



CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

ANFÍBIOS DOS CAMPOS DA MATA ATLÂNTICA:
INFLUÊNCIA RELATIVA DE GRADIENTES AMBIENTAIS E
ESPACIAIS NOS PADRÕES DE DIVERSIDADE E
ESTRUTURA FILOGENÉTICA

Lucas Batista Crivellari

DOUTORADO



PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

Biologia
Estrutural

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS

São José do Rio Preto – SP

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LUCAS BATISTA CRIVELLARI

ANFÍBIOS DOS CAMPOS DA MATA ATLÂNTICA: INFLUÊNCIA RELATIVA DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS NOS PADRÕES DE DIVERSIDADE E ESTRUTURA FILOGENÉTICA

Tese apresentada como parte dos requisitos 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 “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Orientador: Prof^a. Dr^a. Denise Cerqueira Rossa-Feres
Coorientador: Prof. Dr. Carlos Eduardo Conte

São José do Rio Preto
-2016-

Crivellari, Lucas Batista.

Anfíbios dos campos da Mata Atlântica: influência relativa de gradientes ambientais e espaciais nos padrões de diversidade e estrutura filogenética / Lucas Batista Crivellari. -- São José do Rio Preto, 2016 140 f. : il.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa-Feres

Coorientador: Carlos Eduardo Conte

Tese (doutorado) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia espacial. 2. Anfíbio - Distribuição geográfica - Mata Atlântica. 3. Anfíbio - Classificação. 4. Filogenia. 5. Solo - Uso. I. RossaFeres, Denise de Cerqueira. II. Conte, Carlos Eduardo. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. IV. Título.

CDU – 597.6

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

LUCAS BATISTA CRIVELLARI

ANFÍBIOS DOS CAMPOS DA MATA ATLÂNTICA: INFLUÊNCIA
RELATIVA DE GRADIENTES AMBIENTAIS E ESPACIAIS NOS
PADRÕES DE DIVERSIDADE E ESTRUTURA FILOGENÉTICA

Tese apresentada como parte dos requisitos 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 “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr. Denise Cerqueira Rossa-Feres
Professora Livre Docente
UNESP – São José do Rio Preto
(Orientadora)

Prof. Dr. Paulo de Marco Jr.
UFGO – Goiânia

Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura
UFPR – Curitiba

Prof. Dr. Vitor Hugo Mendonça do Prado
UEGO – Anápolis

Prof. Dr. Fernando Rodrigues Silva
UFSCAR – São Carlos

São José do Rio Preto
-2016-



“Dimidium facti qui coepit habet: sapere aude, incipe ...”

Quintus Horatius Flaccus

***“O BOM MESMO É IR A LUTA COM DETERMINAÇÃO, ABRAÇAR A VIDA COM PAIXÃO,
PERDER COM CLASSE E VENCER COM OUSADIA, PORQUE O MUNDO PERTENCE A
QUEM SE ATREVE. E A VIDA É MUITO BELA PARA SER INSIGNIFICANTE”***

“CHARLES CHAPLIN”

***DEDICO ESTA TESE AOS MEUS FILHOS RAUL “LILICO” E BEATRIZ “BIBI”
DO MOMENTO EM QUE ABRIRAM OS OLHOS, ATÉ O MOMENTO QUE EU TIVER DE FECHAR OS
MEUS, EU OS AMAREI COM TODO MEU CORAÇÃO!***

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, à meus orientadores Denise Cerqueira Rossa-Feres e Carlos Eduardo Conte pela oportunidade, confiança, apoio, ensinamentos repassados e orientação de meu caráter pessoal e profissional. É inenarrável e incomensurável minha gratidão.

Aos curso de Pós-Graduação em Biologia Animal – UNESP/IBILCE, campus São José do Rio Preto.

Aos amigos do Laboratório de Análise e Síntese em Biodiversidade - Prof. Dr. André Adrian Padial (Depto. Ecologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil) que me “adotaram” e me acompanharam durante os momentos finais da tese, além das inúmeras discussões sobre ecologia teórica e aplicada.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Funcional e Filogenética “LEEF” - Prof. Dr. Leandro Duarte (Depto. Ecologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil) que me acolheram e me ajudaram durante o processamento e análises dos dados, em especial ao Wanderley Debastiani.

Aos amigos do Laboratório de Paisagem e Metacomunidade teórica “The Metaland” e aos Professores Drs. Arthur Bispo de Oliveira e Professor Paulo De Marco Jr. (Dpto. Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, Brasil), em especial ao Dr. Paulo Vitor Bernardo, por toda ajuda e atenção concedida durante o desenvolvimento das métricas de paisagem e processamento dos dados.

Ao Museu de História Natural e ao curador da coleção de répteis e anfíbios, Professor Dr. Julio Moura Leite, pelo seu apoio, suporte e ensinamentos ao longo de todo meu mestrado e doutorado.

Aos patrocinadores Fundação Grupo o Boticário de Proteção à Natureza e ao Instituto Neotropical de Pesquisa e Conservação e, valiosos amigos e membros da equipe executora do Projeto, em especial a Lucas R. Mariotto, Nathalie E. Foerster, Jonathan S. Pinto, Darlene S. Gonçalves.

Aos gerentes das Unidades de Conservação e suas respectivas equipes pelo suporte e por facilitar ao máximo a realização deste trabalho nas Unidades de Conservação.

Aos meus caros AMIGOS, Diogo Borges Provete, Thiago A. Oliveira, Murilo Guimarães, Lilian Sayuri, Fernanda Natacha, Cristiana M. Rocha, Fernando Rodrigues Silva, Maurício Moura, Vitor Hugo M. Prado, Décio Tadeu Côrrea, Pedro Calixto, Peterson Leivas, Edi Marcus, Thiago Gonçalves Souza e Michel Garey pelo companheirismo e por estarem sempre dispostos a me auxiliar em várias etapas da elaboração dessa tese.

