206.
- WELLS, K. D. 2007. The ecology and behavior of Amphibians. University of Chicago Press, Chicago.
- VIEIRA, W. L. S., C. ARZABE, AND G. G. SANTANA. 2007. Composição e distribuição espaço-temporal de anuros no cariri paraibano, nordeste do Brasil. *Oecologia Brasiliensis* 11: 383-396.

WRIGHT, D. H., D. J. CURRIE, AND B. A. MAURER. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. *In* Ricklefs, R. E. and D. Schluter. Species diversity in ecological communities – historical and geographical perspectives, pp. 66-76. The University of Chicago Press, Chicago.

ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis. 4 ed. Prentice-Hall, New Jersey.

TABLES

TABLE 1. Water bodies sampled in an Atlantic Forest area at Serra da Bocaina National Park, São José do Barreiro, São Paulo, Brazil, and their features: environment in which the water body is inserted, water body size, maximum depth, percentage of pond canopy cover, percentage of vegetation cover on water surface, percentage of each vegetation strata: herbaceous, shrubby, and arboreal at the margin, and hydroperiod. PP = permanent pond, TP = temporary pond, PS = permanent swamp, and TS = temporary swamp.

Water body	Environment	Area (m ²)	Depth (cm)	Canopy cover (%)	Aquatic vegetation (%)	Herbs (%)	Shurbs (%)	Arboreal (%)	Hydro
FPP1	Forest	83	70	91.4	65	0	10	90	12
FPP2	Forest	108	27	75.3	98	0	7	93	12
GPP3	Grassland	139	35	30.3	70	75	20	5	12
GPP4	Grassland	415	33	32.1	90	89	9	2	12
FPP5	Forest	681	350	42	8	0	10	90	12
FPP6	Forest	187	250	82	60	0	5	95	12
GPS2	Grassland	601	40	0	95	60	40	0	12
GPS4	Grassland	279	23	3.5	40	80	15	5	12

Table 1. Continue

Water body	Environment	Area (m ²)	Depth (cm)	Canopy cover (%)	Aquatic vegetation (%)	Herbs (%)	Shurbs (%)	Arboreal (%)	Hydro
GPS5	Grassland	286	42	0	85	90	10	0	12
GPS8	Grassland	624	27	0	98	60	40	0	12
FPS9	Forest	30	24	81.2	100	10	20	70	12
FTP1	Forest	226	110	88	60	0	10	90	8
FTP2	Forest	88	34	94.8	32	2	10	88	3
FTP3	Forest	29	30	94.2	25	0	15	85	3
FTS1	Forest	174	42	57.9	95	0	20	80	2

TABLE 2. *Reproductive modes of anurans (sensu Haddad & Prado, 2005) and their frequency in the forest and grasslands in an Atlantic Forest area at Serra da Bocaina National Park, São José do Barreiro, São Paulo, Brazil.*

Reproductive mode	Environment	Oviposition site	Tadpole nutrition source	Forest	Grassland
1	Aquatic	Lentic water bodies	Exotrophic	31%	55.5%
2	Aquatic	Lotic water bodies	Exotrophic	13.7%	5.6%
3	Subaquatic chamber	Lotic water bodies	Exotrophic	3.5%	0%
4	Natural or constructed basins	Lotic/lentic water bodies	Exotrophic	0%	5.6%
5	Subterranean nests	Lotic/lentic water bodies	Exotrophic	13.8%	5.6%
10	Aquatic	Bubble nests in lentic water bodies	Exotrophic	3.5%	0%
11	Aquatic	Foam nests in lentic water bodies	Exotrophic	3.5%	16.5%
23	Terrestrial	Terrestrial nests	Direct development	17.1%	0%
25	Arboreal	Leaf nests upon streams	Exotrophic	10.4%	0%
30	Terrestrial	Foam nests in subterrean chambers and tadpoles in lentic water bodies	Exotrophic	0%	5.6%
36	Terrestrial	Eggs carried by adults and tadpoles in bromeliads	Endotrophic	3.5%	5.6%

TABLE 3. *Amphibians recorded in an Atlantic Forest area at Serra da Bocaina National Park, São José do Barreiro, São Paulo, Brazil, between June 2008 and February 2010. The environments where the species occurs are forest, grassland, or both; the reproductive mode follows Haddad & Prado 2005.*

Family/Species	Habitat	Reproductive mode
Brachycephalidae		
<i>Ischnocnema vizottoi</i>	Forest	23
<i>Ischnocnema guentheri</i>	Forest	23
<i>Ischnocnema parva</i>	Forest	23
<i>Ischnocnema</i> sp.	Forest	23
Bufonidae		
<i>Rhinella icterica</i>	Both	1
Centrolenidae		
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	Forest	25
<i>Vitreorana uranoscopa</i>	Forest	25
Cycloramphidae		
<i>Proceratophrys melanopogon</i>	Forest	2
Hemiphractidae		
<i>Flectonotus</i> sp. (aff. <i>fissilis</i>)	Both	36

Table 3. Continue

Family/Species	Habitat	Reproductive mode
Hylidae		
<i>Aplastodiscus arildae</i>	Forest	5
<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	Forest	5
<i>Aplastodiscus callipygius</i>	Forest	5
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	Both	5
<i>Bokermannohyla ahenea</i>	Both	2
<i>Bokermannohyla</i> sp. (aff. <i>circumdata</i>)	Grassland	4
<i>Dendropsophus elegans</i>	Grassland	1
<i>Dendropsophus microps</i>	Both	1
<i>Dendropsophus minutes</i>	Both	1
<i>Hypsiboas</i> sp. (aff. <i>polytaenius</i>)	Both	1
<i>Phasmahyla cochranae</i>	Forest	25
<i>Scinax</i> sp. (aff. <i>duartei</i>)	Both	1
<i>Scinax</i> sp. (aff. <i>obtriangulatus</i>)	Forest	1 and 2
<i>Scinax ariadne</i>	Forest	2
<i>Scinax crospedospilus</i>	Forest	1

Table 3. Continue

Family/Species	Habitat	Reproductive mode
<i>Scinax Eurydice</i>	Grassland	1
<i>Scinax fuscovarius</i>	Grassland	1
<i>Scinax</i> sp. (aff. <i>hayii</i>)	Both	1
<i>Scinax squalirostris</i>	Grassland	1
<i>Trachycephalus imitatrix</i>	Forest	1
Hylodidae		
<i>Hylodes</i> sp.	Forest	3
Leiuperidae		
<i>Physalaemus barrioi</i>	Grassland	11
<i>Physalaemus cuvieri</i>	Grassland	11
<i>Physalaemus olfersii</i>	Forest	11
Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus furnarius</i>	Grassland	30
<i>Leptodactylus latrans</i>	Grassland	11
Microhylidae		
<i>Chiasmocleis</i> sp. (aff. <i>mantiqueira</i>)	Forest	10

Table 3. Continue

Family/Species	Habitat	Reproductive mode
<i>Myersiella microps</i>	Forest	23

FIGURES LEGENDS

FIGURE 1. Map of Serra da Bocaina National Park. In detail geographic distribution of water bodies that were sampled.

FIGURE 2. Estimated anuran species richness in grasslands and forested areas in the Serra da Bocaina National Park, São José do Barreiro, São Paulo, Brazil. Bars indicate 95% CI.

FIGURE 3. Similarity in the composition of reproductive modes among lentic water bodies in an Atlantic Forest area at Serra da Bocaina National Park, São José do Barreiro, São Paulo, Brazil. The abbreviations follow Table 1. Cophenetic correlation coefficient = 0.942. Numbers below nodes represent bootstrap randomizations.

FIGURE 4. Environmental heterogeneity estimated by Shannon-Wiener index of the water bodies sampled in an Atlantic Forest area at Serra da Bocaina National Park. DMO = Dense Montane Ombrophilous Forest; MG = Montane Grasslands. Bars indicate standard error.

FIGURE 5. Relationship between environmental heterogeneity and number of reproductive modes recorded in lentic water bodies in an Atlantic Forest area at Serra da Bocaina National Park, São José do Barreiro, São Paulo, Brazil.

FIGURES

Figure 1.

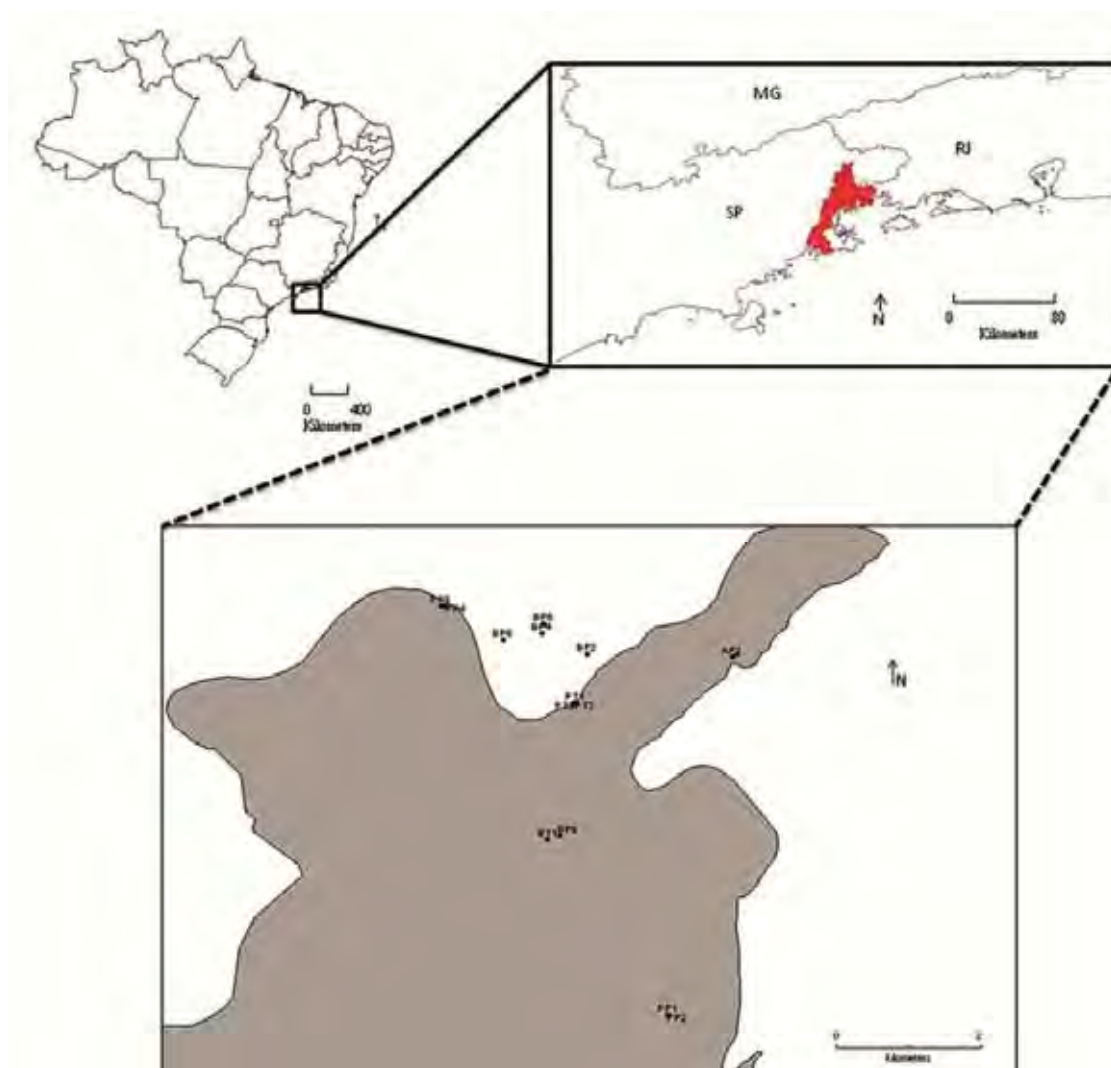


Figure 2.

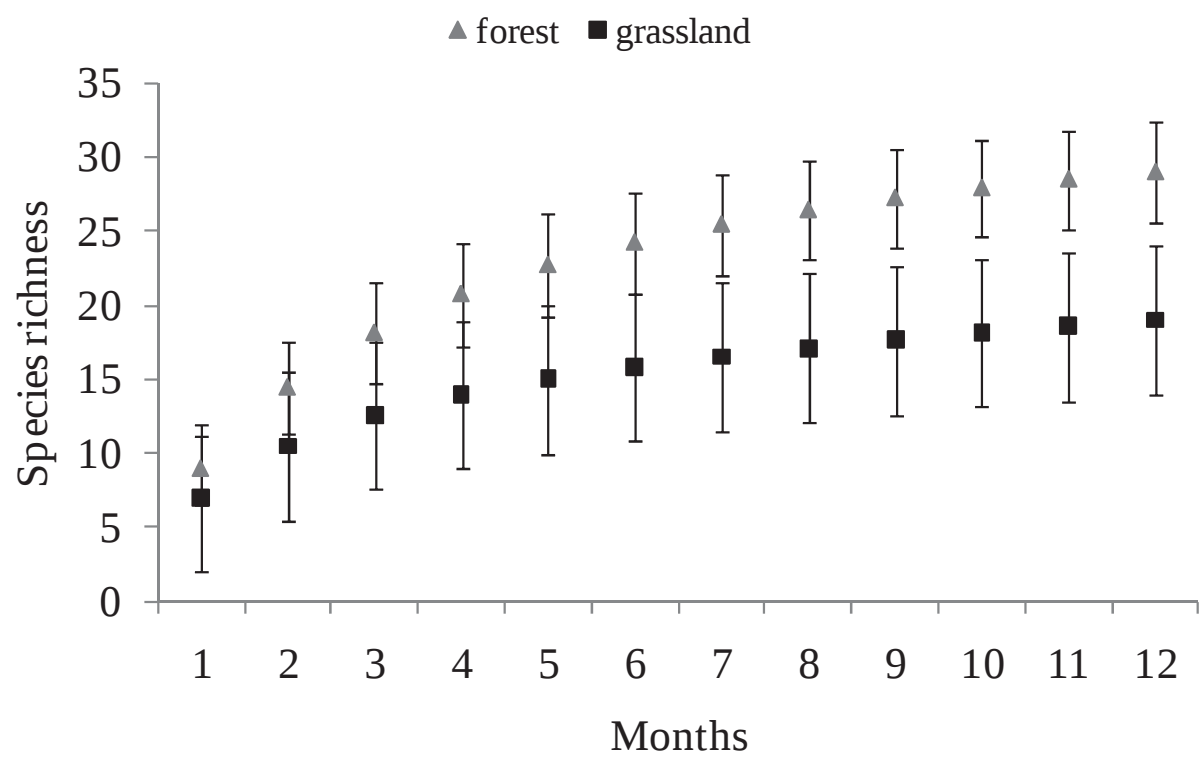


Figure 3.

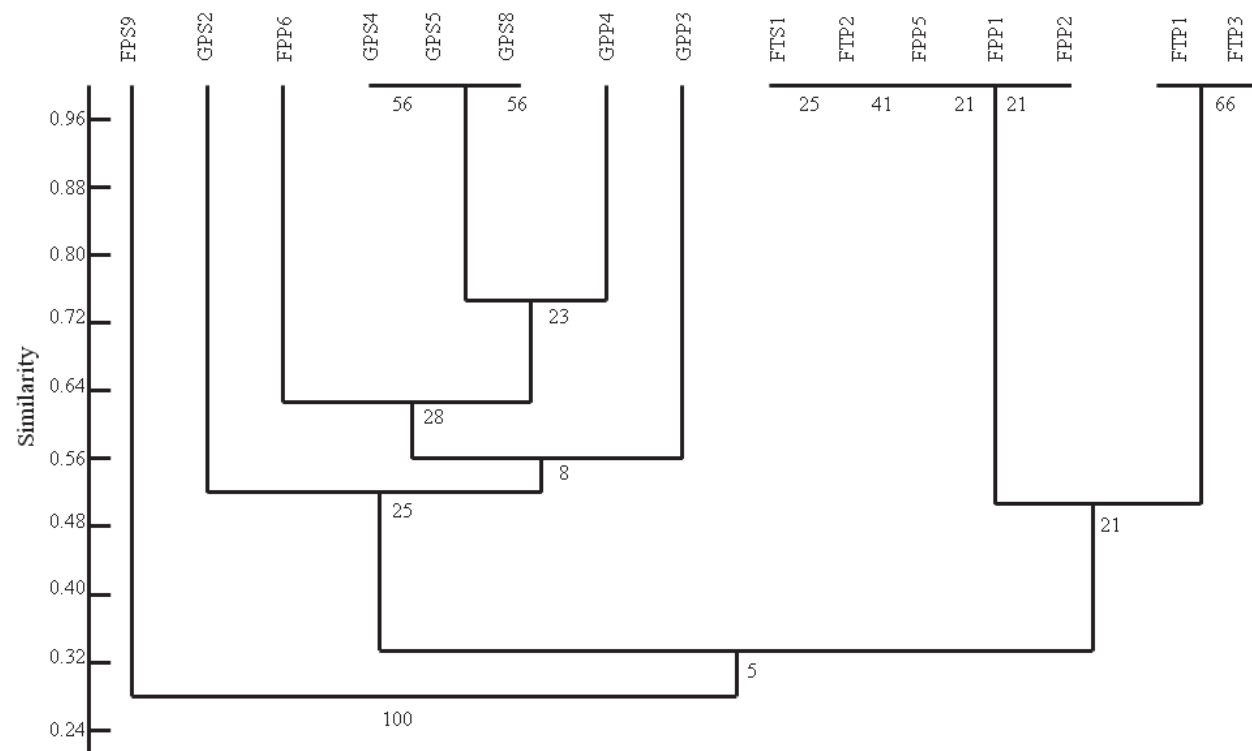


Figure 4.