A meu IRMÃO, Rafael Batista Crivellari que me ajudou durante a seleção das áreas e piloto, pela sua amizade, paciência e ajuda incomensurável.

A meu AMIGO, Caio Marinho Melo pela sua inestimável amizade, ajuda em diversos aspectos desta tese, desde parceria em campo à redação da tese.

A minha COMPANHEIRA, amiga e colega de trabalho Beatriz de Bem-Hirano

A minha família, um agradecimento mais que ESPECIAL, PAI e MÃE, irmãos e cunhados, por serem meu alicerce, me apoiando de forma incondicional, principalmente nos momentos mais difíceis e, que sem eles jamais teria conseguido persistir. O exemplo não é a melhor forma de convencer é a única.

Exponho aqui, meus sinceros agradecimentos a todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

Resumo	7
Abstract	9
Introdução geral	11
Referências	17
 CAPÍTULO 1.....	 24
ANFÍBIOS DOS CAMPOS NATURAIS NO ESTADO DO PARANÁ, SUL DO BRASIL	
Resumo	25
Introdução	25
Material e Métodos	26
Resultados & Discussão	26
Referências	28
Tabelas e Figuras	32
 CAPÍTULO 2	 49
INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESTRUTURAL DOS HABITATS E DA PAISAGEM NA DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FILOGENÉTICA DE ANFÍBIOS DOS CAMPOS DA MATA ATLÂNTICA	
Resumo	50
Introdução	50
Material e Métodos	52
Resultados.....	57
Discussão.....	58
Referências	61
Tabelas e Figuras	71
 CAPÍTULO 3	 83
O PAPEL DO AMBIENTE, ESPAÇO E USO DA SOLO SOBRE A ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE ANFÍBIOS DOS CAMPOS DA MATA ATLÂNTICA	
Resumo	84
Introdução	84
Material e Métodos	86
Resultados	91
Discussão.....	93
Referências	96
Tabelas e Figuras	101
APÊNDICES	126
CONSIDERAÇÕES FINAIS	140

Resumo

Com intuito de compreender os processos que determinam a composição e distribuição da diversidade de anfíbios em paisagens subtropicais, nós (1) inventariamos a composição dos anfíbios em áreas de campos naturais entremeados a formações florestais da Mata Atlântica, (2) avaliamos como características da paisagem (i.e., cobertura e uso do solo) e dos habitats (i.e., área, hidroperíodo, cobertura de dossel dos corpos d'água) influenciam os padrões de distribuição da diversidade taxonômica e filogenética e (3) avaliamos quais e como gradientes ambientais e espaciais influenciam a estrutura filogenética da metacomunidade regional. Empregamos três métodos de amostragem (transecção, amostragem em sítio de reprodução e busca ativa) em 12 unidades de conservação e entorno, distribuídas nos Estados do Paraná e de Santa Catarina. As amostragens foram realizadas em diferentes períodos entre 2004 e 2014. Nós registramos 63 espécies de 11 famílias de anfíbios, das quais 20 espécies foram associadas aos campos, 19 às áreas florestais e ecótonos e 21 espécies foram generalistas. Espécies com um único indivíduo registrado não foram avaliadas quanto ao uso de habitat. Para avaliar a influência das características estruturais do habitat e da paisagem sobre os padrões de distribuição dos anfíbios, nós selecionamos oito das unidades de conservação e amostramos mensalmente, ao longo de um ano, entre oito e 14 corpos d'água em cada unidade, totalizando 81 corpos d'água (poças temporárias, lagoas permanentes, banhados e açudes). Em cada corpo d'água nós determinamos 10 variáveis estruturais do habitat e 11 da paisagem. As variáveis da paisagem foram mensuradas em múltiplas escalas espaciais através de *buffers* com diferentes comprimentos de raio (250 m, 500 m e 1.000 m) a partir de cada corpo d'água. A diversidade taxonômica foi representada pela riqueza de espécies e abundância de indivíduos, e a diversidade filogenética foi calculada pelo índice de entropia quadrática de rao. Nós utilizamos modelos lineares generalizados mistos, com as variáveis ambientais estruturais inseridas como variáveis de efeito fixo e as localidades (i.e., unidades de conservação) como covariáveis de efeito aleatório. Os modelos só foram validados após checados quanto a presença de autocorrelação espacial nos resíduos. Os resultados evidenciaram que a heterogeneidade da vegetação nas margens e no interior do corpo d'água, a distância entre os corpos d'água e a equitabilidade na proporção de campos naturais e floresta com araucária em um raio de 1.000 m explicam 43% da variação na riqueza de espécies. Em relação a abundância total de indivíduos, o modelo de melhor ajuste indicou que a área e a heterogeneidade da vegetação nas margens e no interior do corpo d'água explicam 44% da variação da abundância acumulada. Já em relação a diversidade filogenética, a heterogeneidade da vegetação no interior dos corpos d'água, hidroperíodo intermediário (termo quadrático) e grau de distúrbio antrópico em uma escala de 250 m explicaram 46% da variação total da diversidade filogenética nos corpos d'água. Para determinar a influência de gradientes ambientais e espaciais na estrutura filogenética da metacomunidade, utilizamos o método de ponderação filogenética difusa seguido por análise de coordenadas principais da estrutura filogenética. Com esta análise são gerados autovetores que correspondem a eixos independentes que contemplam a variação filogenética (gradientes filogenéticos). Com isso, é possível comparar as comunidades em relação a composição filogenética e identificar quais clados estão associados a cada gradiente filogenético, além de possibilitar a investigação destes gradientes filogenéticos em relação a diferentes gradientes ambientais e espaciais. Os gradientes ambientais foram representados pelas variáveis de cobertura e tipo de uso do solo e de heterogeneidade estrutural dos habitats de reprodução. Os gradientes espaciais foram representados pelos autovetores obtidos por análise de coordenadas principais de matrizes de vizinhas (*PCNMS*). Nós utilizamos a análise de redundância parcial e

partição da variância para avaliar relações entre os gradientes filogenéticos (variáveis resposta) e os gradientes ambientais e espaciais (variáveis preditoras). Verificamos que os gradientes ambientais e espaciais juntos explicaram 27% da variabilidade na composição filogenética, sendo que o componente ambiental (heterogeneidade estrutural do corpo d'água + paisagem) explicou a maior parte da variação (13%). Adicionalmente, o espaço teve um papel fundamental na estruturação da composição filogenética, principalmente pela sua associação significativa com as variáveis da paisagem. Nossos resultados indicaram a existência de associações significativas entre os gradientes ambientais de cobertura e tipo de uso do solo e gradientes espaciais, tanto em escalas amplas (regional) quanto em escalas finas (entre corpos d'água) e a estrutura filogenética desta metacomunidade regional. As variáveis locais não apresentaram associação com os gradientes espaciais, ou seja, não possuem estrutura espacial em nenhuma escala. Nossos resultados sugerem que a influência de filtros espaciais *PCNMS* sobre a estrutura filogenética de anfíbios está mais relacionada aos gradientes ambientais do que a limitação por dispersão pelas linhagens filogenéticas. Assim, processos espaciais através de dinâmicas neutras, parecem exercer uma influência menor do que processos determinísticos relacionados ao nicho na distribuição de clados filogenéticos dos anfíbios dos campos naturais da Mata Atlântica. Adicionalmente, a forte associação de alguns clados com determinados gradientes ambientais corroboram com nossa expectativa de que características dos corpos d'água e de cobertura e tipo de uso do solo atuam como filtro influenciando a estrutura filogenética da metacomunidade. Nós verificamos que as variáveis hidroperíodo e alteração antrópica em um raio de 250 m do corpo d'água foram importantes estruturadores filogenéticos, influenciando a variação filogenética contemplada pelo primeiro gradiente filogenético, que foi associado ao clado Microhylidae, separando este clado dos demais. O hidroperíodo também foi um importante estruturador filogenético associado ao segundo gradiente filogenético, que corresponde à ocorrência dos hilídeos do clado *Hypsiboas*. Nossos resultados demonstram que a influência destes gradientes ambientais na composição de espécies é dependente das relações filogenéticas entre as espécies que co-ocorrem. Nós também encontramos uma relação significativa e positiva entre a variação filogenética contemplada pelo quinto gradiente filogenético, que foi associado aos hilídeos do clado *Dendropsophus*, com a heterogeneidade da vegetação no interior do corpo d'água e com menor área de cobertura de campos nativos em um raio de 1.000 m do corpo d'água. Com este estudo fomos capazes de avaliar variações na estrutura filogenética de uma metacomunidade regional de anfíbios subtropicais e concomitantemente detectar quais os principais gradientes ambientais e espaciais que influenciam a distribuição de clados distintos. O conjunto de informações obtidas indicam quais variáveis ambientais e quais processos determinam a composição e distribuição da diversidade de espécies de anfíbios nos campos naturais da Mata Atlântica. Essas informações são, também, fundamentais para formulação e aplicação de estratégias de conservação.

Palavras-chave: Anfíbios. Metacomunidade. Uso de Solo. Estrutura Filogenética. Campos da Mata Atlântica.

Abstract

In order to understand which processes determine the composition and distribution of amphibian diversity in subtropical landscapes, the goals of this work was (1) inventorying the composition of amphibians in areas of natural grasslands associated with Atlantic Forest, (2) assess how land coverage (i.e., land cover and use) and breeding habitats features (i.e., area, depth) influence the distribution patterns of taxonomic and phylogenetic diversity, (3) evaluate how environmental and spatial gradients influence the phylogenetic structure regional metacommunity. We employ three sampling methods (transect sampling, survey at breeding site and active search) in 12 conservation units, distributed in the states of Paraná and Santa Catarina. Samples were taken at different periods between 2004 and 2014. We recorded 63 species of amphibians distributed in 11 families. In relation to use of habitat by amphibians, 20 species were preferably associated with grasslands, 19 were preferably forest and forest edge, 21 generalist (recorded on forest, edge and grasslands environments). Species with a single individual recorded were not evaluated for their habitat use. In order to assess how land coverage and breeding habitats features influence the distribution patterns of taxonomic and phylogenetic diversity, we selected eight conservation units and sampled monthly, over a year, a minimum of 8 and a maximum of 14 water bodies in each unit, totaling 81 water bodies (i.e., pools, permanent ponds and marshes). We measured 10 structural variables of breeding habitats and 11 variables on the level of landscape features. Landscape variables were measured at multiple spatial scales through buffers with different radius lengths (250m, 500m and 1.000m) from each water body. The taxonomic diversity was represented by the species richness and abundance of individuals, and phylogenetic diversity was calculated using the quadratic entropy index h' . We used generalized linear mixed models with environmental variables as fixed effect variables and locations (i.e., conservation units) as random effect co-variables. The models validated only after checked for residuals spatial autocorrelation. The results showed that the heterogeneity of vegetation (edges and inside of breeding sites), distance between water bodies and evenness of natural grasslands and araucaria forest in 1.000 meters of adjacency of breeding sites explain 43% of the variation in species richness. In relation to total abundance of individuals, the best fit model indicated the area (m^2) and heterogeneity of vegetation types in edges and inside explaining 44% of the accumulated variation of abundance. Phylogenetic diversity was associated with heterogeneity of vegetation within the water bodies, intermediate hydroperiod (quadratic term) and anthropogenic disturbance in a range of 250 meters explaining 46% of the total variation of the phylogenetic diversity among all water bodies. Finally, we assess how environmental and spatial gradients influence the phylogenetic structure of regional metacommunity. Phylogenetic structure of the metacommunity was characterized using phylogenetic fuzzy weighting method followed by principal coordinate analysis of phylogenetic structure (PCPS). This proceedings analysis generated eigenvectors (phylogenetic gradients), that correspond to independent orthogonal axes which include the phylogenetic variation through which we can compare the communities on phylogenetic composition and enable us the investigation about the influence of environmental and space gradients. The land coverage and breeding habitats features represented environmental gradients. The spatial gradients were represented by the eigenvectors (PCNMs) obtained by principal coordinate analysis of neighborhood's. Through analysis of variance partition, we found that the environmental and spatial gradients together explained 27% of the variability in the phylogenetic composition and the environmental component explained