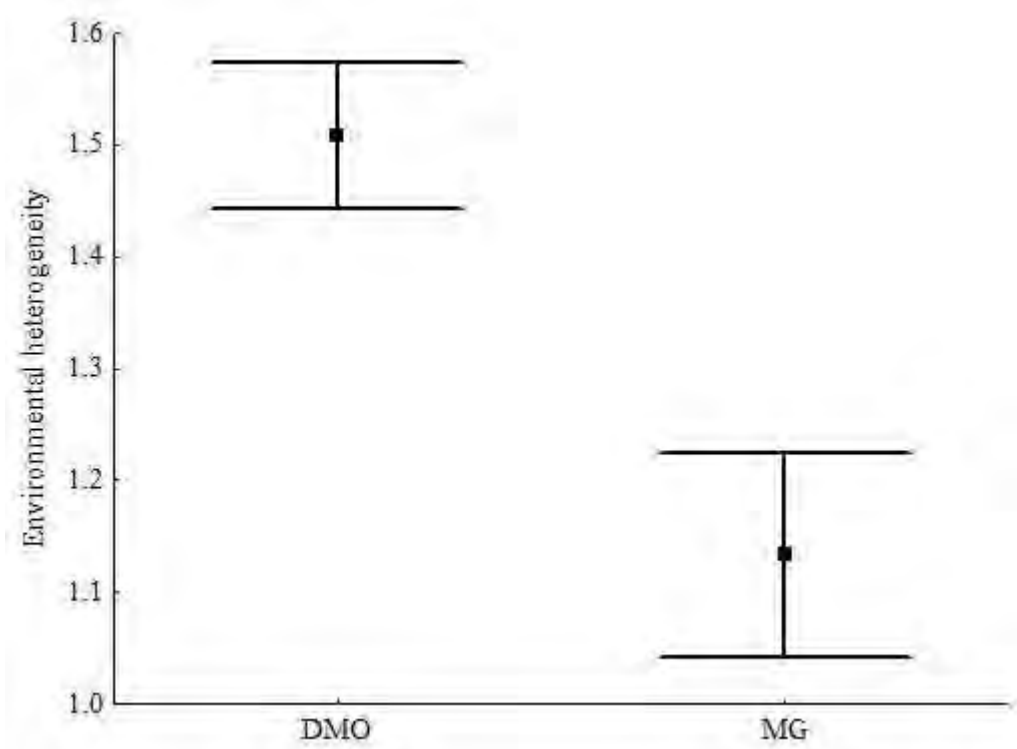
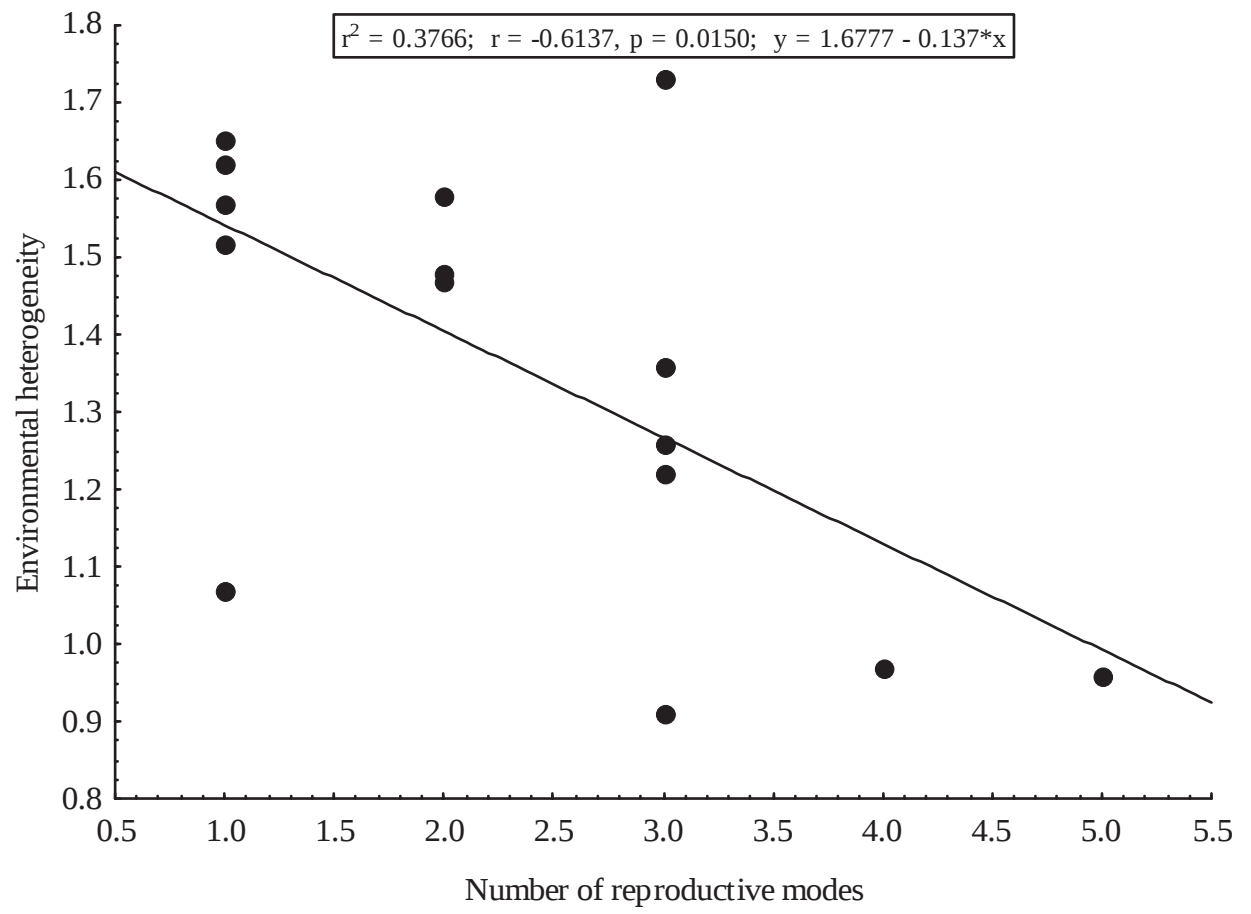


Figure 5.



**Um forte sinal filogenético no canto de anúncio em uma metacomunidade de
anfíbios**

Michel Varajão Garey¹, Thiago Gonçalves-Souza¹, Diogo B. Provete^{1,2}, Célio F. B.
Haddad³ & Denise C. Rossa-Feres⁴

¹ Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, UNESP, *campus* São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil. 15054-000. Send reprints request to this address, michel_bio@yahoo.com.br

² Endereço atual: Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil, CP. 131, 74001-970. Email: dbprovete@gmail.com

³ Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, C. P. 199, Rio Claro, São Paulo, Brasil. 13506-900. E-mail: haddad1000@gmail.com

⁴ Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, UNESP, *campus* São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil. 15054-000. E-mail: denise@ibilce.unesp.br

RESUMO

Em teoria, a similaridade nos sinais acústicos das espécies pode estar relacionada com a filogenia e/ou com adaptações ao ambiente. Porém, nenhum estudo até hoje testou empiricamente a importância relativa da filogenia e do ambiente na evolução de sinais acústicos. Assim, buscamos responder as seguintes questões: i) Qual a importância relativa da filogenia e dos fatores ambientais no canto dos anuros? ii) A sobreposição nos parâmetros do canto é maior do que o esperado ao acaso nas espécies que co-ocorrem? Durante 18 meses, foram realizadas amostragens em 13 ambientes lânticos do Parque Nacional da Serra da Bocaina, para obtenção dos dados de ocorrência espacial e temporal das espécies, e para gravação dos cantos de anúncio. Analisamos cinco parâmetros espectrais e dois temporais do canto de 16 espécies registradas. Verificamos que há um forte sinal filogenético no canto dos anuros, ao passo que o ambiente teve pouca influência nestes atributos, evidenciando que o canto é um atributo conservado ao longo da filogenia e com pouca plasticidade na resposta ao ambiente. Este padrão é provavelmente devido aos limites filogenéticos existentes nos caracteres morfológicos que modulam o canto. Além disso, verificamos que há uma conservação dos parâmetros espectrais relacionado ao microhabitat utilizado, que deve ter sido influenciado pela fidelidade no uso do microhabitat como sitio de canto. As espécies que co-ocorrem temporalmente não possuem necessariamente o canto mais dissimilar, porém as espécies que co-ocorrem espacialmente tendem a ter cantos diferentes, evidenciando que as espécies com canto semelhante tendem a diferir no uso do habitat. Esses resultados corroboram a hipótese da partilha do espaço acústico, o que favorece a comunicação entre os anuros nos coros reprodutivos.

Palavras-chave: conservação de nicho, vocalização, características do canto, evolução de caracteres, filogenia, segregação acústica

INTRODUÇÃO

Sinais acústicos são a principal forma de comunicação intra e interespecífica em diversos grupos animais (e.g., Langbauer et al. 1991; Slabbekoorn & Smith 2002). Atualmente duas hipóteses foram sugeridas para explicar a evolução do canto em anuros. A hipótese filogenética prediz que espécies mais próximas filogeneticamente tendem a ter o canto mais similar do que o esperado ao acaso, independentemente do efeito do ambiente e de interações intra e interespecíficas (Wells 2007). A predição da hipótese da seleção ambiental é de que diferenças nas características do hábitat e microhábitat afetam os parâmetros do canto, promovendo variações intra e interespecíficas que otimizam a emissão do sinal acústico e refletem a divergência sonora de espécies que co-ocorrem (Slabbekoorn & Smith 2002; Bosch & De La Riva 2004). Diversos trabalhos empíricos dão suporte a somente uma das hipóteses (e.g., Ryan & Brenowitz 1985; Penna & Solís 1998; Kime et al. 2000), sendo raros os estudos experimentais testando as duas hipóteses (e.g., Ryan et al. 1990). Estas hipóteses não são mutuamente excludentes e até hoje o único estudo realizado testando ambas (Bosch & De La Riva 2004) utilizou uma métrica que apenas compara as espécies aos níveis de gênero e família. Métodos comparativos filogenéticos são medidas mais precisas, que permitem decompor a variação no canto em um componente específico (adaptação da espécie) e em um componente filogenético, conservado ao longo da história da linhagem (Diniz-Filho et al. 1998; Blomberg & Garland 2002).

Muitos parâmetros do canto, como a modulação da frequência e o harmônico que contém a frequência dominante, tendem a ser conservativos ou mais similares entre espécies próximas (Cocroft & Ryan 1995) (i.e., sinal filogenético: Blomberg & Garland 2002). Essa relação já foi detectada em anfíbios (Zimmerman 1983; Bosch & De La Riva 2004) e em aves (Ryan & Brenowitz 1985). Por outro lado, alguns parâmetros

como a taxa de emissão de pulsos estão aparentemente relacionadas às características comportamentais e fisiológicas, sendo comum encontrar grandes variações entre espécies próximas (Cocroft & Ryan 1995). Desta forma, os parâmetros espectrais do canto devem ter um forte sinal filogenético, por estarem diretamente relacionados ao reconhecimento intraespecífico. Por outro lado, parâmetros temporais devem ser mais plásticos, refletindo as condições ambientais.

O ambiente parece exercer uma forte pressão no canto emitido por diferentes tipos de organismos (e.g., Zimmerman 1983; Wiley 1991; Slabbekoorn & Smith 2002). Os mais importantes efeitos do ambiente na evolução da estrutura do canto são: atenuação, degradação e mascaramento do sinal devido ao ruído do ambiente (Morton 1975; Waser & Brown 1986; Wells 2007; Bradbury & Vehrencamp 2011). Além disso, a propagação do som é afetada pela temperatura, umidade e vento (Wiley & Richards 1978; Wells & Schwartz 1982). Por exemplo, o canto das espécies de floresta sofre maior atenuação e degradação, principalmente os cantos em alta frequência. Por sua vez, o canto das espécies de área aberta sofre menor atenuação (Ryan & Brenowitz 1985; Kime et al. 2000). A diferença entre os habitats deve-se a maior densidade de vegetação existente na mata (Wiley & Richards 1978). Ainda, cantos emitidos no nível do solo sofrem maior degradação que os emitidos acima do solo (Kime et al. 2000). Assim, as espécies que ocorrem em diferentes ambientes tendem a possuir diferenças no canto como uma adaptação ao ambiente (Morton 1975; Wiley 1991; Bosch & De La Riva 2004; Wells 2007). Desta forma, variações nas características físicas do habitat e microhabitat podem influenciar a evolução dos parâmetros do canto dos anuros, como uma forma de adaptação ao ambiente a fim de melhorar a qualidade na transmissão do sinal. Além disso, as características do habitat e microhabitat podem atuar como filtros

ambientais, atuando sobre as espécies cujo canto não se propaga adequadamente no hábitat ou microhábitat selecionado.

A montagem das comunidades é influenciada principalmente por duas forças antagônicas: competição e filtros ambientais (Cianciaruso et al. 2009). Se a competição for o processo dominante, espécies com canto semelhante tenderão a ocupar diferentes ambientes, favorecendo a co-ocorrência de espécies filogeneticamente distantes (i.e., *phylogenetic overdispersion*; Cavender-Bares et al. 2004; Gómez et al. 2010). Estas predições consideram que a filogenia é um bom substituto (*proxy*) para os atributos (*traits*), i.e., estes são conservados ao longo da filogenia (Losos 2011). Alternativamente, se filtros ambientais forem predominantes na distribuição das espécies (e.g., localização das poças em área aberta ou no interior da mata), espécies com canto semelhante tenderão a co-ocorrer, pois suas semelhanças ecológicas permitem que elas persistam em hábitats semelhantes (i.e. *phylogenetic clustering*; Vamosi & Vamosi, 2007; Gómez et al. 2010). Embora os padrões esperados para os dois processos sejam opostos, em uma mesma comunidade os dois fatores podem conjuntamente explicar os padrões de evolução das espécies dependendo da escala espacial e/ou filogenética (Cavender-Bares et al. 2006; Gómez et al. 2010). A tendência das espécies relacionadas filogeneticamente reterem seus nichos e suas características ecológicas ou morfológicas ao longo do tempo é chamada de conservação filogenética do nicho (Wiens et al. 2010).

Durante o período reprodutivo, os machos de diferentes espécies de anfíbios se agregam, resultando em um grande número de indivíduos vocalizando sincronotopicamente (Wells 2007). De acordo com a hipótese da competição pelo espaço acústico, espécies simpátricas e sintópicas com parâmetros similares do canto podem interferir nos sinais acústicos recíprocos que, por sua vez, reduzem a qualidade

do sinal emitido para a fêmea receptora (Naugler & Ratcliffe 1994; Chek et al. 2003). Uma alternativa comumente encontrada em anuros é a partilha de diferentes dimensões do nicho (Pianka 1981), diminuindo a sobreposição no uso do espaço acústico. Por exemplo, em comunidades de anuros foi verificado que espécies que utilizam o mesmo sítio de vocalização possuem uma segregação nos parâmetros acústicos, enquanto espécies com parâmetros acústicos similares tenderam a utilizar diferentes sítios de canto (Vasconcelos & Rossa-feres 2008; Silva et al. 2008). A segregação espacial, temporal e/ou espectral (i.e., uso de diferentes bandas de frequência para a comunicação) favorecem a qualidade do sinal emitido para as fêmeas (Littlejohn 1977; Wells 2007) e a coexistência de um número maior de espécies (Pianka 1981).

Neste estudo investigamos a influência das relações filogenéticas e dos fatores ambientais nos parâmetros do canto de uma comunidade de anuros da Mata Atlântica, utilizando métodos comparativos filogenéticos e as recentes propostas filogenéticas para os anuros (Faivovich et al. 2005; Frost et al. 2006; Grant et al. 2006). Este é o primeiro estudo avaliando a influência das características evolutivas e ambientais no canto de anúncio dos anuros. Nossos objetivos foram responder as seguintes questões: I) Qual a importância relativa da filogenia e fatores ambientais (uso do hábitat e microhábitat) nos parâmetros do canto dos anuros? II) A sobreposição nos parâmetros do canto difere do esperado ao acaso em espécies que co-ocorrem? Nossas previsões são de que parâmetros espectrais do canto devam ser conservados (sinal filogenético), devido à importância desses caracteres para o reconhecimento intra e interespecífico. Enquanto os parâmetros temporais devem ser mais plásticos e mais influenciados pelo ambiente por estarem relacionados à características comportamentais e fisiológicas. Esperamos que as espécies que co-ocorram temporal e espacialmente possuam o canto mais dissimilar a fim de evitar interferência no sinal acústico.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no Parque Nacional da Serra da Bocaina (22°40' a 23°20' S; 44°24' a 44°54' W), localizado na Serra do Mar, na divisa dos Estados de São Paulo e Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. O parque possui uma extensão 104.000 ha com altitudes variando de 0 a 2095 m (IBAMA 2000). A maior parte do território do parque é formada por Floresta Atlântica, e uma menor parte por áreas de campos abertos de origem natural e antrópica (IBAMA 2000). O clima da região é classificado como Cfa, subtropical úmido, sem estação seca (Peel et al., 2007), durante o verão a temperatura fica acima dos 22 °C e no inverno a temperatura pode ficar a baixo de zero. A pluviosidade anual varia de 1.500 a 2.000 mm, com maior concentração durante os meses de outubro a março.

Amostragem

As coletas de dados mensais foram realizadas pelo método amostragem em ambientes de reprodução (Scott & Woodward, 1994), durante o período de maio de 2008 a fevereiro de 2010, em 13 corpos d'água lênticos, sendo seis em área aberta e sete em área de floresta, distribuídos em uma faixa de altitude variando entre 1300 e 1600 m. Das 20 espécies registradas, não foi possível gravar o canto de anúncio de *Scinax* aff. *obtriangulatus*, *S. eurydice*, *Leptodactylus furnarius* e *Chiasmocleis* aff. *leucosticta*. Para análise do canto de anúncio de *Bokermannohyla* aff. *circumdata* consideramos somente a nota emitida mais frequentemente, pois esta espécie foi a única que apresentou mais de uma nota por canto. Para as demais espécies analisamos cinco

cantos por indivíduo, e de três a seis indivíduos por espécie, totalizando 20 cantos por espécie no máximo, já que a variação individual nos parâmetros do canto em uma mesma espécie tende a ser pequena (Rossa-Feres & Jim 2001), especialmente os relacionados à frequência (Cocroft & Ryan 1995). Para cada indivíduo determinamos a localização (poça em área aberta ou mata), e o sítio de vocalização (flutuando na água, solo ou empoleirado na vegetação marginal).

As espécies foram classificadas de acordo com o tipo de hábitat utilizado para reprodução: 1) espécies de área aberta, aquelas que vocalizam exclusivamente em corpos d'água distando no mínimo 10 m da borda da mata; 2) espécies de mata, as que vocalizaram em corpos d'água localizados no interior da floresta, distando ao menos 20 m da borda com a área aberta; 3) espécies generalistas, que vocalizam tanto nos corpos d'água no interior da mata quanto em área aberta. As espécies também foram classificadas de acordo com o tipo de microhábitat utilizado como sítio de vocalização: 1) arborícolas, vocalizam empoleiradas na vegetação; 2) aquáticas, vocalizam flutuando na água ou com parte do corpo submerso. Indivíduos de duas espécies que vocalizam dentro da água foram também registradas na margem, mas devido ao pequeno número de observações foram consideradas como aquáticas.

Parâmetros do canto

Mensuramos sete parâmetros do canto seguindo Cocroft & Ryan (1995): cinco parâmetros espectrais (frequências máxima, mínima e dominante, variação da frequência, número de tipos de notas por canto) e dois temporais (duração do canto, número de pulsos). O número de pulsos foi considerado uma variável temporal por ser diretamente correlacionada com a duração do canto. Os dados são apresentados como média $\pm$ erro padrão (amplitude, n) (Tabela 1).

As gravações foram registradas em gravador analógico Marantz PMD222, acoplado a um microfone semi-direcional Sennheiser ME 66. As vocalizações foram feitas a uma distância mínima de 50 cm dos indivíduos. Os cantos foram digitalizados e analisados no programa computacional Raven Pro 1.3 (Cornell Bioacoustics Research Program) com uma frequência de amostragem de 44.1 kHz, 16 bits de resolução e canal único. As medidas de frequência foram realizadas com *fast fourier transformation* (FFT) com 1050 pontos para cantos com harmônicos e 260 pontos para cantos com pulsos. O sonograma foi analisado com 50% de brilho e 50% de contraste. Para evitar um possível efeito da abundância de machos em atividade de vocalização e para facilitar a determinação dos parâmetros do canto, foram analisados somente os cantos obtidos em coros com menos de seis machos intraespecíficos em atividade de vocalização.

Análise dos dados

Influência relativa da filogenia e adaptação em parâmetros do canto

Para decompor a variação na vocalização entre as espécies num componente filogenético e outro adaptativo, utilizamos o método de regressão de autovetores filogenéticos (PVR, Diniz-Filho et al. 1998). O objetivo dessa análise é particionar a variação total da variável dependente (Y) entre os componentes filogenéticos (P) e ambientais (S) (Diniz-Filho et al. 1998). Além disso, utilizamos regressões parciais para extrair um componente adicional da variável Y que representa a variação específica da vocalização que está filogeneticamente estruturada, interpretada aqui como conservação do nicho (PS; Desdevices et al. 2003). Para executar o PVR e as regressões parciais utilizamos os seguintes passos:

1) obtenção dos autovetores filogenéticos: com base nas recentes filogenias propostas para anfíbios (Faivovich et al. 2005; Frost et al. 2006; Grant et al. 2006), construímos

uma super-árvore para espécies da metacomunidade deste estudo (Apêndice 1) no programa PDTREE (Midford et al. 2005). As espécies do gênero *Physalaemus* e do grupo de *Scinax rubra* não foram incluídas em nenhuma proposta filogenética recente, e por isso foram incluídas na árvore como politomias. A partir desta árvore extraímos uma matriz de distância patrística no programa PDDIST (Midford et al. 2005). Posteriormente obtivemos autovetores filogenéticos utilizando a análise de coordenadas principais (PCoA), após dupla centralização (*double-center transformation*; Diniz-Filho et al. 1998, 2009). Com isso, retivemos os 12 autovetores mais explicativos (variável X) para as análises subsequentes, totalizando mais 95% de explicação da variação nos dados da filogenia.

2) autovetor dos parâmetros do canto: dois dos sete parâmetros mensurados do canto foram excluídos da análise: variação da frequência, por apresentar multicolineariedade com a frequência máxima e mínima; e o número de notas por canto, que apresentou pequena variabilidade. Os parâmetros analisados foram padronizados seguindo a equação: $Z = (\text{observado} - \text{média}) / \text{desvio padrão}$, para linearizar os dados (Staggemeier et al. 2010). Para reduzir o número de variáveis utilizamos a Análise de Componentes Principais (PCA), que gerou dois autovetores que juntos explicaram 81% da variabilidade dos dados: autovetor 1 (positivamente relacionado com as frequências máxima, mínima e dominante; doravante autovetor espectral); autovetor 2 (positivamente relacionado com o número de pulsos e negativamente com a duração do canto; daqui em diante autovetor temporal).

3) particionamos a variância da matriz Y (autovetor espectral ou temporal) entre a matriz filogenética (componente a), a matriz ecológica (tipo de hábitat ou microhábitat) (componente c) e, a correlação de ambos (componente b). Primeiro, calculamos uma regressão entre a variável resposta Y contra a variável ecológica (tipos de hábitat ou

microhabitat). O coeficiente R^2_{eco} desta regressão é igual a fração $a + b$ da decomposição da variância (Desdevises et al. 2003). Então, fizemos uma regressão entre a variável resposta Y e os 12 autovetores filogenéticos (X). O coeficiente R^2_{phy} desta regressão é igual a fração $b + c$ da decomposição da variância (Desdevises et al. 2003). Finalmente calculamos uma regressão múltipla entre as variáveis ecológicas e filogenéticas. O coeficiente R^2_{tot} representa as frações $a + b + c$ da decomposição da variância (Desdevises et al. 2003). Após essas três análises, calculamos o valor de cada componente seguindo a subtração proposta por Desdevises et al. (2003): componente $a = R^2_{tot} - R^2_{phy}$; componente $b = R^2_{env} + R^2_{phy} - R^2_{tot}$; componente $c = R^2_{tot} - R^2_{env}$. O componente a é o componente ecológico, componente b é a variação ambiental estruturada filogeneticamente, i.e., a conservação filogenética do nicho, e componente c é o componente filogenético (Desdevises et al. 2003; Staggemeier et al. 2010). Testamos a contribuição relativa de cada componente do canto de anúncio dos anuros em relação ao tipo de habitat ou microhabitat utilizado pelas espécies.

Determinação do grau de co-ocorrência entre as espécies

Obtivemos dados de co-ocorrência espacial por habitat e de co-ocorrência temporal, por dias de vocalização dos machos das espécies de anuros. Para verificar se as espécies co-ocorrem espacial e temporalmente mais do que o esperado ao acaso, calculamos o índice *C-score* (Stone & Roberts 1990) no programa ECOSIM (Gotelli & Entsminger 2001) com base na matriz de composição de espécies. A análise do C-Score fornece uma matriz triangular com valores de *C-score* para cada par de espécies. Valores iguais a zero (*C-score* = 0) indicam que o par de espécies analisadas sempre co-ocorrem. Quanto maior o valor do *C-Score* menor é probabilidade das espécies co-ocorrere. Para obter o valor de significância, geramos 5000 matrizes aleatórias mantendo as linhas fixas e as colunas equiprováveis da matriz original (Gotelli 2000).

Influência da co-ocorrência entre as espécies sobre os parâmetros do canto

Extraímos uma matriz de dissimilaridade aplicando o índice de Distância Euclidiana sobre a matriz com os parâmetros do canto de anúncio das espécies. Valores iguais a zero representam parâmetros de cantos idênticos, e quanto maior o índice, maior é a dissimilaridade no canto. Como os parâmetros estão em diferentes escalas, os dados foram transformados seguindo a equação: $Z = (\text{observado} - \text{média})/\text{desvio padrão}$. Para testar se a co-ocorrência espacial e temporal dos anuros influencia o grau de similaridade no canto das espécies, utilizamos a análise de correlação de matrizes de Mantel. Essa análise foi aplicada para as matrizes de dissimilaridade nos parâmetros do canto de anúncio e de co-ocorrência espacial e temporal contendo os valores de *C-score* entre os pares de espécies (Cavender-Bares et al. 2004), com base em 5000 permutações no programa R 2.14 (R Development Core Team 2011).

RESULTADOS

Processos adaptativos e filogenéticos do canto

Analizando os parâmetros espectrais e temporais do canto dos anuros (Tabela 1), detectamos um forte sinal filogenético (componentes [a]; [b]; [a+b]), que explicaram 77.6% a 80.1% da variação no canto das espécies de anuros (Tabela 2). Ao analisarmos a influência do microhabitat e da filogenia nos parâmetros espectrais do canto, verificamos que o componente filogenético explicou sozinho aproximadamente 37% da variação no canto, enquanto a conservação de nicho representou aproximadamente 40,5% ($R^2_{\text{adj}} = 0,75$; $F = 11,03$; $P < 0,001$). Os parâmetros temporais, também tiveram um forte sinal filogenético e uma fraca influência do componente adaptativo (i.e., microhabitat). A filogenia sozinha explicou 69,1% da variação nos parâmetros

temporais do canto, sendo que 8,8% da variação representa conservação do nicho, enquanto que a influência do microhabitat explicou apenas 0,2% ($R^2_{\text{adj}} = 0.73$; $F = 9.86$; $P = 0.001$) da variação nos parâmetros temporais do canto.

De maneira similar, o hábitat também exerceu fraca influência sobre o canto das espécies. Em relação aos parâmetros espectrais, a variação dos parâmetros do canto observada não foi explicada pelo uso do hábitat ($< 0,1\%$ de explicação) nem pela conservação do nicho (0,2%). Entretanto, existe um forte sinal filogenético no canto que explica 77,5% da variação nos parâmetros espectrais do canto ($R^2_{\text{adj}} = 0,72$; $F = 9,515$; $P = 0,001$). Em relação aos parâmetros temporais, 78% da variação no canto foi explicada pelo componente filogenético. Decompondo esse efeito observamos que 67,1% da variação nos parâmetros temporais do canto é estritamente relacionada à filogenia e 10,6% diz respeito à conservação do nicho. O hábitat, por sua vez, explicou apenas 2% da variação nos parâmetros temporais do canto de anúncio das espécies ($R^2_{\text{adj}} = 0,73$; $F = 9,84$; $P = 0,001$).

Co-ocorrência

Espécies que co-ocorreram em um maior número de poças (i.e., menor valor de *C-Score*) tiveram maior dissimilaridade no canto ($r_M = -0,233$; $P = 0,02$). Porém, o canto de anúncio dos pares de espécies que co-ocorreram temporalmente não diferiu entre as espécies ($r_M = 0,07$; $P = 0,307$).

DISCUSSÃO

Encontramos uma forte explicação do componente filogenético nos parâmetros do canto dos anuros, assim como do componente de conservação de nicho na modulação dos parâmetros espectrais. Adicionalmente, o hábitat e o microhábitat

sozinhos explicaram muito pouco da variação no canto. A co-ocorrência temporal parece não determinar diferenças nos cantos dos anuros, porém, as espécies que co-ocorreram espacialmente apresentaram cantos mais distintos, resultando numa baixa sobreposição no uso do espaço acústico.

Fatores adaptativos e filogenéticos do canto

O componente filogenético explica a maior parte da variação nos parâmetros do canto, porém há uma porcentagem considerável de explicação da variação no canto partilhada entre os componentes filogenético e adaptativo (i.e., conservação filogenética de nicho). Assim, nossos resultados evidenciam que parâmetros do canto dos anuros são filogeneticamente conservados, resultando principalmente em um forte sinal filogenético e com pouco sinal adaptativo. Esse resultado decorre do fato que as espécies próximas filogeneticamente compartilham características morfológicas, como resultado de sua ancestralidade comum (Cocroft & Ryan 1995; Gerhardt & Huber 2002) e também da ocupação de microhábitats por espécies com semelhança em alguns parâmetros do canto, como, por exemplo, os hylideos que vocalizaram sempre empoleirados na vegetação marginal. Desta forma, esses resultados sugerem que a evolução desses caracteres é modulada mais por processos evolutivos do que processos adaptativos.

Os parâmetros temporais e espectrais do canto foram fortemente restritos (*constrained*) pela filogenia e, portanto, pouco lábeis (plásticos) em resposta ao ambiente utilizado, corroborando a hipótese de que o canto é restrito pela historia evolutiva das linhagens filogenéticas (Cocroft & Ryan 1995; Bosch & De La Riva 2004; Wells 2007). Alguns caracteres morfológicos que influenciam diretamente parâmetros do canto tendem a exibir forte sinal filogenético (Blomberg et al. 2003),

como o tamanho corporal (Penna & Solis 1998) e a estrutura da laringe (Martin 1972). Este fato pode explicar a estruturação filogenética no canto nas espécies analisadas. Desta forma, as restrições filogenéticas podem limitar a evolução do canto (Zimmerman 1983; Ryan & Brenowitz 1985; Bosch & De La Riva 2004).

Os parâmetros espectrais do canto são estruturados filogeneticamente e também conservados em relação ao microhabitat. Espécies tendem a ter parâmetros espectrais do canto semelhantes independentemente do tipo de microhabitat utilizado, o que indica conservação filogenética do canto. Mas, ao longo da história evolutiva, as características do canto (e.g., frequências) de grupos proximamente aparentados favoreceram a ocorrência em microhabitats que favorecem a emissão do sinal sonoro. Desse modo, as espécies podem até mudar de microhabitat, mas são impedidas por restrições filogenéticas a mudarem o canto (Hölt & Barfield 2008). Em nosso estudo, a conservação filogenética do nicho provavelmente decorre do fato que espécies mais próximas filogeneticamente utilizaram o mesmo tipo de sítio de vocalização. O sítio de vocalização utilizado por anuros é considerado uma característica das espécies, devido à estrita relação com a sua morfologia, sendo que as espécies tendem a utilizar sempre o mesmo microhabitat como sítio de vocalização (Crump 1971; Hodl 1977; Rossa-Feres & Jim 2001; Wells 2007).

O canto foi pouco lábil em relação ao habitat e microhabitat utilizado pelos anuros. A baixa explicação do componente adaptativo (i.e., habitat e microhabitat) pode ser atribuída a diferentes fatores. Uma possibilidade é que efeitos do habitat e microhabitat no canto tenham influência sobre poucas espécies das comunidades ou somente em determinados ambientes, como por exemplo, riachos com muito ruído (Gerhardt & Klump 1988; Penna et al. 2005) e ambientes antrópicos (Sun & Narins 2005). Uma segunda explicação é de que a vocalização de anuros não necessita

percorrer longas distâncias (Kime et al. 2000), pois esse tipo de sinal acústico é mais plástico em relação às características ambientais que sinais utilizados à curtas distâncias (Brenowitz 1982). Entretanto, são necessários mais estudos para determinar se existem outros fatores influenciando a evolução do canto de anúncio dos anuros, levando em consideração comportamento, efeitos da densidade e empregando parâmetros ambientais que representem uma caracterização mais refinada dos habitats e microhabitats.

Padrões de co-ocorrência espaço-temporal e dissimilaridade acústica

As espécies sincronotópicas não necessariamente emitem vocalização diferente, mas espécies que co-ocorrem espacialmente possuem cantos de anúncio mais distintos. Desse modo, mesmo que duas espécies com canto similar ocorram nos mesmos meses, cada uma delas pode utilizar diferentes habitats para reprodução, evidenciando a existência de uma partilha espacial, evitando uma possível competição pelo espaço acústico. A partilha do nicho acústico é importante para evitar interferência acústica, que ocorre quando espécies simpátricas e sintópicas possuem canto similar, o que já foi registrado em insetos (e.g., Schatral & Yeoh 1990), aves (e.g., Popp & Ficken 1987) e anfíbios (e.g., Schwartz & Wells 1983; Garcia-Rutledge & Narins, 2001). Como resultado, as fêmeas tem maior dificuldade em localizar machos coespecíficos (Wells 2007; Haddad et al. 1990). O erro no reconhecimento intraespecífico pode resultar em uma redução da aptidão (*fitness*) associada à geração de híbridos (e.g., Haddad et al. 1990; Haddad et al. 1994; Grant & Grant 1997). Para evitar a interferência entre diferentes espécies durante a atividade de vocalização, espécies de anuros utilizam diferentes estratégias, como: utilização de diferentes bandas de frequência para emissão da vocalização (Chek et al. 2003), utilização de diferentes ambientes para a reprodução

(Silva et al. 2008; presente estudo), ou diferentes sítios de canto, quando espécies cogenéricas ou com o canto similar ocorrem no mesmo hábitat (Drewry & Rand 1983; Duellman & Pyles 1983; Silva et al. 2008).

Conclusão

Verificamos que parâmetros do canto não são plásticos e não respondem às variações no hábitat e microhábitat, e que a maior parte da variação no canto é determinada pela filogenia. Provavelmente isto decorre do forte sinal filogenético existente nos caracteres morfológicos que modulam o canto. A influência partilhada entre os componentes adaptativo e filogenético é mais evidente nos parâmetros espectrais do canto em relação ao microhábitat utilizado pelos anuros. A conservação filogenética do nicho parece ser favorecida pela tendência das diferentes espécies utilizarem sempre os mesmos microhábitats como sítio de vocalização. Na metacomunidade estudada, as espécies tendem a partilhar espacialmente o espaço acústico, pois as espécies que ocorrem nos mesmos hábitats tendem a ter o canto mais dissimilar. Porém, a co-ocorrência temporal é aleatória em relação ao canto.

Agradecimentos

Agradecemos a Ricardo J. Sawaya, Paula C. Eterovick, Mateus F. Feitosa e Fernando R. Silva pela leitura e sugestões na versão preliminar do manuscrito. Agradecemos a administração do Parque Nacional da Serra da Bocaina pelo apoio logístico. Michel V. Garey e Thiago Gonçalves Souza agradecem a FAPESP pela bolsa (proc. 2008/50575-1 e 2008/58979-4, respectivamente). Diogo B. Provete agradece a FAPESP pela bolsa de mestrado, durante a coleta dos dados (proc. 2008/55744-6) e a Capes pela bolsa de doutorado durante a elaboração do manuscrito.

Célio F. B. Haddad é grato a FAPESP pelo suporte financeiro (proc. 2001/13341-3 e 2008/50928-1) e CNPq pela bolsa produtividade. Denise C. Rossa-Feres agradece ao CNPq pela bolsa de produtividade (proc. 302838/2007-4).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bosch, J. & De La Riva, I. (2004) Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 880-888.
- Blomberg, S.P. & Garland, T. (2002) Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 899-910.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R. (2003) Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717-745.
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (2011) Principles of animal communication, 2nd edn, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Brenowitz, E. A. (1982) Long-range communication of species identity by song in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10, 29-38.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A. & Bazzaz, F. A. (2004) Phylogenetic overdispersion in floridan oak communities. *The American Naturalist*, 163: 823-843.
- Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, 109-122.
- Chek, A.A., Bogart, P. & Loughheed, S.C. (2003) Mating signal partitioning in multi-species assemblages: a null model test using frogs. *Ecology Letters*, 6, 235-247.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, 9, 93-103.
- Croft, R.B. & Ryan, M.J. (1995) Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49, 283-303.

- Crump, M.L. (1971) Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas*, 3, 1-62.
- Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L. & Morand, S. (2003) Quantifying phylogenetically structure environmental variation. *Evolution*, 57, 2647-2652.
- Diniz-Filho, J.A.F., Sant'Ana, C.E.R. & Bini, L.M. (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, 52, 1247-1262.
- Diniz-Filho, J.A.F., Rodríguez, M.Á., Bini, L.M., Olalla-Tarraga, M.Á., Cardillo, M., Nabout, J.C., Hortal, J. & Hawkins, B.A. (2009) Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography*, 36, 2222-2236.
- Duellman, W.E. & Pyles, R.A. (1983) Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 1983, 639-649.
- Drewry, G.E. & Rand, A.S. (1983) Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia*, 1983, 941-953.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A. & Wheeler, W.C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294, 1-240.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., Sá, R., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. & Wheeler, W.C. (2006) The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297, 1-370.
- Garcia-Rutledge, E.J. & Narins, P.M. (2001) Shared Acoustic Resources in an Old World Frog Community. *Herpetologica*, 57, 104-116.
- Gerhardt, H.C. & Huber, F. (2002) Acoustic communication in insects and frogs: Common problems and diverse solutions. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Gerhardt, H.C. & Klump, G.M. (1988) Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green tree frog: A limitation on mate choice. *Animal Behaviour*, 36, 1247-49.
- Gómez, J. P., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Tello, J. G. & Cadena C. D. (2010) A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering

- in community assembly of Neotropical forest birds. *Journal of Animal Ecology*, 79:1181-1192.
- Gotelli, N.J. (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606-2621.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001) Ecosim: Null Models Software for Ecology, Version 6.0. Acquired Intelligence Inc, & Kesey-Bear <http://homepages.together.net/gentsmin/ecosim.htm>
- Grant, P.R. & Grant, B.R. (1997) Genetics and the origin of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94, 7768–7775.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E. & Wheeler, W.C. (2006) Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299, 1-262.
- Haddad, C.F.B., Cardoso, A.J. & Castanho, L.M. (1990) Híbridação natural entre *Bufo ictericus* e *Bufo crucifer* (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 50, 739-744.
- Haddad, C.F.B., Pombal Jr., J.P. & Batistic, R.F. (1994) Natural hybridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). *Journal of Herpetology*, 28, 425-430.
- Hödl, W. (1977) Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. *Oecologia*, 28, 351-363.
- Holt, R.D. & Barfield, M. (2008) Habitat selection and niche conservatism. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 54, 295-309.
- IBAMA – Instituto Brasileiro de Meio Ambiente. 2000. Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra da Bocaina. Ministério do Meio Ambiente/ Instituto Brasileiro de Meio Ambiente, Brasília, Brasil.
- Kime, N.M., Turner, W.R. & Ryan, M.J. (2000) The transmission of advertisement call in Central American frogs. *Behavioral Ecology*, 11, 71-83.
- Langbauer, W.R.J., Payne, K.B., Charif, R., Rapaport, L. & Osborn, F. (1991) African elephants respond to display playbacks of low-frequency conspecific call. *Journal of Experimental Biology*, 157, 35-46.
- Littlejohn, M.J. (1977) Long range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. *The reproductive biology of amphibians* (D.H. Taylor & S.I. Guttman), pp. 263-394. Plenum Press, New York, USA.