most of the variation 13% (breeding habitats features and landscape together). In addition, the space had a key role in structuring the phylogenetic composition, mainly for its significant association with the landscape variables. Our results indicated the existence of significant associations between environmental gradients of land coverage at broad and fine spatial scales influencing the phylogenetic structure of regional metacommunity. Local variables of breeding habitats were not associated with any spatial gradients, indicating variation in breeding habitats features is not related to any particular spatial scale. Our results suggest that the influence of spatial filters on the phylogenetic structure of amphibians in grasslands from Atlantic Forest biome is more related to environmental gradients captured by PCNM variables than to dispersal limitation of phylogenetic lineages. Thus, neutral dynamics are expected to exert a minor influence in the distribution of phylogenetic clades in this scale of regional metacommunity. In addition, some clades were strongly associated with environmental gradients corroborate our expectation that characteristics of water bodies and land coverage act as phylogenetic filtering. We found that hydroperiod (HID) and anthropogenic disturbance in 250 meters from the water body (ANT250m) were important phylogenetic drivers influencing the variation contemplated by the first PCPS1, this phylogenetic gradient were associated with the clade of Microhylidae. Moreover, hydroperiod was also an important phylogenetic driver influencing the variation contemplated in PCPS2, which split Hyliidae clade from the other clades. We also found a significant relationship between phylogenetic variation contemplated by the PCPS5, associated *Dendropsophus* clade with the heterogeneity of vegetation within the water body (HVI) and less coverage of native grasslands at scale of 1.000 meters from the water body. With this study, we were able to evaluate variations in the phylogenetic structure of a regional metacommunity of sub-tropical amphibians and simultaneously detect which key environmental and spatial gradients that influence the distribution of distinct clades. The set of information obtained indicate which environmental variables and processes determine the composition and distribution of species diversity of amphibians in grasslands from Atlantic Forest. This information is also essential for the formulation and implementation of conservation strategies.

Keywords: Amphibians. Metacommunity. Land use. Phylogenetic Structure. Grasslands of Atlantic Forest.

Introdução Geral

Anfíbios dos Campos da Mata Atlântica

Os campos naturais associados a Mata Atlântica estão distribuídos ao longo dos três estados da região sul do Brasil (Overbeck et al., 2007). Esta paisagem pode ser definida como uma unidade fitogeográfica que apresenta cobertura predominantemente herbácea com elementos arbustivos e lenhosos, interrompido por afloramentos rochosos e pela ocorrência de floresta com araucária, que aparece na forma de matas ciliares ou em capões isolados (Maack, 2012). Estudos sugerem que estes campos subtropicais representam uma fitofisionomia remanescente de um período climático frio e seco do Pleistoceno, que predominava ao longo de todo o Planalto Meridional Brasileiro (Behling, 2002). Há aproximadamente quatro mil anos atrás (Holoceno tardio) quando o clima se tornou mais quente e úmido, a floresta com araucária, antes restrita a fundos de vale e as margens de rios, começou um processo gradual de expansão sobre os campos, dando uma conotação de mosaico à paisagem (Behling & Pillar, 2007).

As comunidades de anfíbios da Mata Atlântica são extremamente diversificadas e complexas (Haddad et al., 2008). Estima-se que das 1.026 espécies registradas no Brasil (Segalla et al., 2014), cerca de 530 espécies ocorrem na Mata Atlântica, sendo que 472 são endêmicas desse bioma (Haddad et al., 2013). No entanto, muito pouco se conhece sobre os anfíbios dos campos naturais da Mata Atlântica distribuídos ao longo dos planaltos interioranos (Crivellari et al., 2012; Santos et al., 2014). Inventários de fauna permitem a identificação das espécies que ocorrem em um ecossistema e constituem o ponto de partida para os demais estudos científicos, além disso, as informações geradas servem de subsídios na orientação e formulação de estratégias de conservação (Milano et al., 1986; Day et al., 1987). Neste sentido, o primeiro passo para a conservação dos anfíbios nesta paisagem típica da região sul do Brasil é promover o conhecimento sobre a composição e distribuição das espécies residentes. A carência de estudos e a ausência de informações sobre a anurofauna da região, seja na literatura ou mesmo em registros nas coleções de referência, dificultam não só a identificação de endemismos quanto a determinação do estado de vulnerabilidade das populações de anuros frente aos impactos ambientais registrados na região nos últimos anos (Crivellari et al., 2012). Aqui (capítulo 1), começamos a preencher esta lacuna de conhecimento, descrevendo a riqueza e composição das espécies de anuros presentes na região dos campos naturais associados a Mata Atlântica do estado do Paraná, sul do Brasil.

Influência da heterogeneidade estrutural do habitat e da paisagem na diversidade taxonômica e filogenética dos anfíbios

Diversos estudos têm avaliado como variáveis ambientais estruturais locais (i.e., características dos habitats de reprodução utilizados pelos anfíbios) e variáveis ambientais em ampla escala ou regionais (i.e., características da paisagem) influenciam os padrões de distribuição dos anfíbios e a composição de espécies nas comunidades locais (Knutson et al., 1999; Guerry & Hunter, 2002; Van Buskirk, 2005; Werner et al., 2007; Bickford et al., 2010; Silva et al., 2011a; Prado et al., 2014a). No entanto, não temos conhecimento de estudos que buscaram avaliar como estas variáveis estruturais podem estar relacionadas com a quantidade de história evolutiva acumulada (i.e., diversidade filogenética) em uma metacomunidade regional de anfíbios. A diversidade taxonômica e a filogenética são dois componentes distintos da biodiversidade e, apesar de muitas vezes estarem correlacionadas, suas respostas a gradientes ambientais e, conseqüentemente, seus padrões de distribuições geográficas podem ser bastante distintos (Silvano, 2011).

Estudos que investigaram a influência de variáveis estruturais locais e regionais na distribuição da diversidade dos anfíbios em comunidades de diferentes regiões e com diferentes composições taxonômicas, indicaram a importância de diferentes variáveis, relações ecológicas (positiva vs. negativas) e mecanismos subjacentes (e.g., Burne & Griffin, 2005; Van Buskirk 2005; Bastazini et al., 2007; Qian et al., 2007; Werner et al., 2007; Karraker & Gibbs, 2009; Keller et al., 2009; Vasconcelos et al., 2009; Shulse et al., 2010; Iop et al., 2012; Provete et al., 2014). Esses resultados contrastantes, possivelmente, se devem ao fato de que as relações entre diversidade e ambiente variam consideravelmente entre *pool* de espécies e regiões (Schall & Pianka, 1978; Ricklefs 2004), escala espacial (e.g., Soares & Brito, 2007; Moreno-Rueda & Pizarro, 2009) e esforço amostral (e.g., Vasconcelos et al., 2009; Santos 2007). Tal panorama dificulta maiores generalizações e obscurece nosso entendimento sobre os principais fatores-chave na predição da diversidade de anfíbios. Em nosso entendimento, ao considerarmos que diferentes regiões apresentam *pool* de espécies distintos, determinados primordialmente pela influência de diferentes processos evolutivos e biogeográficos (Ricklefs & Schutler, 1993) e, ao fato que, diferentes regiões estão sob influência de diferentes processos ecológicos e diferentes tipos de distúrbios e ameaças; acreditamos que somente através de uma eficaz caracterização das variáveis ambientais estruturais dos habitats e da paisagem que governam as distribuições dos anfíbios em escala de sistemas ecológicos regionais é que podemos gerar informações mais acuradas e úteis para um melhor planejamento de conservação, gestão e tomada de decisões tão fundamentais para maximizar os efeitos de conservação em direção a escalas mais amplas.

Através de um levantamento bibliográfico é possível observar diversas variáveis ambientais estruturais locais (i.e., dos corpos d'água) e regionais (i.e., da paisagem) que podem influenciar os padrões de distribuição dos anfíbios, além de inúmeros mecanismos biologicamente plausíveis pelos quais estas variáveis podem influenciar os padrões de diversidade dos anfíbios. Por exemplo, em escala local, corpos d'água com maior área (Babbitt & Tanner, 2000; Werner et al., 2007), maior heterogeneidade de vegetação nas margens (Oliveira & Eterovick, 2009; Vasconcelos et al., 2009) e no interior do corpo d'água (Díaz-Paniagua, 1987; Egan & Paton, 2004) influenciam positivamente a riqueza a abundância dos anfíbios. Corpos d'água maiores e, que possibilitam o estabelecimento de vegetação tendem a ser estruturalmente mais complexos, proporcionando um número maior de microhabitats e disponibilizam uma grande quantidade e variedade de recursos e condições tróficas (Egan & Paton, 2004; Werner et al., 2007; Silva et al., 2012a, De Marco et al., 2014). Além da área e vegetação, o gradiente de hidroperíodo (i.e., tempo em que a poça retém água) também corresponde a um importante fator ambiental associado a diversidade de espécies de anfíbios (Skelly 2001; Prado et al., 2014a). Os anfíbios exibem um complexo repertório comportamental em relação a seleção de habitats, evitando se estabelecerem em determinados tipos de corpos d'água, devido a sua forma larval ser negativamente impactada pelas condições locais (Blaustein, 1999; Skelly, 2001; Rieger et al., 2004; Kopp et al., 2006; Kern et al., 2013). Estudos sugerem que corpos d'água temporários são mais susceptíveis a dessecação acarretando em mortalidade das larvas dos anfíbios, enquanto corpos d'água permanentes são mais susceptíveis a maior pressão por predação (i.e., peixes, outros anfíbios e invertebrados) (Wellborn et al., 1996; Babbitt et al., 2003). Neste contexto, corpos d'água com hidroperíodo intermediário apresentam maior diversidade de espécies (Prado & Rossa-Feres, 2014a; Semlitsch et al., 2015).

Ademais, devido aos anfíbios apresentarem algumas características como pele permeável, respiração cutânea e ovos e larvas dependentes de ambientes aquáticos (Duellman & Trueb, 1986), a distribuição desses organismos é extremamente dependente de determinadas propriedades físico-químicas da água (Vitt et al., 1990). Algumas destas propriedades podem ser extremamente úteis para prever a ocorrência de determinadas espécies e distinguir locais utilizados e não utilizados pelos anfíbios (Hecnar & M'Closkey, 1996). Por

exemplo, as larvas de anfíbios podem ser extremamente vulneráveis aos efeitos da acidez (e.g., precipitação ácida; Pough, 1976). Corpos d'água com baixos valores de pH, podem aumentar as taxas de deformidade dos embriões e resultar em uma diminuição nas taxas de sobrevivência e, portanto, em menor sucesso reprodutivo (Pierce, 1985; 1993; Leuven et al., 1986). Nesse sentido, espera-se que baixos valores de pH afetem negativamente a diversidade de anfíbios. A condutividade apresenta uma associação negativa (Hecnar & M'Closkey, 1996; Hamer & Parris, 2011) e a proporção de oxigênio dissolvido uma associação positiva com a diversidade de anfíbios (Browne et al., 2009). A condutividade é proporcional à concentração de íons (Esteves, 1988). Nesse sentido, quanto maior o acúmulo de nutrientes e matéria orgânica em suspensão, maior será a quantidade de íons dissolvidos, derivados principalmente de nitratos, fósforo, sulfato, além de sais minerais como, potássio, cálcio e magnésio. Assim, valores elevados de condutividade podem ser um indicativo de processos de eutrofização. A eutrofização é proveniente principalmente de atividades industriais, domésticas e agrícolas (revisão em Smith et al., 2006) e pode afetar de diversas maneiras os anfíbios, por exemplo, favorecendo o surgimento de parasitas (i.e., *Ribeiroia ondatrae*) que causam graves deformidades e levam a mortalidade (Johnson et al., 2007). Ademais, o acúmulo de matéria orgânica permite o crescimento de uma maior quantidade de microrganismos que utilizam o oxigênio durante processos de decomposição (i.e., oxidação), diminuindo taxas de oxigênio dissolvido podendo levar a morte de peixes e outros organismos aquáticos (Gandhi & Vishwavidyalaya, 2013), como as larvas dos anfíbios. Mudanças nos níveis de oxigênio dissolvido podem também alterar aspectos comportamentais e fisiológicos (Hoff et al., 1999) influenciando interações bióticas complexas, por exemplo, em baixos níveis de oxigênio as larvas passam mais tempo na superfície resultando em maior exposição à predadores (Moore & Townsend Jr., 1998).