- Losos, J. B. (2011) Seeing the forest for the trees: the limitations of phylogenies in comparative biology. *American Naturalist*, 177, 709-727.
- Martin, W.F. (1972) Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. *Evolution in the genus Bufo* (ed W.F. Blair), pp. 279-309, University of Texas Press, Austin, USA.
- Midford, P. E., Garland Jr., T., & Maddison, W. P. (2005) PDAP Package of Mesquite. Version 1.07.
- Morton, E.S. (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. *American Naturalist*, 109, 17-34.
- Naugler, C.T. & Ratcliffe, L. (1994) Character release in bird song: a test of the acoustic competition hypothesis using american tree sparrows *Spizella arborea*. *Journal of Avian Biology*, 25, 142-148.
- Penna, M., Pottstock, H. & Velasquez, N. (2005) Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest. *Animal Behaviour*, 70, 639-51.
- Penna, M. & Solís, R. (1998) Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42, 371-381.
- Pianka, E.R. (1981) Competition and niche theory. *Theoretical Ecology – principles and applications* (ed R. M. May), pp.167-196. Blackwell Scientific Publication, Oxford, USA.
- Popp, J.W. & Ficken R.W. (1987) Effects of non-specific singing on the song of the ovenbird. *Bird behavior*, 7, 22-26.
- Rossa-Feres, D.C. & Jim, J. (2001) Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros da região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Zoologia*, 18, 439-454.
- Ryan, M.J. & Brenowitz, E.A. (1985) The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song. *American Naturalist*, 126, 87-100.
- Ryan M.J., Cocroft R.B. & Wilczynski W. (1990) The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution*, 44, 1869-1872.
- Schatral, A. & Yeoh, P.B. (1990) Spatial distribution, calling and interspecific acoustic interactions in two species of the Australian tettigoniid genus *Tympanophora* (Orthoptera, Tettigoniidae). *Journal of Zoology*, 221, 375-390.

- Schwartz, J.J. & Wells, K.D. (1983) The influence of background noise on the behavior of neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*. *Herpetologica*, 39, 121-129.
- Scott, N.J. & Woodward, B.D. (1994) Standard techniques for inventory and monitoring: Surveys at breeding sites. *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians* (W.R. Heyer, M.A. Donnelly & R.W. McDiarmid), pp. 118-125. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., USA.
- Silva, R.A., Martins, I.A. & Rossa-Feres, D.C. (2008) Bioacústica e sítio de vocalização em taxocenoses de anuros de área aberta no noroeste paulista. *Biota Neotropica*, 8, 123-134.
- Slabbekoorn, H. & Smith, T.B. (2002) Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357, 493-503.
- Staggemeier, V.G., Diniz-Filho, J.A.F. & Morellato, L.P.C. (2010) The shared influence of phylogeny and ecology on the reproductive patterns of Myrteae (Myrtaceae). *Journal of Ecology*, 98, 1409-1421.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 85, 74-79.
- Sun, J.W.C. & Narins, P.M. (2005) Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. *Biological Conservation*, 121, 419-427.
- Vamosi, J.C. & Vamosi, S.M. (2007) Body size, rarity, and phylogenetic community structure: insights from diving beetle assemblages of Alberta. *Diversity and Distributions*, 13, 1-10.
- Vasconcelos, T.S. & Rossa-Feres, D.C. (2008). Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities in southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 7, 125-140.
- Waser, P.M. & Brown, C.H. (1986) Habitat acoustics and primate communication. *American Journal of Primatology*, 10, 135-154.
- Wells, K.D. & Schwartz, J.J. (1982) The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centronella fleisehmanni*. *Herpetologica*, 38, 449-455.
- Wells, K.D. (2007) The ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M. & Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an

emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13, 1310-1324.

Wiley, R.H. & Richards, D.G. (1978) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3, 69-94.

Wiley, R.H. (1991) Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of eastern North American. *The American Naturalist*, 138, 973-993.

Zimmerman, B.L. (1983) A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in the central Amazon. *Herpetologica*, 39, 235-246.

TABELAS

Tabela 1. Características espectrais e temporais do canto das espécies de anfíbios registradas no Parque Nacional da Serra da Bocaina. N = número de indivíduos analisados; Nn = número de tipos de notas; N n/c = número de notas por canto; Fmáx = frequência máxima (Hz); Fmín = frequência mínima (Hz); Fdom = frequência dominante (Hz); Ff = faixa de frequência (Hz); Dur = duração do canto (s); Np = número de pulsos por canto; Hab = tipo de habitat utilizado (G = generalista, A = área aberta, M = interior da floresta; Microhab = tipo de microhabitat utilizado pelos machos (V = na vegetação, A = na água). Os dados são apresentados como média $\pm$ desvio padrão.

Espécie	N	Nn	N n/c	Fmáx	Fmín	Fdom	Ff	Dur	Np	Hab	Microhab
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	6	1	1 $\pm$ 0	2371.4 $\pm$ 101.7	1742.8 $\pm$ 102.4	2054.7 $\pm$ 125	628.6 $\pm$ 82.1	0.1 $\pm$ 0.03	1 $\pm$ 0	G	V
<i>Borkerannahyla ahenea</i>	5	2	3.6 $\pm$ 0.9	1717.9 $\pm$ 152.2	536.1 $\pm$ 135.3	1240.3 $\pm$ 233.6	1181.8 $\pm$ 96	1.3 $\pm$ 0.4	66.4 $\pm$ 21.4	G	V
<i>Borkerannahyla</i> sp. (aff. <i>circumdata</i>)	3	1	3 $\pm$ 0	1597.9 $\pm$ 36	629.7 $\pm$ 41.3	1044.4 $\pm$ 158.6	968.2 $\pm$ 35.3	0.128 $\pm$ 0.01	3.9 $\pm$ 0.5	G	A
<i>Dendropsophus elegans</i>	3	2	2 $\pm$ 0	4099.4 $\pm$ 191	2307.8 $\pm$ 200.4	3152.5 $\pm$ 78.4	1791.6 $\pm$ 290.9	0.1 $\pm$ 0.02	12.7 $\pm$ 3.3	A	V
<i>Dendropsophus microps</i>	6	1	1 $\pm$ 0	5100.9 $\pm$ 93.3	3894.4 $\pm$ 121.8	4478.9 $\pm$ 136.9	1206.5 $\pm$ 205.8	0.4 $\pm$ 0.3	34.5 $\pm$ 4.6	G	V
<i>Dendropsophus minutes</i>	6	1	1 $\pm$ 0	6056.7 $\pm$ 226	3242 $\pm$ 1190.1	4872.7 $\pm$ 1142.5	2813.3 $\pm$ 1128.6	0.1 $\pm$ 0.1	18 $\pm$ 4	G	V

Tabela 1. Continuação

Espécie	Nn	N	n/c	Fmáx	Fmín	Fdom	Ff	Dur	Np	Hab	Microhab
<i>Hypsiboas</i> sp. (aff. <i>polytaenius</i>)	6	1	1 ± 0	5658.9 ± 136.5	4167.4 ± 225.8	4857.9 ± 262.1	1491.4 ± 159.2	0.1 ± 0.02	20.8 ± 4.8	G	V
<i>Physalaemus barroioi</i>	6	1	1 ± 0	4202.4 ± 225.7	327.9 ± 21.4	2373.1 ± 260.7	3874.6 ± 230.9	1.2 ± 0.2	1 ± 0	A	A
<i>Physalaemus cuvieri</i>	4	1	1 ± 0	2312.8 ± 31.1	397.8 ± 26.5	648.2 ± 29.6	1896.9 ± 67.2	0.3 ± 0.01	1 ± 0	A	A
<i>Physalaemus olfersii</i>	3	1	1 ± 0	2624.1 ± 61.9	1277.8 ± 260.6	1933.2 ± 53.03	1408 ± 146.7	258.9 ± 648.6	1 ± 0	M	A
<i>Proceratophrys melanopogon</i>	3	1	1 ± 0	1278.2 ± 102.7	663.3 ± 73.1	995.7 ± 89.9	614.9 ± 70.5	0.6 ± 0.1	29.9 ± 4.5	M	A
<i>Rhinella ictérica</i>	6	1	1 ± 0	851.1 ± 68.3	253.6 ± 61.5	525.4 ± 65.5	597.5 ± 67.7	10.7 ± 3.7	66.9 ± 20.8	G	A
<i>Scinax hayi</i>	6	1	1 ± 0	3215.9 ± 71.8	492.2 ± 52.6	861.3 ± 0.001	2723.6 ± 92.5	0.3 ± 0.02	10.1 ± 0.6	G	V
<i>Scinax</i> sp. (aff. <i>duartei</i>)	6	1	1 ± 0	3555 ± 153.5	1668.9 ± 104	3123.8 ± 133.7	1894.5 ± 208.2	0.3 ± 0.1	8.2 ± 1.1	G	V

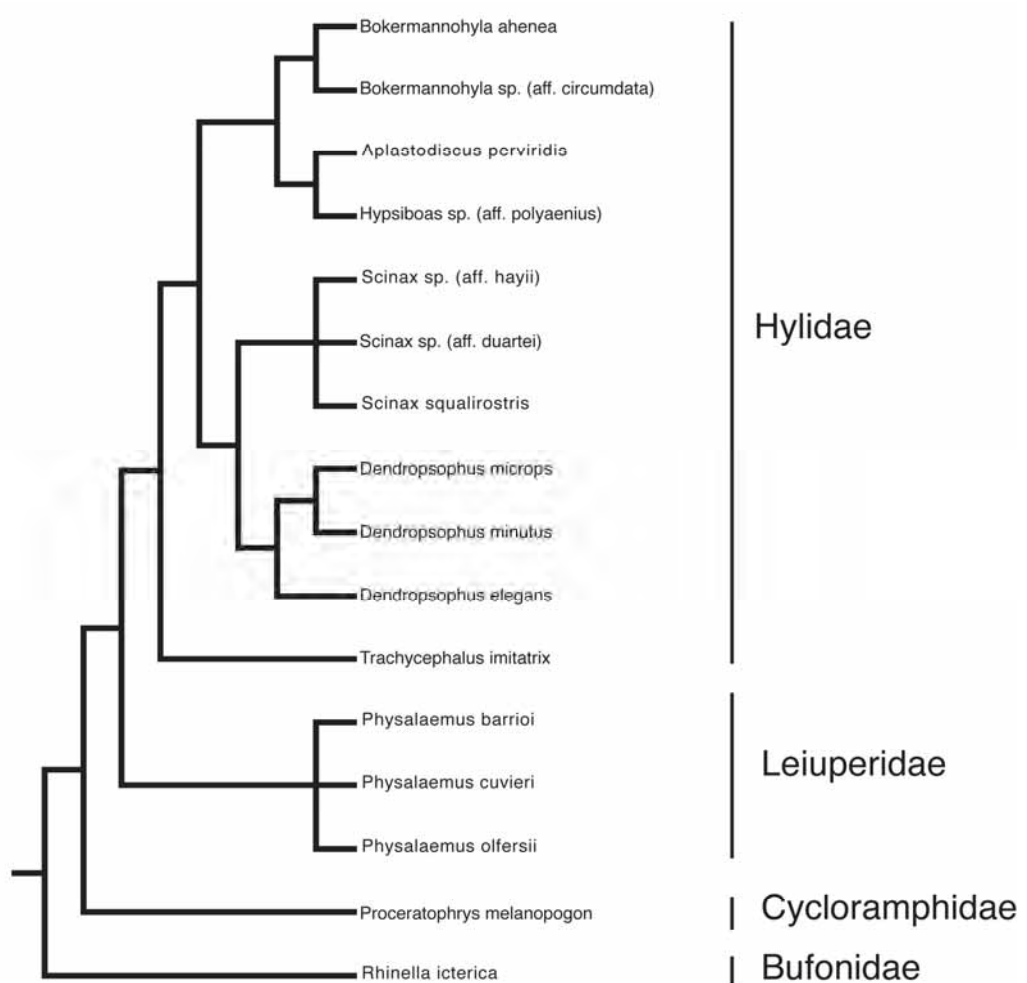
Tabela 1. Continuação

Espécie	Nn	N n/c	Fmáx	Fmín	Fdom	Ff	Dur	Np	Hab	Microhab	
<i>Scinax squalirostris</i>	6	1	1± 0	4982.5 ± 114	2375.6 ± 148	3540 ± 738.3	2606.9 ± 248.6	0.5 ± 0.1	12.9 ± 1.6	A	V
<i>Trachycephalus imitatrix</i>	3	1	1± 0	1859.7 ± 126	477.9 ± 58.1	999.1 ± 206.1	1384.2 ±126.2	0.1 ± 0.02	11.5 ± 1	M	A

Tabela 2. Coeficientes com a porcentagem de explicação da variação nos parâmetros espectrais e temporais do canto em resposta aos componentes ecológicos e filogenéticos.

	Estritamente filogenético	Conservação do nicho	Estritamente ecológico	Não explicado
	[a]	[b]	[c]	[d]
Espectral vs hábitat	77.3	0.2	<0.1	22.4
Espectral vs microhábitat	37	40.5	2.6	20
Temporal vs hábitat	67.4	10.6	2	21.8
Temporal vs microhábitat	69.1	8.8	0.2	21.8

APÊNDICE



Apêndice 1. Filogenia das espécies que se reproduzem em ambientes lânticos registradas no Parque Nacional da Serra da Bocaina de maio de 2008 a fevereiro de 2010.

**Riqueza e diferença na composição das comunidades de anfíbios em Floresta
Ombrófila Densa na Mata Atlântica**

Michel V. Garey^{1,4}, Diogo Borges Provete^{1, 2}, Célio F. B. Haddad³ & Denise C. Rossa-Feres⁴

1 Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rua Cristovão Colombo, 2265. Bairro: Jardim Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.

2 Endereço atual: Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, CP. 131, 74001-970, Goiânia, Goiás, Brasil.

3 Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil.

4 Laboratório de Ecologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rua Cristovão Colombo, 2265. Bairro: Jardim Nazareth, 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.

RESUMO

Uma das principais questões em ecologia reside em compreender a diversidade de espécies, detectando os padrões e os processos que resultaram na atual distribuição da riqueza e da composição de espécies. Neste estudo, analisamos o padrão da distribuição da riqueza e da diversidade beta em comunidades de anfíbios da Floresta Ombrófila Densa, do bioma Mata Atlântica, buscando responder as seguintes questões: as variáveis climáticas são preditoras da riqueza nas comunidades de anfíbios em Floresta Ombrófila Densa? Os fatores espaciais (localização geográfica) são mais importantes que os ambientais (climáticos) na determinação da diversidade beta? Para tanto, foi utilizada uma base de dados construída com dados de publicações científicas, complementada por coletas em campo no Parque Nacional da Serra da Bocaina e por dados secundários obtidos em consulta a coleções científicas. Os dados climáticos e a altitude foram extraídos da base de dados *Wordclim*. A base de dados incluiu 27 localidades que, juntas, resultaram em uma lista com 253 espécies de anuros, das quais mais de 25% constituem registros únicos, com ocorrência restrita a uma única localidade. O padrão de distribuição da riqueza não foi correlacionado com as variáveis climáticas, nem com a altitude. A diversidade beta não foi explicada nem pelas variáveis ambientais nem pelas espaciais. A grande diferença na composição de espécies entre as localidades (75% de dissimilaridade) provavelmente decorre da grande taxa de endemismo encontrada na Mata Atlântica.

Palavras-chave: altitude; diversidade beta; parâmetros climáticos; processos estocásticos; processos deterministas.

INTRODUÇÃO

Uma das principais questões em ecologia reside em compreender a diversidade de espécies, principalmente em detectar os padrões e compreender os processos que resultaram na atual distribuição da riqueza e da composição de espécies. O número de estudos sobre padrões de riqueza e diversidade beta aumentou recentemente, sendo que diversos táxons foram estudados em diferentes escalas: global (Gaston et al. 2007; McKnight et al. 2007; Buckley e Jetz 2008), continental (Qian & Ricklefs 2007) e regional (Jankowski et al. 2009). A riqueza e a composição de espécies do *pool* regional são determinadas por eventos históricos biogeográficos, processos evolutivos e contrastes fisiológicos (Morin 1999; Wiens & Donoghue 2004), resultado dos processos de deriva ecológica, especiação e extinção (Smith et al. 2005; Mittelbach et al. 2007; Vellend 2010), e da dispersão das espécies existentes no *pool* global (Vellend 2010). Desta forma verifica-se que a história regional modela a distribuição e a diversidade de espécies (Jetz et al. 2004; Graham et al. 2006; Buckley & Jetz et al. 2007). Como resultado, é esperado que haja variação no tamanho do *pool* regional de espécies nas diferentes regiões biogeográficas, que por sua vez, influenciam a diversidade local (Chase & Myers 2011). Esse padrão foi verificado comparando-se as comunidades de anfíbios de florestas tropicais e temperadas em diferentes continentes (Dahl et al. 2009). Porém, ainda são escassos os trabalhos que buscam o entendimento dos processos que resultam nos padrões de diversidade dentro de uma mesma região biogeográfica (e.g. Diniz-Filho et al. 2008; Valdujo et al. 2011).

A maneira como o clima modula a variação na fisiologia, ecologia e evolução dos organismos é uma questão fundamental para o entendimento dos padrões de diversidade (Pianka 1966; Chown et al. 2004). Estudos buscando avaliar a influência das variáveis climáticas no padrão de distribuição de riqueza e da diversidade beta já

foram realizados em diferentes partes do mundo, em diferentes escalas e com diferentes táxons, como aves (Rahbek & Graves 2001), plantas (Qian & Ricklefs 2007), répteis (Terribile & Diniz-Filho 2009), inclusive anfíbios (Buckley & Jetz 2007; Buckley & Jetz 2008). Em relação a anfíbios as maiores riquezas são geralmente observada nas localidades sem sazonalidade climática e com altos índices pluviométricos (Buckley & Jetz 2007; Vasconcelos et al. 2010). Porém, os estudos avaliando a influência das variáveis climáticas nas comunidades de anuros sulamericanos ou foram realizados em escalas amplas (e.g. Vasconcelos et al. 2010) ou estão restritos aos biomas Cerrado e Amazônia (Diniz-Filho et al. 2008; Dahl et al. 2009; Valdujo et al. 2011). Assim, há uma escassez de estudos, em escala regional, testando os efeitos das variáveis climáticas sobre a riqueza e a diferença na composição das espécies em áreas de Mata Atlântica.

Atualmente, duas hipóteses têm sido discutidas para explicar a origem e a manutenção da diversidade beta (Legendre et al. 2005). A primeira hipótese postula que a composição local das espécies flutua de maneira aleatória, influenciada pela limitação na capacidade de dispersão, deriva ecológica e pelo balanço entre especiação e extinção local (dinâmica neutra; Hubbell 2001; Rosindell et al. 2011). Ainda, é esperado que ao longo de um gradiente ambiental as espécies tenham a mesma demografia (i.e., equivalência ecológica; Hubbell 2001). O padrão observado na dinâmica neutra é o aumento da dissimilaridade na composição das comunidades com o aumento da distância geográfica entre as áreas (*distance decay of similarity*) (Nekola 1999). A segunda hipótese prediz que em um ambiente heterogêneo sem limitação na capacidade de dispersão das espécies, as diferenças demográficas entre as espécies ao longo de um gradiente ambiental determinam a composição das comunidades (dinâmica *species sorting*; Chase & Leibold 2003; Leibold et al. 2004). O padrão observado é que quanto

maior o mosaico de paisagens maior será a diversidade beta entre as comunidades (e.g. Tuomisto et al. 1995; Brunbjerg et al. 2012).

A prevalência de uma ou outra hipótese depende do grupo taxonômico em questão e da escala espacial analisada. Por exemplo, Cottenie (2005) verificou que em escalas espaciais menores a dinâmica *species sorting* parece ser mais frequente que a dinâmica neutra para diversos grupos e biomas. Entretanto, com o aumento da escala espacial, os processos relacionados a dinâmica neutra passam a ser mais frequentes na determinação da diferença na composição das espécies nas metacomunidades. Isso se deve ao fato de que em escalas amplas a dispersão tende a ser limitada, fazendo com que ambientes favoráveis não sejam colonizados pelas espécies, resultando numa dinâmica neutra (Fuentes 2002). Como os anfíbios são caracterizados por possuir uma baixa capacidade de dispersão (Smith & Green 2005; Wells 2007), é esperado que a dinâmica neutra seja mais importante em estudos realizados em escalas amplas.

O presente estudo tenta preencher uma lacuna no conhecimento da diversidade de anuros por avaliar a influência de fatores contemporâneos (i.e. variáveis climáticas) e históricos (i.e. altitude) na riqueza de espécies e, dos componentes espaciais e ambientais na determinação da diferença na composição de espécies em comunidades de anuros do bioma Mata Atlântica. Este bioma é considerado um dos 25 *hotspots* mundiais, possuindo uma das maiores diversidades de anuros do mundo (Myers et al. 2000), com grande concentração de espécies endêmicas (Haddad & Prado 2005) e sobre forte grau de ameaça (Ribeiro et al. 2009). Estima-se que da área original restaram apenas, aproximadamente 12% da Mata Atlântica (Ribeiro et al. 2009) Neste estudo procuramos responder as seguintes questões: i) As variáveis climáticas (componente ambiental) e a altitude (componente histórico) são preditoras da riqueza nas comunidades de anfíbios em Floresta Ombrófila Densa (FOD)? Nossa hipótese é que as

maiores riquezas de anfíbios são observadas nas localidades com as maiores taxas de precipitação anual e com as maiores temperaturas; ii) Os fatores espaciais (localização geográfica) são mais importantes que os ambientais (climáticos) na diversidade beta? Como os anfíbios possuem uma baixa capacidade de dispersão, e o presente estudo aborda uma ampla escala geográfica, nossa hipótese é que os fatores espaciais sejam mais importantes que os ambientais. Devido à limitação na capacidade de dispersão dos anuros (Smith & Green 2005) e às limitações fisiológicas que é uma barreira para a dispersão em gradientes altitudinais, resultando em altas taxas de endemismo (Janzen 1967; Ghalambor et al. 2006).

METODOLOGIA

Caracterização do bioma estudado

O bioma Mata Atlântica originalmente ocupava uma área de aproximadamente 150 milhões de hectares ao longo de um longo gradiente latitudinal (3°S até 31°S) e longitudinal (35°W até 60°W) (Ribeiro et al. 2009). Desta forma, ao se considerar toda a extensão da Mata Atlântica há uma grande variação climática, principalmente em relação à sazonalidade das chuvas, o que contribuiu para a formação dos seus dois principais tipos de vegetação: Floresta Ombrófila Densa (Floresta atlântica *stricto sensu*) e Floresta Estacional Semidecidual (FES) (Morellato & Haddad 2000). A FOD ocorre de norte a sul da costa brasileira, acompanhando as cadeias de montanhas existentes e recebe de 1500 a 4000 mm de chuva por ano, enquanto a Floresta Estacional Semidecidual está restrita ao interior do continente e recebe aproximadamente 1000 mm chuva anualmente (Câmara, 2003). Dentro de cada tipo vegetacional existe pouca variação nos parâmetros climáticos (Peel et al. 2007).

A Mata Atlântica é um dos biomas com a maior diversidade biológica do planeta sendo também um dos mais degradados (Myers et al. 2000). Hoje, em virtude da densa ocupação humana, expansão agropecuária, industrialização e exploração econômica e imobiliária, restam apenas aproximadamente 11,7% da vegetação original, composta em sua maioria por pequenos fragmentos de FES, enquanto que as maiores áreas contínuas de mata são de FOD localizadas nas encostas das serras que acompanham o litoral brasileiro (Ribeiro et al. 2009), principalmente na Serra do Mar. A Serra do Mar é um conjunto de escarpas festonadas com cerca de 1000 km de extensão coberta principalmente por FOD e campos de altitude (Kronka et al. 2005). A Serra do Mar se estende desde o Estado do Rio de Janeiro até o norte do Estado de Santa Catarina (Almeida & Carneiro 1998), estando presentes ao longo da cadeia de escarpas as maiores áreas de mata contínua encontradas no bioma da Mata Atlântica (Ribeiro et al. 2009). Segundo a classificação de Koppen-Geiger ao longo da Serra do Mar existem dois tipos de clima, ambos são considerados temperados com altos índices pluviométricos e sem estação seca, porém um possui verão quente (Cfa) e outro com verão pouco mais ameno (Cfb) (Peel et al. 2007).

Seleção das localidades

Entre todos os estudos realizados com comunidades de anfíbios de Mata Atlântica disponíveis na literatura, selecionamos apenas os trabalhos realizados em áreas de Floresta Ombrófila Densa na Serra do Mar e planície costeira adjacente, a fim de controlar variações na riqueza e composição de espécies devido ao tipo de vegetação da área (i.e., fitosionomia) e a existência de uma estação seca pronunciada, característica encontrada em muitas áreas de FES (Câmara, 2003). Além disso, selecionamos somente aqueles estudos fundamentados em coletas sequenciais durante

os meses mais quentes e úmidos do ano, período no qual a maioria das espécies de anfíbios está em atividade de vocalização e são mais facilmente registrados (Bertoluci & Rodrigues 2002).

Foram coletados dados no Parque Nacional da Serra da Bocaina, através do método inventário completo (Scott Jr. 1994). As amostragens foram realizadas de julho de 2008 a junho 2009 e novembro de 2009 a março de 2010. Para complementar os inventários selecionados e obter a lista de espécies de diferentes localidades que não estão disponíveis na literatura foram feitas consultas as seguintes coleções científicas: Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ); Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZEUC); Coleção Célio F. B. Haddad (CFBH) depositada no Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista; Coleção de girinos e adultos do Departamento de Zoologia e Botânica (DZSJRP) da Universidade Estadual Paulista. As coleções com base de dados disponibilizadas na plataforma *Specieslink* (<http://splink.cria.org.br>) foram consultadas eletronicamente e posteriormente consultamos alguns especialistas para certificar a provável ocorrência de determinadas espécies. Da lista de espécies obtidas com dados das coleções científicas, foram acrescentadas à base de dados somente às localidades cujos registros contam com pelo menos 30 espécies. Este número representa a riqueza de espécies de anfíbios registrada na comunidade menos diversa em área de FOD (Estação Ecológica Bananal, Zaher et al. 2005), e esse procedimento foi adotado visando aumentar o número de amostras e diminuir a lacuna de conhecimento em alguns trechos da Mata Atlântica. Desta maneira, nós obtivemos uma lista de espécies de anfíbios para 27 localidades de FOD (Figura 1; Tabela 1). Para as análises estatísticas foram excluídas dos inventários as espécies com classificação taxonômica incerta.

Seleção das variáveis

Avaliamos a influência das variáveis climáticas na riqueza e na diversidade beta, pois o clima pode parcialmente determinar as taxas de dispersão afetando a evolução das populações e consequentemente as taxas de especialização e especiação (Jocque et al. 2010). Para isso, foram utilizadas cinco variáveis extraídas da base de dados *Wordclim* (Hijmans et al. 2005), sendo uma geográfica e quatro climáticas: (1) altitude, (2) temperatura mínima média do mês mais frio e (3) temperatura máxima média do mês mais quente, como medidas do limite de tolerância ao frio e ao calor (Qian & Ricklefs 2007), (4) diferença entre a temperatura máxima média mensal e a temperatura mínima média mensal, como uma medida da sazonalidade (Qian & Ricklefs 2007) e (5) precipitação anual, uma medida da disponibilidade de água (Qian & Ricklefs 2007).

A estrutura espacial foi avaliada utilizando as coordenadas geográficas de cada localidade fornecida pelos trabalhos selecionados. Para as listas de espécies obtidas em coleções científicas utilizamos a coordenada geográfica da região central do município. Além disso, em alguns inventários a única coordenada geográfica disponível era referente a região urbana do município, desta forma há uma limitação na base de dados obtida devido a existência de diferenças climáticas e altitudinais entre as zonas urbanas e as regiões florestadas estudadas. A partir de uma matriz de distância com base nas coordenadas geográficas entre os ambientes foram criadas as variáveis espaciais utilizando o método das coordenadas principais de matrizes vizinhas (*Principal Coordinates of Neighbor Matrices*, PCNM) (Borcard & Legendre 2002; Borcard et al. 2004). A PCNM é fundamentada em uma matriz de distância Euclidiana entre os pontos amostrados (Borcard & Legendre 2002). Essa matriz foi submetida a uma análise de coordenadas principais em que os eixos representam padrões espaciais distintos que são

ortogonais entre si e linearmente não correlacionados (Griffith & Peres-Neto 2006). Utilizamos o procedimento de *forward selection* (Blanchet et al. 2008) para selecionar somente eixos positivos (I de Moran > 1) e significativos da PCNM. Essa análise representa a decomposição espectral da relação espacial entre os ambientes amostrados, podendo ser calculadas para conjuntos regulares ou irregulares de pontos no espaço/tempo (Borcard & Legendre 2002). A PCNM é eficiente para detectar diversos tipos de estruturação espacial nos dados, como autocorrelação ambiental (Borcard & Legendre 2002) e processos bióticos como a dispersão (Dray et al. 2006), além de promover uma melhor representação da estrutura espacial em comparação com outros procedimentos comumente utilizados (Legendre et al. 2005).

Análises estatísticas

Para testarmos a influência das variáveis climáticas e da altitude (variáveis independentes) no padrão de distribuição da riqueza de anuros (variáveis dependentes), utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM). Como as variáveis dependentes são dados de contagem e os dados apresentaram superdispersão (*overdispersion*), utilizamos a distribuição binomial negativa para os dados com a função `glm.nb` do pacote MASS do programa R 2.10.1 (R Development Core Team 2010). Construímos um modelo global com a variação na riqueza em função da temperatura média anual, temperatura mínima média do mês mais frio, temperatura máxima média do mês mais quente, diferença entre a temperatura máxima média mensal, temperatura mínima mensal e precipitação anual. Após a construção do modelo global retiramos as variáveis com fator de inflação da variância (VIF) superior a 2, a fim de diminuir a multicolinearidade entre as variáveis (Quinn & Keough, 2002). Após este passo, utilizamos o critério de

informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AIC_c) e Akaike weights ($wAIC_c$) para selecionar o melhor modelo que explica a distribuição da riqueza (Burnham & Anderson, 2002). Os modelos com valores de ΔAIC entre 0 e 2 são considerados os melhores modelos, enquanto que em relação ao $wAIC_c$ quanto maior for o valor maior será o poder preditivo (Burnham & Anderson, 2002).

Partindo do pressuposto que os dados obtidos da literatura são representativos da riqueza de espécies nas áreas. As diferenças no esforço amostral e nos métodos de amostragem, além da inclusão da base de dados de coleções científicas tornam os dados dos diferentes estudos realizados nas áreas de FOD não diretamente comparáveis em termos de abundância. Por este motivo, utilizamos os dados binários (presença/ausência) de composição das espécies de anfíbios nas comunidades. Para avaliar o grau de similaridade na composição das comunidades de anfíbios de FOD utilizamos o índice de Chao-Jaccard (Chao et al. 2005). Este índice compara a similaridade entre duas comunidades seguindo a métrica de Jaccard, porém controla o efeito de não encontrar espécies compartilhadas, reduzindo o viés da análise (Chao et al. 2005). Essa análise foi realizada no programa SPADE (Chao & Shen 2009).

Para melhor interpretação dos resultados a respeito do grau de dissimilaridade na composição de espécies entre as localidades incluídas na base de dados (Chao-Jaccard), aplicamos a análise de agrupamento utilizando diferentes algoritmos (método da média não ponderada - UPGMA, método de Ward e *single linkage*) para construção dos dendrogramas (Legendre & Legendre 1998). Para cada dendrograma foi calculado o índice de correlação cofenético, que mostra o quanto de informação é perdida na matriz original dos dados para a construção do gráfico (Legendre & Legendre 1998). Para análise dos dados de similaridade avaliamos somente o dendrograma obtido através do método de UPGMA, que apresentou o maior valor do índice correlação cofenético.

A análise da diversidade beta foi realizada através da partição da variância a fim de determinar a importância das variáveis ambientais e espaciais, para isso utilizamos a abordagem da análise canônica aplicando a análise de redundância (RDA) (Borcard et al. 1992), de acordo com Anderson et al. (2011). Com este procedimento é possível verificar a influência dos componentes puramente ambiental [a], componente ambiental com influência espacial [b], puramente espacial [c] e resíduos [d] (Borcard et al. 1992; Legendre et al. 2005) na diversidade beta (Legendre et al. 2005). O componente puramente ambiental demonstra a variação na diversidade beta que é explicada pelos descritores ambientais (variabilidade climática) independentemente de qualquer estrutura espacial. O componente espacial com influência ambiental indica o quanto da variação na diversidade beta é consequência da relação das espécies com as condições ambientais estruturadas espacialmente. O componente puramente espacial revela o quanto da variação na diversidade beta está relacionado com a variação espacial, evidenciando algum tipo de estruturação espacial nos dados. Os resíduos são a variação na diversidade beta que não tem relação com a localização geográfica do ambiente nem com as características ambientais mensuradas.

Com a finalidade de reduzir a multicolinearidade entre as variáveis climáticas mensuradas, calculamos o Fator de Inflação na Variação (*Variation Inflation Factor*, VIF), sendo que apenas as variáveis com valor de VIF inferior a 2 (Quinn & Keough 2002) foram consideradas na construção das matrizes dos dados ambientais. A análise de RDA e a análise de partição de variância foram desenvolvidas no programa R 2.10.1. (R Development Core Team 2010).

RESULTADOS

Riqueza de espécies

A lista de espécies das 27 localidades consideradas na base de dados totaliza 247 espécies. A riqueza variou de 28 (Estação Ecológica do Bananal) a 75 (Parque Estadual Carlos Botelho) espécies ($46,6 \pm 13$). As espécies mais frequentes foram *Hypsiboas faber*, que ocorreu em todas as localidades, seguida de *Leptodactylus latrans* e *Rhinella icterica*, registradas em 25 áreas. Ao todo 67 espécies (26,5%) representam registros únicos, com ocorrência restrita a uma única localidade.

Quatro modelos podem explicar a variação na riqueza de espécies ao longo da FOD: modelo nulo, somente precipitação, somente temperatura máxima e somente amplitude térmica. Entretanto, o modelo com o maior poder preditivo é o modelo nulo, que explica aproximadamente 35% da variação na riqueza.

Diversidade beta

As comunidades de anfíbios de FOD possuem grande variação na composição de espécies, sendo a similaridade média entre as comunidades de aproximadamente $25\% \pm 13$. As comunidades com composição de espécies mais similar foram as amostradas no município Morretes-PR e na APA Guaratuba, Guaratuba-PR, com 72% de similaridade, enquanto, as comunidades com menor grau de similaridade (6,1%) foram as registradas no município de São Bento do Sul-SC e na RPPN Campo do Escoteiro Geraldo Hugo Nunes, Guapimirim-RJ. O padrão de similaridade na composição da anurofauna indica três grupos de localidades (Figura 2): 1) composto pelas localidades do sul do Brasil, com exceção da Estação Ecológica Juréia-Itatins, São Paulo; 2) formado pelas localidades do Estado de São Paulo e 3) composto pelas localidades do Estado do Rio de Janeiro, com exceção do Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Picinguaba.

A análise de redundância na qual a partição da variância é baseada não explicou a variabilidade na composição das comunidades de anfíbios da FOD. Nenhum dos componentes testados, climático ($R_{adj} = 0,169$, $P = 0,146$) e espacial ($R_{adj} = 0,184$, $P = 0,066$), explicaram a variação na composição de espécies (Fig. 3).

DISCUSSÃO

A Mata Atlântica possui uma das maiores diversidades de anfíbios do mundo, sendo reconhecidas mais de 400 espécies de anfíbios (Haddad & Prado 2005). Das 400 espécies listadas por Haddad & Prado (2005), mais de 60% foram registradas nas 27 localidades de FOD consideradas neste estudo. Estima-se que aproximadamente 81% das espécies de anfíbios existentes nesse bioma sejam endêmicas (Haddad & Prado 2005) e 34% estejam restritas a uma única localidade (Haddad & Prado 2005). No presente estudo, aproximadamente 25% das espécies ocorreram em apenas uma única localidade. Essa variação na proporção de espécies endêmicas na Mata Atlântica pode ser explicada conjuntamente por dois diferentes fatores: i) por serem raras, as espécies não são encontradas em outras localidades; ii) viés amostral dos trabalhos realizados, pois a grande maioria deles utilizou o método de amostragem em ambientes de reprodução (*sensu* Scott & Woodward, 1994), o que diminui a chance de encontrar espécies com desenvolvimento direto, como, por exemplo, espécies pertencentes a família Brachycephalidae (Haddad & Prado 2005).

Os padrões de diversidade biológica podem ser interpretados à luz de processos históricos e contemporâneos (Graham et al., 2006). Porém, para a base de dados considerada nem os processos contemporâneos (variáveis climáticas) nem os históricos (altitude) foram importantes na determinação da riqueza e da composição de espécies de anuros em áreas de Mata Atlântica.

A importância das variáveis climáticas no padrão de distribuição da riqueza de espécies foi detectada em diversos grupos taxonômicos, como plantas, mamíferos, aves, répteis e anfíbios, e em escalas amplas (Andrews & O'Brien 2000; Buckley & Jetz 2007; Qian & Ricklefs 2007; Vasconcelos et al. 2010). O clima tende a influenciar fortemente a distribuição dos anfíbios (Vasconcelos et al, 2010), em função da pele permeável e por serem ectotérmicos (Wells 2007). Assim, era esperada uma forte influência das variáveis climáticas sobre o padrão de distribuição dos anuros na área estudada, o que não foi detectado. Duas hipóteses não excludentes podem explicar esse resultado: i) os anfíbios dependem fortemente da disponibilidade de água, devido às suas características fisiológicas e reprodutivas (Wells 2007), porém, em toda Floresta Ombrófila Densa da Mata Atlântica as chuvas ocorrem durante todo o ano, com maior concentrado durante os meses do verão, não existindo uma pronunciada estação seca, desta forma, a variação na precipitação não é um fator limitante para a ocorrência dos anfíbios; ii) os dados climáticos não refletem adequadamente as condições das áreas consideradas, pois a base de dados obtida nas coleções científicas fornece as coordenadas geográficas referentes ao centro do município e não dos remanescentes florestais amostrados. Adicionalmente, como as áreas amostradas pertencem ao mesmo domínio vegetacional (FOD), outros fatores contemporâneos frequentemente relacionados com os padrões de diversidade como, por exemplo, riqueza de plantas (Andrews & O'Brien 2000) e produtividade (Hawkins et al, 2003), podem explicar o padrão de distribuição da riqueza de anfíbios, mas são necessários mais estudos.

A influência de processos históricos nos padrões de diversidade de espécies tem sido detectada em diversos estudos (e.g., Graham et al. 2006, Carnaval & Moritz 2008, Carvaval et al. 2009). Porém, a variável representativa do componente histórico (altitude) analisada no presente estudo não influenciou os padrões de riqueza de

espécies, possivelmente porque a altitude considerada neste estudo foi pontual, obtida a partir das coordenadas geográficas fornecidas nos artigos ou pertencente ao centro das cidades, no caso dos registros de coleções científicas. No entanto, a variação altitudinal existente em cada localidade amostrada frequentemente é relacionada à riqueza de espécies (e.g., Vasconcelos et al. 2010) e à diferença na composição das comunidades (e.g., Qian & Ricklefs 2007).