Estudos relatam também que corpos d'água com maior grau de sombreamento são negativamente associados a ocorrência de uma maior diversidade de anfíbios (Skelly et al., 1999, 2005). Uma maior ou menor penetração de luz implica em uma série de diferentes impactos (taxas de produtividade, decomposição, quantidade de nutrientes e propriedades físico-químicas da água) nos corpos d'água e conseqüentemente na estruturação das comunidades biológicas (Werner & Glennemeier, 1999; Skelly et al., 2002; Schiesari, 2006; Stoler & Relyea, 2011). Assim, estados alternativos de estabilidade podem ser observados em poças e lagos em relação a maior ou menor penetração de luz (Blindow et al., 1993; Scheffer et al., 1993). Por exemplo, corpos d'água com maior penetração de luz, temperaturas mais elevadas, maiores quantidades de oxigênio dissolvido e recursos com melhor qualidade nutricional favorecem as taxas de crescimento das larvas de anfíbios (Schiesari et al., 2006). Inversamente, menor penetração de luz, temperaturas mais baixas, menores taxas de oxigênio dissolvido e recursos nutricionais de qualidade inferior diminuem a aptidão das larvas e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo dos adultos (Schiesari et al., 2006).

Já em escala de paisagem, espera-se que a produtividade primária (biomassa vegetal) esteja positivamente associada a ocorrência de uma maior diversidade (Deichmann et al., 2011). A hipótese da produtividade prevê que a diversidade animal depende primariamente da conversão da energia para produção de plantas (ver Hawkins et al., 2003). Uma maior produtividade pode repercutir na cadeia alimentar, disponibilizando maior quantidade de recursos para os níveis tróficos superiores. Em outras palavras, uma vez que os anfíbios são quase que exclusivamente predadores quando adultos, os efeitos da produtividade se dariam de forma indireta, mediados pela biomassa dos consumidores primários: uma maior produção primária, que por sua vez determina a produção no segundo nível trófico, que por sua vez influencia a riqueza de anfíbios (Rodríguez et al., 2005; Deichmann et al., 2012). No entanto, a produtividade pode responder de forma diferente dependendo do componente de diversidade observado (riqueza ou abundância) (ver Chalcraft et al., 2009).

Ainda em escala de paisagem, o contexto espacial (i.e., arranjo e disposição espacial) dos corpos d'água parece ser um fator determinante para uma maior ou menor diversidade de anfíbios (Silva et al., 2011b). Devido à baixa capacidade de dispersão e alta sensibilidade dos anfíbios à dessecação, somados à dependência de áreas de habitat adjacentes, principalmente florestais, para suprir suas diferentes necessidades como, alimentação, abrigo, estivação (Semlitsch & Bodie, 2003; Silva et al., 2011b), espera-se que uma menor distância entre corpos d'água e menor distância em relação a fragmentos florestais contribua para maior riqueza e abundância de indivíduos nos corpos d'água (Dickman, 1987; Laan & Verboom, 1990; Vos & Stumpel, 1996; Marsh et al., 1999, 2000; Semlitsch & Bodie, 1998; Burne & Griffin, 2005; Herrmann et al., 2005; Silva et al., 2011b; Gonçalves et al., 2015).

Em relação a composição da paisagem (i.e., tipo de cobertura e extensão dos elementos que a compõem) estudos relatam que atividades humanas associadas a agricultura (Beja & Alcazar, 2003), reflorestamento com exóticas (Parris & Lindenmayer, 2004; Machado et al., 2012) e urbanização (Rubbo & Kiesecker, 2005; Pillsbury & Miller, 2008) influenciam de forma negativa os padrões de diversidade dos anfíbios. A intensificação no uso da paisagem por atividades antrópicas pode gerar uma diminuição no número e tipos de corpos d'água e contribuir para o isolamento de populações (Dahl, 1990; Gibbs, 2011), aumento do hidroperíodo (e.g., represamento de poças e zonas úmidas) favorecendo o estabelecimento de predadores (e.g., peixes) (Beja & Alcazar, 2003; Rubbo & Kiesecker, 2005; Hamer & Parris, 2011), aumento a exposição de contaminantes, mudanças nos padrões originais de nutrientes, eutrofização, além de mudanças hidro-geomorfológicas da paisagem (Richter & Azous, 1995; Ehrenfeld, 2000; McKinney, 2002). Essas mudanças podem atuar de forma não mutuamente exclusiva, como fatores de *stress* e interferir de forma complexa em escala local e regional, influenciando a distribuição das espécies (Semlitsch, 2000; Kiesecker et al., 2001; Kiesecker, 2002).

Com o objetivo de detectar processos ecológicos que determinam a distribuição da diversidade anfíbios em paisagem subtropical, no capítulo 2 apresentamos os resultados da investigação de como variáveis ambientais estruturais do habitat e da paisagem afetam componentes da diversidade taxonômica (riqueza e abundância) e filogenética. Nós buscamos responder duas perguntas centrais: (1) Quais variáveis ambientais estruturais relacionados aos habitats de reprodução e a paisagem de entorno influenciam a diversidade taxonômica (i.e., riqueza de espécies e abundância de indivíduos) e filogenética dos anfíbios? (2) Em qual escala (corpo d'água ou paisagem) as variáveis ambientais influenciam a diversidade de anfíbios e qual delas melhor explica a variação nos padrões da diversidade taxonômica e filogenética?