Um fator que provavelmente influencia a diversidade de espécies é a estabilidade climática do hábitat (Carnaval & Moritz 2008; Carnaval et al. 2009). Durante a glaciação ocorrida no pleistoceno muitos habitats da Mata Atlântica serviram de refúgio para um grande número de espécies, o que resultou no *hotspot* de diversidade que é a Mata Atlântica (Carnaval et al. 2009). Assim, esperamos que outros fatores, como a variação altitudinal das localidades e a estabilidade climática existente em determinadas áreas da Mata Atlântica durante o pleistoceno, sejam mais importantes na determinação dos padrões de diversidade de anfíbios em áreas de FOD. Contudo, são necessários estudos adicionais avaliando a influência de tais fatores históricos no padrão de distribuição da riqueza.

Ao contrário do que esperávamos, nem os fatores ambientais nem os espaciais foram relacionados à diversidade beta. No geral, apesar das áreas de FOD não terem uma estação seca pronunciada, a altitude entre as áreas diferiu bastante, o que resulta em diferenças na temperatura. A relação entre altitude e diferença na composição de espécies é esperada devido à variação climática e as limitações fisiológicas das espécies (Janzen 1967), sendo comum a detecção de variação na composição das comunidades ao longo de gradientes altitudinais (Giaretta et al. 1997; Almeida-Neto et al. 2006). A influência da altitude na diversidade beta já foi registrada tanto em estudos realizados em escalas amplas (e.g., McKnight et al. 2007; Vasconcelos et al. 2010) quanto em

pequenas escalas (e.g., Jankowski et al, 2009). Mas, no presente estudo a altitude não foi relacionada com a diferença na composição das comunidades.

Apesar das limitações inerentes a estudos de meta-análise, cuja base de dados é construída a partir de dados secundários, no presente estudo a ausência de relação entre a composição de espécies e a localização geográfica, a altitude e as variáveis climáticas, pode estar relacionada à alta taxa de endemismo encontrada em áreas de FOD (Haddad & Prado 2005; Rossa-Feres et al. 2011). As localidades amostradas estão inseridas numa cadeia montanhosa formada por diversos blocos (Almeida & Carneiro 1998) que, durante as variações climáticas do Pleistoceno, serviram de refúgio para as espécies. Esses fatores, provavelmente favoreceram as altas taxas de endemismo encontradas na Mata Atlântica (Carnaval & Moritz 2008; Carnaval et al, 2009) para diversos táxons, como por exemplo: plantas (Thomas et al. 1998), aves (Cardoso-da-Silva et al. 2004) e anfíbios (Haddad & Prado 2005; Rossa-Feres et al. 2011). Assim, uma possível explicação para a grande diferença na composição de espécies é o fato que, em ambientes sem sazonalidade, as comunidades tendem a ser formadas por espécies especialistas com baixa capacidade de dispersão (Jocque et al. 2010), resultando em grande diferença na composição de espécies nas comunidades. Dahl et al. (2009) verificaram que a grande diferença na composição de espécies em comunidades de anfíbios na Amazônia independe da distância entre as áreas, devido as grandes taxas de endemismo.

A base de dados compilada reflete o padrão já descrito para áreas de FOD (Haddad & Prado 2005; Rossa-Feres et al. 2011), que possui muitas espécies especialistas com distribuição geográfica restrita, o que pode explicar a grande diferença na composição de espécies independente dos parâmetros climáticos, da altitude e da localização das áreas amostradas. Porém, são necessários mais estudos abordando outras

variáveis, como o estado de conservação dos remanescentes florestais e o mosaico de paisagens, levando em consideração os eventos históricos que formaram a FOD, para compreender os padrões de distribuição dos anuros neste ambiente tão singular,

CONCLUSÕES

Os parâmetros climáticos e a altitude não foram preditores do padrão de distribuição da riqueza e da composição de espécies de anuros em áreas de Floresta Ombrófila Densa no Brasil. A localização geográfica das áreas de FOD também não influenciou a composição de espécies. Neste sentido, as metacomunidades de anfíbios de FOD não parecem se adequar a dinâmica neutra nem a dinâmica de seleção pelas espécies (*species sorting*). Esse resultado provavelmente decorre da grande taxa de endemismo existente em áreas de FOD, que resulta em comunidades com grande dissimilaridade na composição de espécies, independentemente de fatores climáticos ou da distância entre as áreas.

Agradecimentos

Agradecemos Ricardo J. Sawaya, Paula C. Eterovick, Mateus F. Feitosa e Fernando R. Silva, Lilian Sayuri Ouchi de Melo e Thiago Gonçalves Souza pelas sugestões na versão preliminar. Agradecemos a administração do Parque Nacional da Serra da Bocaina pelo apoio logístico. Ao Dr. José P. Pombal Jr. (MNRJ) pelo apoio e acesso a coleção. Agradeço a Fernando Rodrigues da Silva pelo auxílio com as análises estatísticas e sugestões no manuscrito. Michel V. Garey agradece a FAPESP pela bolsa (proc. 2008/50575-1). Célio F. B. Haddad é grato a FAPESP pelo suporte financeiro (proc. 2001/13341-3 e 2008/50928-1) e CNPq pela bolsa produtividade. Denise C. Rossa-Feres agradece ao CNPq pela bolsa de produtividade (proc. 302838/2007-4).

Referências bibliográficas

- Almeida, F. F. M. & Carneiro, C. D. R. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28: 135-150.
- Almeida-Neto, M., G. Machado, R. Pinto-da-Rocha & A. A. Giaretta. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*, 33:361-375.
- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen, & N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14:19-28.
- Andrews, P. & E. M. O'Brien. 2000. Climate, vegetation, and predictable gradients in mammal species richness in southern Africa. *Journal of Zoology*, 251:205-231.
- Antunes, A. P. 2007. Descrição taxonômica e história natural de uma nova espécie de *Hypsiboas* da Mata Atlântica do alto da Serra de Paranapiacaba, Estado de São Paulo (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, 144p.
- Araujo, C. O., T. H. Condez, R. P. Bovo, F. C. Centeno & A. M. Luiz. 2010. Amphibians and reptiles of the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP: an Atlantic Forest remnant of Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10:257-274.
- Armstrong, C. G. & C. E. Conte. 2010. Taxocenose de anuros (Amphibia: Anura) em uma área de Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil. *Biota Neotropica*, 10: 39-46.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. *Journal of Herpetology*, 32:607-611.
- Bertoluci, J., R. A. Brassaloti, J. W. Ribeiro-Jr, V. M. F. N. Vilela & H. O. Sawakuchi. 2007. Species composition and similarities among anuran assemblages of forest sites in southeastern Brazilian *Scientia Agrícola*, 64:364-374.
- Bertoluci, J. & Rodrigues, M. T. 2002. Utilização de habitats e microhabitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 42:287-397.
- Blanchet, F. G., P. Legendre & D. Borcard. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89:2623-2632.

- Borcard, D. & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, 153:51-68.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet & H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85:1826-1832.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73:1045-1055.
- Brunbjerg, A. K., R. Ejrnæs, and J.-C. Svenning. 2012. Species sorting dominates plant metacommunity structure in coastal dunes. *Acta Oecologica*, 39:33-42.
- Buckley, L. B. & W. Jetz. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274:1167-1173.
- Buckley, L. B. & W. Jetz. 2008. Linking global turnover of species and environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105:17836-17841.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd edn. Springer, New York.
- Câmara, I. G. 2003. Brief history of conservation in the Atlantic Forest. In: Galindo-Leal, C.; Câmara, I. G. (eds.). *The Atlantic Forest of South America: Biodiversity status, threats, and outlook*. CABS and Island Press. Washington, pp.31-42.
- Cardoso da Silva, J. M., M. Cardoso de Sousa & C. H. M. Castelletti. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13:85-92.
- Carnaval, A. C. & C. Moritz. 2008. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Biogeography*, 35:1-15.
- Carnaval, A. C., M. J. Hickerson, C. F. B. Haddad, M. T. Rodrigues & C. Moritz. 2009. Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, 323:785-789.
- Carvalho-e-Silva, A. M. T., G. R. Silva & S. P. Carvalho-e-Silva. 2008. Anuros da Reserva Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil. *Biota Neotropica*, 8: 199-209.
- Castanho, L. M. 2000. História natural de uma comunidade de anuros da região de Guaraqueçaba, litoral norte do Estado do Paraná. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 132p.

- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell & T.-J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecology Letters*, 8:148-159.
- Chao, A. & T. -J. Shen. 2009. SPADE. Software disponível em <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chase, J. M. & J. A. Myers. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366:2351-2363.
- Chase, J. M. & M. A. Leibold. 2003. Linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 221p.
- Chown, S. L., K. J. Gaston & D. Robinson. 2004a. Macro-physiology: Large scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology*, 18:159–167.
- Condez, T. H., R. J. Sawaya & M. Dixo. 2009. Herpetofauna dos remanescentes de Mata Atlântica da região de Tapiraí e Piedade, SP, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 9: 1-29.
- Conte, C. E. & D. C. Rossa-Feres. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23:162-175.
- Costa, T. R. N. 2006. Riqueza e biologia de anfíbios anuros em uma área de Mata Atlântica no município de Morretes-PR. Monografia de conclusão de curso Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná. 62p.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, 8:1175-1182.
- Cunha, A. K., I. S. Oliveira, & M. T. Hartmann. 2010. Anurofauna da Colônia Castelhanos, na Área de Proteção Ambiental de Guaratuba, Serra do Mar paranaense, Brasil. *Biotemas*, 23:123-134.
- Dahl, C., V. Novotny, J. Moravec, & S. J. Richards. 2009. Beta diversity of frogs in the forests of New Guinea, Amazonia and Europe: contrasting tropical and temperate communities. *Journal of Biogeography*, 36:896-904.
- Diniz-Filho, J. A. F.; Bini, L. M.; Vieira, C. M.; Blamires, D.; Terribile, L. C.; Bastos, R. P.; Oliveira, G. & Barreto, B. S. 2008. Spatial patterns of terrestrial vertebrate species richness in the Brazilian Cerrado. *Zoological Studies*, 47:146-157.
- Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, 196:483-493.

- Fuentes, M. 2002. Seed dispersal and tree species diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 17:550.
- Garey, M. V. 2007. Diversidade de anfíbios anuros em três diferentes estádios sucessionais de vegetação da Floresta Atlântica da Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba, Paraná. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná. 86p.
- Gaston, K. J., R. G. Davies, C. D. L. Orme, V. A. Olson, G. H. Thomas, T. S. Ding, P. C. Rasmussen, J. J. Lennon, P. M. Bennett, I. P. F. Owens & T. M. Blackburn. 2007. Spatial turnover in the global avifauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274:1567-1574.
- Ghalambor, C. K., R. B. Huey, P. R. Martín, J. J. Tewksbury & G. Wang 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*, 46:5-17.
- Giaretta, A. A., R. J. Sawaya, G. Machado, M. S. Araújo, K. G. Facure, H. F. Medeiros, and R. Nunes. 1997. Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at Serra do Japi, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14:341-346.
- Giasson, L. O. M. 2008. Atividade sazonal e uso do ambiente por anfíbios da Mata Atlântica no alto da Serra do Mar. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista. 149p.
- Gonsales, E. M. L. 2008. Diversidade e conservação de anfíbios anuros no Estado de Santa Catarina, sul do Brasil. Tese de doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 202p.
- Graham, C. H. 2006. Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103:632-636.
- Griffith, D. A. and P. R. Peres-Neto. 2006. Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analysis. *Ecology*, 87:2603-2613.
- Guix, J.C., Llorente, G., Montori, A., Carretero, M.A. & Santos, X. 2000. Una nueva área de elevada riqueza de anuros em el Bosque Lluvioso Atlántico de Brasil. *Bol. Asoc. Herpetol. Española*, 11:100-105.
- Guix, J.C., V. S. Nunes & Miranda, J. R. 1994. Autochthonous and colonizing species of frogs in Carlos Botelho State Reserve, southeastern Brazil. *Bol. Asoc. Herpetologica Española* 5:8-13.
- Haddad, C. F. B. & C. P. A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience*, 55:207-307.

- Hartmann, M. T. 2004. Biologia reprodutiva de uma comunidade de anuros na Mata Atlântica (Picinguaba, Ubatuba, SP). Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho. 129p.
- Hawkins, B. A., E. E. Porter, and J. A. Felizola Diniz-Filho. 2003. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, 84:1608-1623.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. Cruz, O. L. Peixoto & C. E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31:231-410.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global lands areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.
- Hubbell, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Izecksohn, E. & S. P. Carvalho-e-Silva. 2001. Anfíbios do município do Rio de Janeiro. Editora da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- Jankowski, J. E., A. L. Ciecka, N. Y. Meyer & K. N. Rabenold. 2009. Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 78:315-327.
- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101:233–249.
- Jetz, W., C. Rahbek & R. K. Colwell. 2004. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7:1180-1191.
- Jocque, M., R. Field, L. Brendonck & L. De Meester. 2010. Climatic control of dispersal–ecological specialization trade-offs: a metacommunity process at the heart of the latitudinal diversity gradient? *Global Ecology and Biogeography*, 19:244-252.
- Kronka F. J. N., Nalon, M. A., Matsukuma, C. K., Ywane, M. S. S, Pavão, M., Durigan, G., Lima, L. M. P. R., Guillaumon, J. R., Baitello, J. B., Borgo, S. C., Maneti, L. A., Barradas, A. M. F, Fukuda, J. C., Shida, C. N., Monteiro, C. H. B., Pontinha, A. A. S., Andrade, G. G., Barbosa, O., Soares, A. P., Joly, A. & Couto, H. T. Z. 2005. Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente / Instituto Florestal Imprensa Oficial, São Paulo, Brasil.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam, Holanda.

- Legendre, P., D. Borcard & P. Peres-Neto. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 75:435-450.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & A. Gonzalez. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7:601-613.
- McKnight, M. W., P. S. White, R. I. McDonald, J. F. Lamoreux, W. Sechrest, R. S. Ridgely & S. N. Stuart. 2007. Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *Plos Biology*, 5:2424-2432.
- Mittelbach, G. G., D. W. Schemske, H. V. Cornell, A. P. Allen, J. M. Brown, M. B. Bush, S. P. Harrison, A. H. Hurlbert, N. Knowlton, H. A. Lessios, C. M. McCain, A. R. McCune, L. A. McDade, M. A. McPeck, T. J. Near, T. D. Price, R. E. Ricklefs, K. Roy, D. F. Sax, D. Schluter, J. M. Sobel & M. Turelli. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10:315-331.
- Moraes, R. A., R. J. Sawaya & W. Barrella. 2007. Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 7:1-10.
- Morellato, L. P. C. & Haddad, C. F. B. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica*, 32:786-792.
- Morin, P. J. 1999. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Malden.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Narvaes, P., Bertoluci, J. & Rodrigues, M.T. Composição, uso de hábitat e estações reprodutivas das espécies de anuros da floresta de restinga da Estação Ecológica Juréia-Itatins, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 9: 117-123.
- Nekola, J. C. and P. S. White. 1999. The Distance Decay of Similarity in Biogeography and Ecology. *Journal of Biogeography*, 26:867-878.
- Peel, M. C.; Finlayson, B. L. & McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Koppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11: 1633-1644.
- Pombal Jr., J. P. & M. Gordo. 2004. Anfíbio anuros da Juréia. In: Marques, O. A. V. & W. Duleba, Estação Ecológica Juréia-Itatins: ambiente físico, flora e fauna. Holos Editora, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. 243-256pp.

- Pombal Jr., J. P. & C. F. B. Haddad. 2005. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45:201-213.
- Pombal Jr., J. P., C. F. B. Haddad & C. A. G. Cruz. 2003. New species of *Phrynohyas* from Atlantic Rain Forest of southeastern Brazil (Anura, Hylidae). *Copeia*, 2003:379-383.
- Qian, H. & R. E. Ricklefs. 2007. A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, 10:737-744.
- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, United Kingdom.
- Rahbek, C. & G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95:4534-4539.
- Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P.; Martensen, A. C.; Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining Forest distributed? Implications for conservation. *Biological conservation*, 142:1141-1153.
- Rosindell, J., S. P. Hubbell, and R. S. Etienne. 2011. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology & Evolution*, 26:340-348.
- Rossa-Feres, D. C., R. J. Sawaya, J. Faivovich, J. G. R. Giovanelli, C. A. Brasileiro, L. Schiesari, J. Alexandrino & C. F. B. Haddad. 2011. Anfíbios do Estado de São Paulo, Brasil: conhecimento atual e perspectivas. *Biota Neotropica*, 11: 1-19.
- Salles, R. O. L., L. N. Weber & T. Silva-Soares. 2009. Amphibia, Anura, Parque Natural Municipal da Taquara, municipality of Duque de Caxias, State of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Check List*, 5: 840-854.
- Scott, N. J. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: complete species inventory. In Heyer, W. R., M. A. Donnelly & R. W. McDiarmid (eds), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.: 78-84pp.
- Scott, N. J. & B. D. Woodward, 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: Surveys at breeding sites. In Heyer, W. R., M. A. Donnelly & R. W. McDiarmid (eds), *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.: 118-125pp.
- Silva-Soares, T., F. Hepp, P. N. Costa, C. Luna-Dias, M. R. Gomes, A. M. P. T. Carvalho-e-Silva & S. P. Carvalho-e-Silva. 2010. Anfíbios anuros da RPPN

- Campo do Escoteiro Geraldo Hugo Nunes, município de Guapimirim, Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 10: 225-233.
- Smith, M. A. & D. M. Green. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, 28:110-128.
- Smith, S. A., P. R. Stephens, and J. J. Wiens. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in holoartic treefrogs. *Evolution*, 59:2433-2450.
- Terrebile, L. C. & Diniz-Filho, J. A. F. 2009. Spatial patterns of species richness in new world coral snakes and the metabolic theory of ecology. *Acta Oecologica*, 35:163-149.
- Thomas, W. W., A. M. V. D. E. Carvalho, A. M. A. Amorim, J. Garrison & A. L. Arbela´Ez. 1998. Plant endemism in two forests in southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 7:311-322.
- Tuomisto, H., K. Ruokolainen, R. Kalliola, A. Linna, W. Danjoy & Z. Rodriguez. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science*, 269:63-66.
- Valdujo, P. H. 2011. Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais. Tese de Doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 124p.
- Vasconcelos, T. S.; Santos, T. G.; Haddad, C. F. B. & Rossa-Feres, D. C. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 26:423-432.
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85:183-206.
- Verdade, V. K., M. T. Rodrigues, J. Cassimiro, D. Pavan, N. Liou, and M. C. Lange. 2008. Advertisement call, vocal activity, and geographic distribution of *Brachycephalus hermogenesi* (Giaretta and Sawaya, 1998) (Anura, Brachycephalidae). *Journal of Herpetology*, 42:542-549.
- Vrcibradic, D.; Rocha, C. F. D.; Kiefer, M. C.; Hatano, F. H.; Fontes, A. F.; Almeida-Gomes, M.; Siqueira, C. C.; Pontes, J. A. L.; Borges-Junior, V. N. T.; Gil, L. O.; Klaion, T.; Rubião, E. C. N. & Van Sluys, M. 2011. Herpetofauna, Estação Ecológica Estadual do Paraíso, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *CheckList*, 7:745-749.
- Zaher, H., E. Aguiar & J. P. Pombal Jr. 2005. *Paratelmatobius gaigae* (Cochran, 1938) re-discovered (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 63:321-328.

- Wells, K. D. 2007. The Ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press, Chicago, 1400p.
- Wiens, J. J. and M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 19:639-644.

Tabela 1. Relação das localidades de Mata Atlântica consideradas no presente estudo, com os respectivos estados, abreviação, riqueza de anfíbios e fonte dos dados.

Local	Estado	Abreviação	Riqueza	Fonte
Município Corupá	SC	CRP	36	Gonsales 2008; coleção
Município Joinville	SC	JOINV	39	Gonsales 2008; coleção
Município São Bento do Sul	SC	SBS	63	Gonsales 2008; coleção
APA Guaratuba	PR	CC	31	Cunha et al. 2010
APA Guaraqueçaba	PR	GUARA	44	Castanho 2000; Garey 2007
Município São José dos Pinhais	PR	SJP	33	Conte e Rossa-Feres 2006
Município Morretes	PR	MORRET	43	Armstrong & Conte 2010; Costa 2006
Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira	SP	PETAR	56	Araújo et al. 2010
Estação Ecológica Juréia-Itatins	SP	JUR-ITA	35	Pombal Jr. & Gordo 2004; Narvaes et al. 2009
Estação Biológica de Boracéia	SP	EBB	64	Heyer <i>et al.</i> 1990; Verdade et al. 2008
Serra de Paranapiacaba	SP	PARNAP	43	Pombal Jr. & Haddad 2005

Tabela 1. Continuação

Local	Estado	Abreviação	Riqueza	Fonte
Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba	SP	PESM PI	40	Hartmann 2004
Parque Estadual da Serra do Mar – núcleo Santa Virginia	SP	PESM SV	46	Giasson 2008
Parque Estadual Intervales	SP	PE INT	47	Bertoluci 1998; Bertoluci e Rodrigues 2002; Pombal et al. 2003
Parque Nacional da Serra Bocaina	SP	PNSB	57	Serafim et al. 2008; Garey <i>em preparação</i> ; coleções
Estação Ecológica do Bananal	SP	EEB	28	Zaher et al. 2005
Parque Estadual de Carlos Botelho	SP	PE CB	75	Guix et al. 1990, 1994; Bertoluci et al. 2007; Moraes et al. 2007; Forlani et al. 2010
Município Pilar do Sul	SP	PILAR	49	Antunes 2007
Parque Estadual do Jurupará	SP	PE JUR	42	Condez et al. 2009

Tabela 1. Continuação

Local	Estado	Abreviação	Riqueza	Fonte
Estação Ecológica Estadual Paraíso	RJ	EEEP	30	Vrcibradic et al. 2011
Parque Natural Municipal Taquara	RJ	PNMT	45	Salles et al. 2009
RPPN Campo do Escoteiro	RJ	CP ESC	39	Silva-Soares et al. 2010
Reserva Rio das Pedras	RJ	RERP	41	Carvalho-e-Silva et al. 2008
Município do Rio de Janeiro	RJ	RJ	66	Izecksohn & Carvalho-e-Silva 2001
Município Parati	RJ	PRT	38	Coleções
Município Teresópolis	RJ	TERE	72	Coleções
Município Petrópolis	RJ	PETRO	49	Coleções

Tabela 2. Modelos usados para examinar a relação entre a riqueza de anfíbios e as variáveis climáticas em 27 localidades de Floresta Ombrófila Densa na Mata Atlântica. ΔAIC_c = diferença no Critério de Informação de Akaike para cada modelo a partir do modelo mais parcimonioso; k = número de parâmetros no modelo; $wAIC_c$ = poder de explicação de cada um dos modelos. Prec = precipitação; Tmax = temperatura máxima; Ampl = amplitude térmica.

Modelos	ΔAIC_c	K	$wAIC_c$
Nulo	0,0	2	0,357
Prec	1,9	3	0,162
Tmax	1,8	3	0,142
Ampl	2,0	3	0,131
Tmax + Prec	3,4	4	0,065
Prec + Ampl	3,6	4	0,060
Tmax + Ampl	3,8	4	0,055
Tmax + Prec + Ampl	5,2	5	0,026

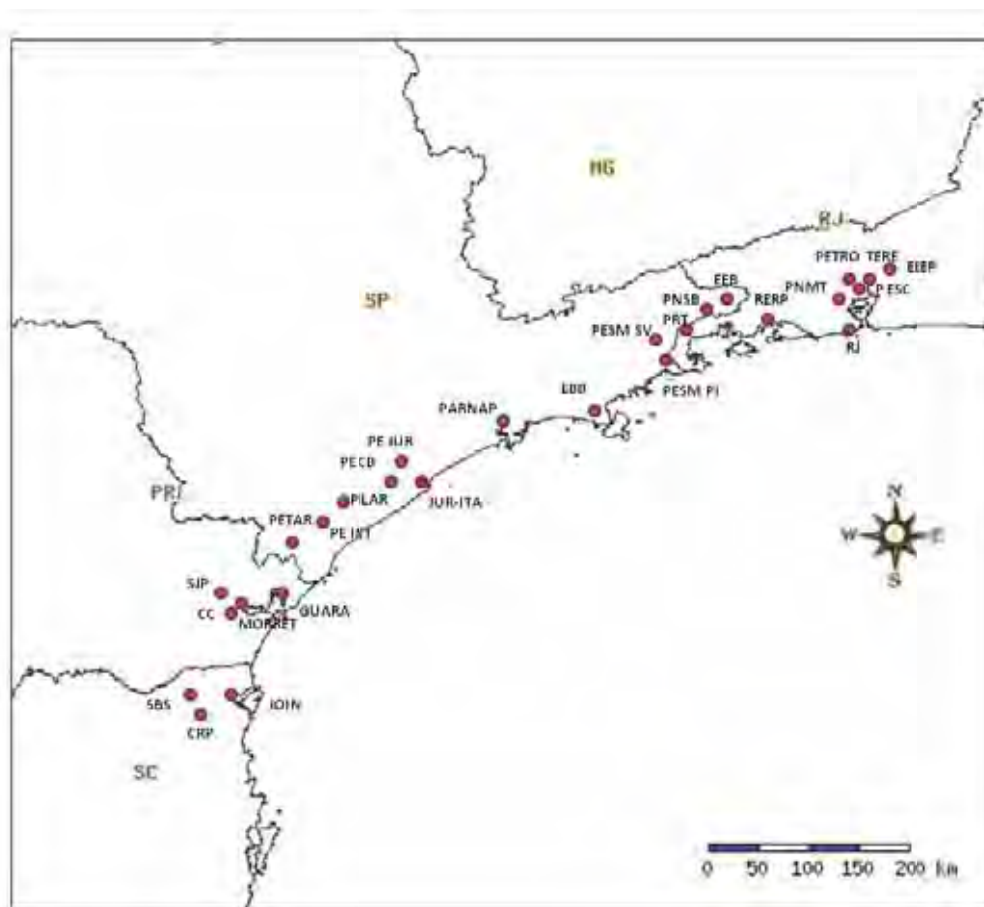


Fig. 1. Mapa com a localização das 27 comunidades de anuros em área de Mata Atlântica analisadas. Siglas: CRP = município de Corumpá-SC; JOINV = município de Joinville-SC; SBS = município de São Bento do Sul-SC; CC = APA de Guaratuba-PR; GUARA = APA de Guaraqueçaba-PR; SJP = município de São José dos Pinhais-PR; MORRET = município de Morretes-PR; PETAR = Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira-SP; JUR-ITA = Estação Ecológica Juréia-Itatins-SP; EEB = Estação Biológica de Boracéia-SP; PARNAP = Serra de Paranapiacaba-SP; PESM PI = Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba-SP; PESM SV = Parque Estadual da Serra do Mar – núcleo Santa Virginia-SP; PE INT = Parque Estadual Intervales-SP; EEB = Estação Ecológica do Bananal-SP; PE CB = Parque Estadual de Carlos Botelho-SP; PILAR = município Pilar do Sul-SP; PE JUR = Parque Estadual do Jurupará; PNSB = Parque Nacional da Serra Bocaina-SP e RJ; EEEP = Estação Ecológica Estadual Paraíso-RJ; PNMT = Parque Natural Municipal Taquara-RJ; CP ESC = RPPN Campo do Escoteiro-RJ; RERP = Reserva Rio das Pedras-RJ; RJ = município do Rio de Janeiro-RJ; PRT = município Parati-RJ; TERE = Município Teresópolis-RJ; PETRO = município Petrópolis.

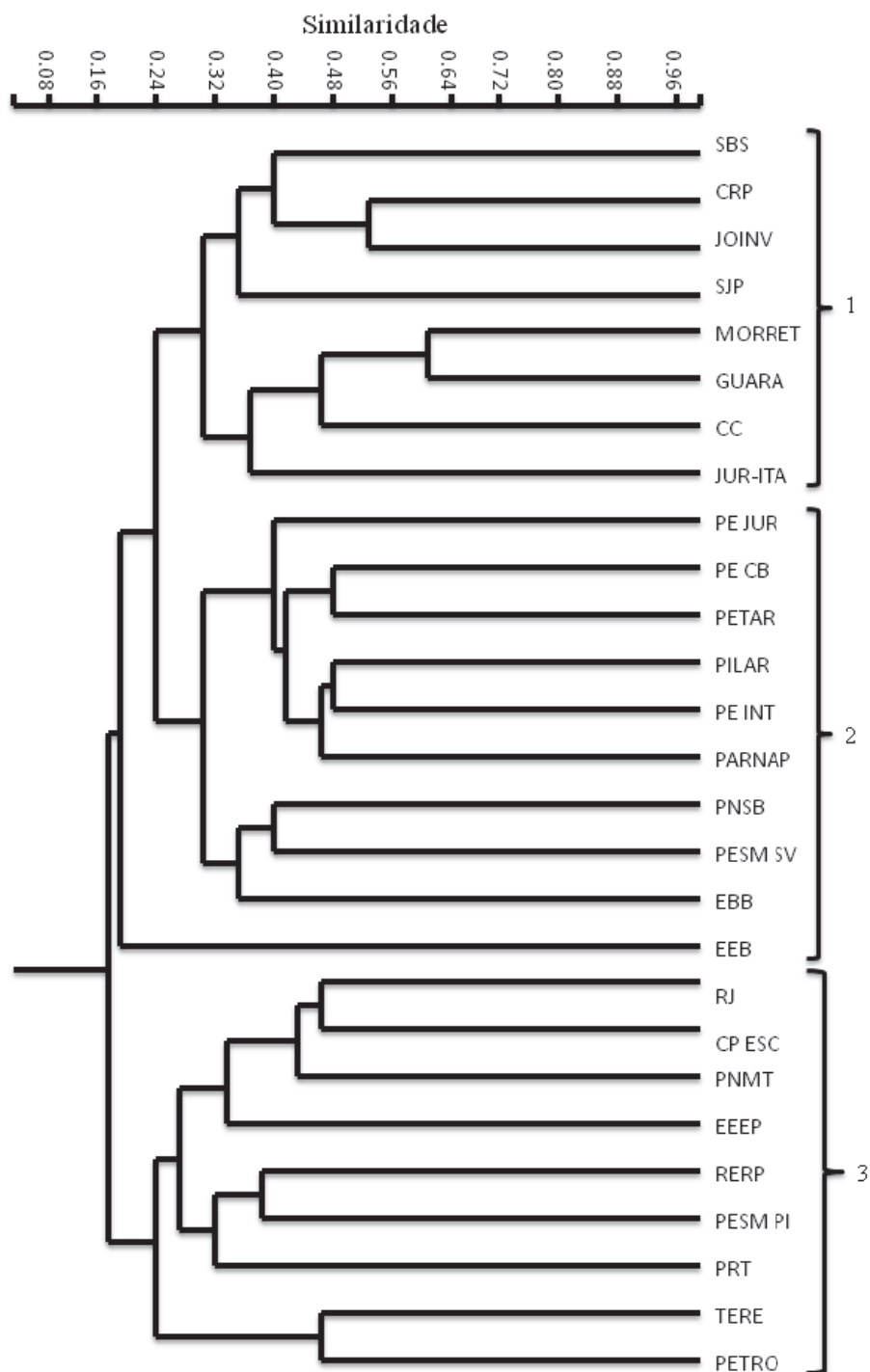


Fig. 2. Similaridade na composição da comunidade de anuros entre as 27 localidades de Floresta Ombrófila Densa do bioma da Mata Atlântica. Grupo 1, formado pelas localidades dos estados do Paraná e Santa Catarina; grupo 2, localidades de São Paulo; grupo 3, localidades do Rio de Janeiro. Coeficiente de correlação cofenético = 0,82. Abreviações das localidades na Tabela 1.



Fig. 3. Diagrama de Venn mostrando a variação na diversidade beta de 27 localidades da Floresta Ombrófila Densa entre os dois componentes analisados: ambiental e espacial. As diferentes partes mostram o percentual de explicação das frações puras, compartilhadas e os resíduos. Nenhum modelo foi significativo ($P > 0,05$).

Apêndice

Família/Espécie	Localidades
Aromobatidae	
<i>Colostethus carioca</i>	RJ
<i>Colostethus olfersioides</i>	TERE
Brachycephalidae	
<i>Brachycephalus ferruginus</i>	MORRET
<i>Brachycephalus izecksohni</i>	MORRET
<i>Brachycephalus didactylus</i>	TERE, RERP, CP ESC
<i>Brachycephalus ephippium</i>	EEB, TERE, PETRO, RJ, RERP
<i>Brachycephalus</i> sp. nov.	PECB
<i>Brachycephalus hermogenesi</i>	CC, PE JUR, EBB, PESM PI
<i>Brachycephalus notoderga</i>	EBB
<i>Brachycephalus</i> sp. nov2.	GUARA
<i>Brachycephalus pitanga</i>	PESM SV
<i>Brachycephalus vertebralis</i>	PRT
<i>Ischnocnema vizottoi</i>	EEB, PNSB
<i>Ischnocnema bolbodactylus</i>	PESM PI, PRT,
<i>Ischnocnema erythromeus</i>	TERE
<i>Ischnocnema gualtheri</i>	TERE
<i>Ischnocnema guentheri</i>	JOIN, SBS, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESM SV, TERE, PETRO, RJ, RERP, PNMT, EEEP
<i>Ischnocnema henseli</i>	JOIN, SBS
<i>Ischnocnema hoenei</i>	PE CB, PILAR, EBB
<i>Ischnocnema lacteal</i>	TERE
<i>Ischnocnema manezinho</i>	SBS, CRP
<i>Ischnocnema nasuta</i>	PRT, TERE, REPR
<i>Ischnocnema nigriventris</i>	EBB
<i>Ischnocnema octavioi</i>	RJ, EEEP
<i>Ischnocnema pussila</i>	PNSB
<i>Ischnocnema parva</i>	EEB, PETAR, PNSB, EBB, PESM PI, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, RJ, REPR, PNMT
<i>Ischnocnema randorum</i>	EBB, PESM SV
<i>Ischnocnema sambaqui</i>	MORRET, SJP, GUARA
<i>Ischnocnema</i> sp. nov.	GUARA
<i>Ischnocnema spanius</i>	PE CB, PILAR, EBB
Bufonidae	
<i>Dendrophryniscus berthalutzae</i>	JOIN, GUARA
<i>Dendrophryniscus</i>	PE CB, PILAR, EBB, PESM PI, PE INT, PESM SV,

<i>brevipollicatus</i>	RJ, REPR, CP ESC, EEEP
<i>Dendrophryniscus leucomystax</i>	JOIN, MORRET, GUARA, JUR-ITA,
<i>Dendrophryniscus minutes</i>	EEB
<i>Melanophryniscus tumifrons</i>	SBS, CRP
<i>Rhinella abei</i>	JOIN, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA
<i>Rhinella henseli</i>	SBS
<i>Rhinella margaritifera</i>	MORRET, GUARA, PE CB, JUR-ITA, PE INT, CP ESC, EEEP
<i>Rhinella icterica</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, RJ, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Rhinella pigmaea</i>	RJ
<i>Rhinella ornata</i>	PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
Centrolenidae	
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	PE CB, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, RJ, PNMT
<i>Vitreorana parvula</i>	SBS
<i>Vitreorana uranoscopa</i>	JOIN, CRP, CC, MORRET, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, EBB, PESM PI, PESM SV, RJ, RERP
Ceratophryidae	
<i>Ceratophrys aurita</i>	SBS, CRP, PE CB, PETAR, EBB, PARNAP, RJ,
Craugastoridae	
<i>Haddadus binotatus</i>	JOIN, SBS, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
Cycloramphidae	
<i>Cycloramphus acangatan</i>	PE CB, PE JUR, PILAR
<i>Cycloramphus bolitoglossus</i>	JOIN, CRP, SJP
<i>Cycloramphus boraceiensis</i>	EBB, PESM PI, PRT
<i>Cycloramphus brasiliensis</i>	TERE, PETRO, PNMT, EEEP
<i>Cycloramphus diringshofeni</i>	SBS, PETRO
<i>Cycloramphus distinctus</i>	TERE, PETRO
<i>Cycloramphus eleutherodactylus</i>	PE CB, EEB, PETAR, PE INT, PRT, TERE, PETRO, RJ
<i>Cycloramphus fuliginosus</i>	PRT, RJ
<i>Cycloramphus granulosus</i>	PNSB
<i>Cycloramphus juimirim</i>	JUR-ITA
<i>Cycloramphus izecksohni</i>	JOIN, SBS, CRP
<i>Cycloramphus lutzorum</i>	GUARA, MORRET, PETAR

<i>Cycloramphus ohausi</i>	PETRO
<i>Cycloramphus rhyakonastes</i>	SBS, MORRET, PE CB
<i>Cycloramphus semipalmatus</i>	EBB
<i>Cycloramphus stejnageri</i>	TERE
<i>Macrogenioglottus alipioi</i>	PE CB, PEJUR, PILAR, PETAR, PARNAP, PESM PI, PE INT,
<i>Odontophrynus americanus</i>	PE JUR, PARNAP, PE INT
<i>Proceratophrys appendiculata</i>	PNSB, PESM PI, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, PNMT, EEEP
<i>Proceratophrys boiei</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV, TERE, PETRO, RJ, EEEEP
<i>Proceratophrys melanopogon</i>	PILAR, EEB, PNSB, EBB, PESM SV, TERE
<i>Proceratophrys subguttata</i>	JOIN, SBS, CRP
<i>Thoropa lutzi</i>	RJ
<i>Thoropa miliaris</i>	PRT, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEEP
<i>Thoropa petropolitana</i>	TERE, PETRO
<i>Thoropa taophora</i>	PNSB, JUR-ITA, EBB, PESM PI,
<i>Zachaenus parvulus</i>	TERE, PETRO, RJ, CP ESC, EEEP
Hemiphractidae	
<i>Flectonotus fissilis</i>	MORRET, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PRT, TERE
<i>Flectonotus goeldii</i>	TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT,
<i>Flectonotus ohausi</i>	PE CB, PILAR, PETAR, EBB, PESM SV, TERE, RERP
<i>Flectonotus sp. nov.</i>	PNSB
<i>Gastrotheca albolineata</i>	PESM PI, TERE, RERP
<i>Gastrotheca ernestoi</i>	TERE
<i>Gastrotheca fulvura</i>	TERE
<i>Gastrotheca microdiscus</i>	PE CB, PILAR, PE INT, PESM SV,
<i>Gastrotheca ovifera</i>	SBS
Hylidae	
<i>Aparasphenodon bokermanni</i>	JUR-ITA
<i>Aparasphenodon bruno</i>	RJ, CP ESC
<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	JOIN, SBS, CC, SJP, PECB, PILAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV, TERE, PETRO, RJ,
<i>Aplastodiscus albofrenatus</i>	TERE, RJ,
<i>Aplastodiscus arildae</i>	PE CB, EEB, PNSB, JUR-ITA, EBB, PESM SV, TERE, RERP
<i>Aplastodiscus callypigius</i>	PETAR, PNSB, PRT, TERE