O papel do ambiente, espaço e tipo de uso do solo na estrutura filogenética de metacomunidade de anfíbios subtropicais

A teoria de metacomunidades (Leibold et al., 2004) promoveu um grande avanço na ecologia de comunidades, por considerar que as comunidades biológicas não estão isoladas e, sim, potencialmente interagindo através da dispersão das espécies. Esta teoria assume que tanto processos em escala local, tais como interações competitivas e adaptação local, quanto processos em escala regional, tais como dispersão, são subjacentes à estruturação das comunidades locais a partir de um determinado conjunto regional de espécies. Desta forma, esta teoria incorpora a premissa que tanto processos ambientais (e.g., baseados no nicho ecológico), quanto processos espaciais (e.g., baseados na importância da dispersão), influenciam os padrões de estruturação das comunidades biológicas (Leibold et al., 2004; Cottenie, 2005; Diniz-Filho et al., 2012).

A partir desta estrutura teórica, proposta para conectar diferentes escalas espaciais em ecologia (Leibold et al., 2004), diferentes modelos teóricos contemplando diferentes perspectivas foram hipotetizados na tentativa de explicar os padrões de distribuição das espécies (e.g., seleção pelas espécies - “*species sorting*”, modelo neutro - “*neutral model*”, efeito de massa - “*mass effect*”, e dinâmica de manchas - “*patch dynamics*”). Estes modelos diferem principalmente em suas predições sobre a importância da heterogeneidade ambiental (i.e., “*species sorting*”, “*mass-effect*”), competição e efeito de prioridade (i.e., “*patch dynamics*”), limitação por dispersão e distância geográfica (“*neutral models*”), sendo muito discutidos teoricamente (ver Leibold & McPeck, 2006; Logue et al., 2011). Contudo, resultados a partir de dados empíricos e metacomunidades reais apontam para uma combinação de processos atuando de forma não mutuamente exclusiva, o que torna difícil definir a estrutura de uma metacomunidade como produto de apenas um destes modelos (ver Gravel et al., 2006; Puncti-Manage et al., 2014). Nesse contexto, estudos têm-se baseado na quantificação dos papéis relativos dos processos ambientais (perspectiva do nicho) e processos espaciais (perspectiva neutra) na estruturação de metacomunidades (e.g., Parris, 2004; Ernst & Rödel, 2008; Altermatt et al., 2011; Landeiro et al., 2012; Prado & Rossa-Feres, 2014b; Provete et al., 2014).

Na perspectiva do nicho ecológico, as espécies apresentam diferentes respostas espécie-específicas ao longo de diferentes gradientes ambientais, gerando modificações na composição em espécies, em diferentes escalas espaciais (Chase & Leibold, 2003). Desta forma, características demográficas distintas são geradas como resultado de respostas diferenciais das espécies as condições do ambiente (Chesson, 2000). Consequentemente, a distribuição das espécies ocorre de forma determinística (i.e., predita pelas variáveis ambientais), mas autocorrelacionada no espaço, uma vez que o ambiente se encontra estruturado ao longo de gradientes geográficos (Legendre, 1993). Por outro lado, a perspectiva de metacomunidade estruturada através de processos neutros exclui o papel de interações abióticas e bióticas, e enfatiza que todas as espécies são ecologicamente equivalentes e similares em sua habilidade de competição e aptidão (mesma chance de nascimento, morte, migração e especiação), e a abundância das espécies é ditada apenas por flutuações demográficas estocásticas (i.e., deriva ecológica) (Hubbell, 2001). Este ponto de vista assume que o deslocamento aleatório altera a frequência relativa das espécies nas comunidades locais e, assim, o estabelecimento de qualquer espécie do *pool* regional em uma comunidade local é apenas limitada pelo espaço e pelas taxas de dispersão das espécies. Sob esta perspectiva a estruturação de uma metacomunidade é baseada na dispersão (Hubbell, 2001) e a regulação das espécies nas comunidades locais ocorre através de perda (e.g., extinção e emigração) e ganho (e.g., especiação e imigração) de espécies do *pool* regional (Leibold et al., 2004). Consequentemente, a distribuição das espécies é aleatória, mas espacialmente autocorrelacionada, devido à limitação da dispersão dos organismos (Leibold et al., 2004). Neste contexto, discernir como processos espaciais (i.e., limitação por dispersão) e processos ambientais (i.e., resposta das espécies as variáveis ambientais) influenciam os padrões de distribuição das espécies não representa uma tarefa fácil, uma vez que ambos os processos podem gerar padrões de autocorrelação espacial em metacomunidades (Smith & Lundholm, 2010).

Os anfíbios são excelentes modelos para estudos de metacomunidades principalmente por formarem agregados conspícuos durante os eventos reprodutivos, o que torna fácil a delimitação operacional das comunidades locais em um contexto de metacomunidades. Adicionalmente, os anfíbios são organismos que apresentam ciclo de vida complexo dependendo tanto de ambientes aquáticos quanto terrestres (Wells, 2007). Nesse sentido sua ocorrência está intimamente relacionada à características ambientais dos corpos da água e da paisagem adjacente, tornando sua distribuição estritamente associada a diversas condições ambientais (e.g. Wellborn et al., 1996; Hecnar & M'Closkey, 1996; Skelly, 2001). Assim, pode-se esperar que processos

ambientais (perspectiva do nicho) expliquem o padrão espacial de distribuição das espécies ao longo de uma metacomunidade regional. Por outro lado, ao considerarmos que os anfíbios são um grupo com baixa capacidade de dispersão (Gibbs, 1998; Smith & Green, 2005) podemos esperar que a similaridade entre as comunidades diminua em relação à distância geográfica (Nekola & White, 1999), e, portanto, processos espaciais, que refletem limitação na capacidade de dispersão das espécies (i.e., perspectiva neutra) possam estar envolvidos na estruturação da metacomunidade (Hubbell, 2001).