<i>Aplastodiscus cochranae</i>	SBS, PRT
<i>Aplastodiscus eugenioi</i>	PESM PI, PRT, RERP, PNMT, EEEP
<i>Aplastodiscus ehrhardti</i>	JOIN, SBS, CRP, MORRET, SJP, PETAR
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	PE JUR, PILAR, EEB, EBB, PESM SV, TERE, PETRO
<i>Aplastodiscus musicus</i>	TERE
<i>Aplastodiscus pervirides</i>	SBS, SJP, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, PARNAP, PE INT,
<i>Bokermanohyla ahenea</i>	PNSB
<i>Bokermanohyla astartea</i>	PE CB, PILAR, EBB,
<i>Bokermanohyla carvalhoi</i>	TERE
<i>Bokermanohyla circumdata</i>	JOIN, SBS, SJP, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, EBB, PE INT, PESM SV, PRT, PETRO, RJ, RERP
<i>Bokermanohyla claresignata</i>	TERE
<i>Bokermanohyla clepsydra</i>	PNSB
<i>Bokermanohyla hylax</i>	JOIN, CC, MORRET, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, JUR-ITA, EBB, PE INT, PESM SV, PRT
<i>Bokermanohyla luctuosa</i>	PARNAP
<i>Dendropsophus anceps</i>	PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT
<i>Dendropsophus berthalutzae</i>	CC, MORRET, GUARA, PE CB, PETAR, JUR-ITA, PESM PI, TERE, RJ, CP ESC, PNMT
<i>Dendropsophus bipunctatus</i>	TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT
<i>Dendropsophus decipiens</i>	TERE, RJ, RERP, PNMT
<i>Dendropsophus giesleri</i>	PE CB, PESM PI, PE INT, RERP, CP ESC
<i>Dendropsophus elegans</i>	CC, MORRET, GUARA, PE CB, EEB, PETAR, PNSB, PESM PI, PESM PI, PRT, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT
<i>Dendropsophus meridianus</i>	RJ, CP ESC, PNMT
<i>Dendropsophus microps</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV, RERP
<i>Dendropsophus minutus</i>	SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESM SV, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT
<i>Dendropsophus nahdereri</i>	SBS, CC, SJP
<i>Dendropsophus nanus</i>	PARNAP
<i>Dendropsophus pseudomeridianus</i>	RJ, CP ESCP
<i>Dendropsophus sanborni</i>	SBS, PE CB, PE JUR, PILAR, PARNAP, PEINT
<i>Dendropsophus seniculus</i>	GUARA, PE CB, PETAR, EBB, PARNAP, PE INT, RJ, RERP, CP ESC, PNMT

<i>Dendropsophus werneri</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, GUARA, PE CB, PETAR, JUR-ITA, PE INT,
<i>Hypsiboas albomarginatus</i>	JOIN, CRP, CC, MORRET, GUARA, PE CB, PE JUR, PETAR, JUR-ITA, PESM PI, PESM SV, PRT, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	SBS, SJP, PE CB, PE JUR, PILAR, PNSB, EBB, PARNAP, PESM SV, TERE
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, EBB, PARNAP, PE INT
<i>Hypsiboas caingua</i>	PE JUR
<i>Hypsiboas caipora</i>	PE CB, PILAR
<i>Hypsiboas faber</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESN SV, PRT, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Hypsiboas guentheri</i>	JOIN, SBS,
<i>Hypsiboas pardalis</i>	PE CB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, EBB, PE INT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, PNMT
<i>Hypsiboas polytaenius</i>	PE CB, EBB, TERE, PETRO,
<i>Hypsiboas prasinus</i>	SBS, SJP, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, EBB, PARNAP, PE INT
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	SBS
<i>Hypsiboas secedens</i>	EEEP
<i>Hypsiboas semiguttatus</i>	SBS, SJP
<i>Hypsiboas semilineatus</i>	JOIN, CRP, MORRET, GUARA, PE CB, PE JUR, PETAR, PNSB, JUR-ITA, PESM PI, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Hypsiboas sp. nov.</i>	PNSB, PESM SV
<i>Itapotihyla langsdorffii</i>	CRP, GUARA, JUR-ITA, EBB, PESM PI, PRT, RJ,
<i>Phasmahyla cochranae</i>	PE CB, PNSB, JUR-ITA, EBB
<i>Phasmahyla guttata</i>	PESM PI, TERE, RJ, PNMT
<i>Phrynomedusa marginata</i>	PESM SV
<i>Phyllomedusa appendiculata</i>	SBS, EBB, RERP
<i>Phyllomedusa burmesteri</i>	TERE, PETRO, RJ, RERP, PNMT
<i>Phyllomedusa distincta</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, GUARA, PE CB, PILAR, PETAR, JUR-ITA, PARNAP, PE INT,
<i>Phyllomedusa rohdei</i>	RJ, CP ESC, PNMT,
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	PILAR, PARNAP,
<i>Scinax albicans</i>	TERE, PETRO, PNMT, EEEP
<i>Scinax alter</i>	PETRO, RJ, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Scinax angrensis</i>	PESM PI, PRT, RERP
<i>Scinax ariadne</i>	PNSB
<i>Scinax argyreornatus</i>	MORRET, GUARA, JUR-ITA, PESM PI, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP

<i>Sccinax berthae</i>	PETAR
<i>Sccinax brieri</i>	PE CB, PILAR, EBB
<i>Sccinax caldarum</i>	PARNAP
<i>Sccinax catharinae</i>	JOIN, SBS, CRP, SJP
<i>Sccinax crospeospilus</i>	PECB, PEJUR, PILAR, PETAR, PNSB, EBB, PEINT, PESM SV, TERE,
<i>Sccinax cuspidatus</i>	TERE, RJ, CP ESC
<i>Sccinax eurydice</i>	PNSB, PESM PI, PRT, PETROCP ESC
<i>Sccinax flavoguttatus</i>	PECB, PNSB, EBB, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, PNMT
<i>Sccinax fuscomarginatus</i>	PECB, PEJUR, PILAR, PNSB, PARNAP, PESM SV
<i>Sccinax fuscovarius</i>	SBS, CRP, MORRET, SJP, GUARA, PECB, PILAR, PETAR, PNSB, PARNAP, PEINT, PESM SV, TERE, PETRO, RERP
<i>Sccinax granulates</i>	SBS, CRP
<i>Sccinax</i> sp. nov. 1	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, GUARA, PECB, JUR-ITA, PESM PI, PESM SV, PRT
<i>Sccinax</i> sp. nov. 2	MORRET, GUARA, JUR-ITA,
<i>Sccinax perpusillus</i>	JOIN, SBS, MORRET, GUARA, PECB, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV, PRT, RJ, RERP
<i>Sccinax hayii</i>	SBS, GUARA, PECB, EEB, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PESM PI, PEINT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, RERP, PNMT
<i>Sccinax humilis</i>	RJ, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Sccinax jureia</i>	JUR-ITA
<i>Sccinax littoralis</i>	MORRET, GUARA, PECB, JUR-ITA
<i>Sccinax obtriangulatus</i>	EBB, PE INT
<i>Sccinax orophilus</i>	TERE, PETRO
<i>Sccinax perereca</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PECB, PE JUR, PILAR, PETAR, JUR-ITA, PARNAP, JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, PECB, PEJUR, PILAR, PETAR, PARNAP, PE INT
<i>Sccinax rizibilis</i>	
<i>Sccinax squalisrostris</i>	SBS, PNSB, PARNAP
<i>Sccinax similis</i>	PNSB, RJ, CP ESC, PNMT
<i>Sccinax trapicheiroi</i>	PESM PI, PETRO, RJ,
<i>Sccinax v-signatus</i>	PRT, TERE
<i>Sccinax x-signatus</i>	EBB, RJ, EEEP
<i>Sphaenorhynchus caramaschi</i>	SBS, PILAR, PETAR, PARNAP, PE INT
<i>Sphaenorhynchus planicola</i>	RJ, CP ESC
<i>Sphaenorhynchus orophilus</i>	PECB, EBB
<i>Sphaenorhynchus surdus</i>	SJP, PEJUR, PETAR
<i>Trachycephalus imitatrix</i>	SBS, PNSB, PE INT, TERE

<i>Trachychepalus lepida</i>	PECB, PE INT
<i>Trachychepalus mesophaeus</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, GUARA, JUR-ITA, PESM PI, PRT, RJ, RERP, CP ESC, EEEP
<i>Trachychepalus nicromaculatus</i>	RJ
<i>Trachychepalus venulosus</i>	PARNAP
<i>Xenohyla truncate</i>	RJ
<i>Zachaeus parvulus</i>	TERE, PETRO, RJ, CP ESC, EEEP
Hylodidae	
<i>Crossodactylus aeneus</i>	PNMT, EEEP
<i>Crossodactylus caramaschii</i>	JOIN, PECB, PE JUR, PILAR, PETAR, PARNAP, PE INT,
<i>Crossodactylus dispar</i>	PNSB, EBB
<i>Crossodactylus gaudichaudii</i>	SBS, CRP, EBB, PETRO, RJ
<i>Crossodactylus werneri</i>	TERE
<i>Hylodes cardosoi</i>	MORRET, GUARA, PECB, PETAR
<i>Hylodes asper</i>	PETAR, EBB, PESM PI, PE INT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO, RERP, PNMT
<i>Hylodes heyeri</i>	CC, MORRET, SJP, GUARA, PETAR
<i>Hylodes laterestrigatus</i>	PE INT, TERE
<i>Hylodes nasus</i>	RJ
<i>Hylodes perplicatus</i>	JOIN, SBS, CRP
<i>Hylodes pipilans</i>	PNMT
<i>Hylodes phyllodes</i>	PE CB, PE JUR, EBB, PESM PI, PESM SV, PRT, TERE, RERP
<i>Hylodes sp. nov</i>	PNSB
<i>Hylodes charadranaetes</i>	TERE, EEEP
<i>Megaelosia bocainensis</i>	PNSB, PESM SV
<i>Megaelosia goldii</i>	EBB, PE INT, TERE, PETRO
Leiuperidae	
<i>Physalaemus atlanticus</i>	PESM PI
<i>Physalaemus barrioi</i>	PNSB
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	SBS
<i>Physalaemus cuvieri</i>	JOIN, SBS, MORRET, SJP, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV,
<i>Physalaemus gracilis</i>	SBS, SJP,
<i>Physalaemus laterestrigatus</i>	SBS
<i>Physalaemus maculiventris</i>	SBS, CC, PE CB, EEB, PETAR, EBB, TERE
<i>Physalaemus moreirae</i>	PECB, EBB
<i>Physalaemus nanus</i>	SBS, CRP
<i>Physalaemus olfersi</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PECB, PE JUR, PILAR, EEB, PETAR, PNSB, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV, PRT, TERE, PETRO

<i>Physalaemus signifer</i>	TERE, PETRO, RJ, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Physalaemus spiniger</i>	GUARA, PECB, PETAR, JUR-ITA
Leptodactylidae	
<i>Leptodactylus bokermanni</i>	JOIN, SBS, MORRET, GUARA
<i>Leptodactylus latrans</i>	JOIN, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, PNSB, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESN SV, PRT, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Leptodactylus flavopictus</i>	PECB, PETAR, EBB, PARNAP, PE INT, TERE, PETRO
<i>Leptodactylus furnarius</i>	EEB, PNSB
<i>Leptodactylus fuscus</i>	SBS, PECB, PEJUR, PILAR, PNSB, EBB, PARNAP, PE INT, PESM SV, PETRO, RJ, CP ESC, PNMT
<i>Leptodactylus gracilis</i>	SBS
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	PNSB
<i>Leptodactylus marambaiae</i>	RJ
<i>Leptodactylus marmorata</i>	CC, MORRET, SJP, GUARA, PE CB, PE JUR, PILAR, PETAR, JUR-ITA, EBB, PARNAP, PESM PI, PE INT, PESN SV, TERE, PETRO, RJ, RERP, CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	EEB, PETAR, PARNAP, TERE, PETRO
<i>Leptodactylus nanus</i>	JOIN, SBS, CRP
<i>Leptodactylus natalensis</i>	RJ
<i>Leptodactylus notoakitites</i>	JOIN, SBS, CRP, CC, MORRET, SJP, GUARA, PECB, PETAR, PARNAP, PE INT
<i>Leptodactylus spixi</i>	RJ, RERP, CP ESC, PNMT
<i>Leptodactylus thyphonius</i>	TERE, PETRO
<i>Leptodactylus sp. nov.</i>	GUARA
<i>Paratelmatobius gaigeae</i>	EEB, PNSB, EBB, PRT
<i>Scythrophrys sawayae</i>	SBS, CRP, SJP
Microhylidae	
<i>Arcovomer passarellii</i>	PESM PI, RJ
<i>Chiasmocleis atlantica</i>	PESM PI, PESM SV
<i>Chiasmocleis mantiqueira</i>	EEB, PNSB
<i>Chiasmocleis leucosticta</i>	CC, CRP, JOIN, SBS, PE JUR, PE CB, PETAR, PILAR, SJP, JUR-ITA, PARNAP, PE INT
<i>Chiasmocleis carvalhoi</i>	PESM PI, RJ, RERP, CP ESC, PNMT
<i>Elachistocleis bicolor</i>	SBS, MORRET, PARNAP
<i>Myersiella microps</i>	PE CB, PE JUR, EEB, PETAR, PILAR, PNSB, EBB, PESM PI, TERE, PETRO, RJ, CP ESC,
<i>Stereocyclops parkeri</i>	RJ
Ranidae	
<i>Lithobates catesbeianus</i>	MORRET, SJP, PESM SV, PNMT

Strambomantidae	
<i>Euparkerella brasiliensis</i>	RJ, EEEP
<i>Euparkerella cochranae</i>	CP ESC, PNMT, EEEP
<i>Holoaden luederwaldti</i>	EEB, EBB

Apêndice 1. Relação das espécies de anfíbios registradas nas 27 localidades de Mata Atlântica. Siglas: CRP = município de Corupá-SC; JOINV = município de Joinville-SC; SBS = município de São Bento do Sul-SC; CC = APA de Guaratuba-PR; GUARA = APA de Guaraqueçaba-PR; SJP = município de São José dos Pinhais-PR; MORRET = município de Morretes-PR; PETAR = Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira-SP; JUR-ITA = Estação Ecológica Juréia-Itatins-SP; EBB = Estação Biológica de Boracéia-SP; PARNAP = Serra de Paranapiacaba-SP; PESM PI = Parque Estadual da Serra do Mar – Núcleo Picinguaba-SP; PESM SV = Parque Estadual da Serra do Mar – núcleo Santa Virginia-SP; PE INT = Parque Estadual Intervales-SP; EEB = Estação Ecológica do Bananal-SP; PE CB = Parque Estadual de Carlos Botelho-SP; PILAR = município Pilar do Sul-SP; PE JUR = Parque Estadual do Jurupará; PNSB = Parque Nacional da Serra Bocaina-SP e RJ; EEEP = Estação Ecológica Estadual Paraíso-RJ; PNMT = Parque Natural Municipal Taquara-RJ; CP ESC = RPPN Campo do Escoteiro-RJ; RERP = Reserva Rio das Pedras-RJ; RJ = município do Rio de Janeiro-RJ; PRT = município Parati-RJ; TERE = Município Teresópolis-RJ; PETRO = município Petrópolis.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Existe uma sazonalidade na metacomunidade de anfíbios do Parque Nacional da Serra da Bocaina, estando esta sazonalidade diretamente relacionada com a distribuição das chuvas. Foi observado que durante os meses mais quentes e chuvosos há uma maior quantidade de espécies em atividade reprodutiva. Porém, as diferentes espécies variam de maneira específica em relação às variáveis climáticas;
- A riqueza de espécies nos corpos d'água é influenciada mais pela heterogeneidade dos corpos d'água do que pela distância geográfica entre eles. Sendo que as maiores riquezas foram registradas nas poças com menor quantidade de vegetação aquática no espelho d'água;
- A sobreposição temporal parece ser menos importante que a sobreposição espacial no Parque Nacional da Serra da Bocaina e em outras áreas com ausência de estação seca pronunciada. A preservação dos diversos ambientes existentes no PNSB é importante para manutenção das populações visto que as espécies apresentaram um padrão específico de distribuição espacial;
- Verificamos que parâmetros do canto não são plásticos e a maior parte da variação no canto encontra-se restrita filogeneticamente. É provável que tal restrição ocorra devido ao forte sinal filogenético existente nos caracteres morfológicos (e.g. laringe e tamanho) que modulam o canto;
- A influência partilhada entre os componentes adaptativo e filogenético foi mais evidente nos parâmetros espectrais do canto em relação à utilização do microhabitat pelos anuros. A conservação filogenética do nicho parece ser favorecida pela tendência das diferentes espécies utilizarem sempre os mesmos microhabitats como sítio de vocalização;

- Na metacomunidade do Parque Nacional da Serra da Bocaina, as espécies que ocorrem nos mesmos habitats tendem a possuir o canto mais dissimilar e, devido a isso, a partilhar espacialmente o espaço acústico. Porém, a co-ocorrência temporal é aleatória em relação ao canto;
- Em escala local, a heterogeneidade ambiental é preditora da diversidade de modos reprodutivos dos anfíbios de Mata Atlântica. Os ambientes florestais possuem uma maior diversidade de modos reprodutivos em relação às áreas de campo de altitude devido a maior heterogeneidade ambiental e disponibilidade de microhabitats úmidos;
- Ambientes lânticos de interior de floresta possuem uma maior heterogeneidade ambiental em relação aos corpos d'água em campo de altitude. Porém, com o aumento da heterogeneidade ambiental dos corpos d'água lânticos há a diminuição da diversidade de modos reprodutivos devido à existência de modos reprodutivos mais independentes da água no interior da floresta. Isso evidencia a importância de se preservar a maior diversidade possível de corpos d'água e microhabitats úmidos para a preservação das populações de anfíbios;
- O modelo nulo é o modelo que melhor explica o padrão de distribuição da riqueza em áreas de Floresta Ombrófila Densa em Mata Atlântica. Os parâmetros climáticos e a altitude demonstraram não serem bons preditores do padrão de distribuição da riqueza;
- Existe uma grande diferença na composição de espécies das comunidades de anfíbios em Floresta Ombrófila Densa. Porém, tal composição não foi influenciada pelas variáveis climáticas, altitude e localização geográfica das áreas. Isto provavelmente se deve a grande taxa de endemismo existente em Floresta Ombrófila Densa, que resulta em comunidades com grande dissimilaridade na composição de espécies.

ANEXO



Rhinella icterica



Proceratophrys melanopogon



Aplastodiscus perviridis



Bokermannohyla ahenea



Bokermannohyla gr. circumdata



Dendropsophus elegans



Dendropsophus microps



Dendropsophus minutus



Hypsiboas aff. polytaenius



Scinax eurydice



Scinax aff. duartei



Scinax aff. hayii



Scinax aff. obtriangulatus



Scinax squalirostris



Trachycephalus imitatrix



Physalaemus barrioii



Physalaemus cuvieri



Physalaemus olfersii



Leptodactylus furnarius



Chiasmocleis aff. *mantiqueira*