Até o presente momento os estudos focados na investigação da importância relativa de processos ambientais e espaciais na estruturação de metacomunidades de anfíbios produziram resultados contrastantes, contingenciais à escala do estudo e ao *pool* de espécies contemplados (Parris, 2004; Ernst & Rödel, 2008; Keller et al., 2009; Rojas-Ahumada et al., 2012; Prado & Rossa-Feres 2014b). É possível observar também que os padrões de distribuição dos anfíbios observados na maioria dos estudos não levam em consideração a história evolutiva dos grupos, sendo assim, fazem apenas inferências sobre processos que produzem padrões de distribuição taxonômica, sem nenhum tipo de inferência sobre a história evolutiva das espécies (Graham & Fine, 2008). Investigações convencionais dos padrões de distribuição das espécies destinam-se a sintetizar a informação taxonômica, enquanto outras dimensões e aspectos chaves da biodiversidade são negligenciados.

Assim, nosso objetivo com este estudo foi incorporar o componente histórico-evolutivo (descrito pela relação filogenética entre as espécies) avaliando como processos ambientais e espaciais influenciam a distribuição da composição filogenética dos anfíbios em um *pool* regional restrito a paisagem de campos naturais associados a floresta com araucária, paisagem extremamente ameaçada contemplada dentro do bioma Mata Atlântica. Os gradientes ambientais foram representados pelas variáveis de cobertura e tipo de uso do solo, e a heterogeneidade estrutural dos habitats de reprodução. Especificamente, no 3º. Capítulo buscamos responder as seguintes perguntas: (1) Qual a importância relativa de gradientes ambientais e espaciais na estrutura filogenética de metacomunidade de anfíbios em paisagem subtropical? (2) Quais gradientes ambientais e espaciais (i.e., em escala ampla ou fina) estão associados à estrutura filogenética desta metacomunidade regional? (3) Quais gradientes ambientais atuam como filtro filogenético? (4) Quais clados estariam sendo filtrados? (5) Em qual escala espacial a composição filogenética está estruturada?

Dentre os vertebrados, os anfíbios são os animais que proporcionalmente apresentam maior número de espécies ameaçadas e as maiores taxas de declínio globais (IUCN et al., 2008). No Brasil, país com a maior diversidade mundial de anfíbios (Segalla et al., 2014), a perda e alterações de seus habitats naturais constituem as principais causas de declínios populacionais, ameaça de extinção e extinção de muitas espécies (Haddad, 2008; Silvano & Segalla, 2005). Entre todos os biomas contemplados em território brasileiro, a Mata Atlântica é o que apresenta as maiores taxas de declínios de populações de anfíbios (Eterovick et al., 2005; Silvano & Segalla, 2005), com o agravante que todas as espécies ameaçadas de anfíbios no Brasil ocorrem neste Bioma (Haddad, 2008). Considerados como área de alta prioridade para a conservação (Ministério do Meio Ambiente - MMA 2000; 2002), os campos naturais sob o domínio da Mata Atlântica, vêm sofrendo dramaticamente com ações antropogênicas em decorrência da contínua e rápida descaracterização dos diferentes ambientes que o compõem. A introdução de espécies exóticas, o avanço de extensas monoculturas, a intensificação do uso da terra pelo desenvolvimento de novas técnicas agrícolas, a baixa representatividade de áreas protegidas, além de pressões impostas pela longa história de ocupação (e.g., urbanização) representam as principais ameaças a esta paisagem típica da região sul do Brasil (Behling & Pillar, 2007; Overbeck et al., 2007) e consequentemente, à anurofauna presente (Crivellari et al., 2012; Santos et al., 2014). Diante dos fatos e das ameaças impostas a esta paisagem, fica implícita a necessidade e urgência de ações conservacionistas, visando à preservação das características ecológicas necessárias para manter a diversidade

de sua fauna e conservar aspectos da trajetória evolutiva das espécies. Nesse sentido, a identificação de impactos antrópicos relacionados ao uso e cobertura do solo ao longo da paisagem e dos processos por meio dos quais as características estruturais dos habitats influenciam os padrões de distribuição das espécies e de diferentes componentes da diversidade, podem gerar informações fundamentais para a formulação de estratégias de conservação deste grupo de organismos (Hazell et al., 2001; Beja & Alcazar, 2003; Wassens et al., 2010).

Referências

- Altermatt, F., S. Schreiber & M. Holyoak, (2011): Interactive effects of disturbance and dispersal directionality on species richness and composition in metacommunities. *Ecology* 92:859–870.
- Babbitt, K.J. & Tanner, G.W. (2000): Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. *Wetlands* 20: 313–322.
- Babbitt, K.J., Baber, M.J. & Tarr, T.L. (2003): Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1539–1552.
- Bastazini, C.V., Munduruca, J.F.V., Rocha, P.L. & Napoli, M.F. (2007): Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. *Herpetologica* 63:459–471.
- Behling, H. & Pillar, V.D. (2007): Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern Araucaria forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 362: 243–251.
- Behling, H. (2002): South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: A synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 177: 19–27.
- Beja, P. & Alcazar, R. (2003): Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: An evaluation using amphibians. *Biological Conservation* 114: 317–326.
- Bickford, D., Ng, T. H., Qie, L., Kudavidanage, E.P. & Bradshaw, C. J. A. (2010): Forest fragment and breeding habitat characteristics explain frog diversity and abundance in Singapore. *Biotropica* 42: 119–125.
- Blaustein, L. (1999): Oviposition Site Selection in Response to Risk of predation: Evidence from Aquatic Habitats and Consequences for Population Dynamics and Community Structure. In: *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspective*, p. 441–456. Wasser, S.P. Springer.
- Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A. & Johansson, S. (1993): Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30: 159–167.
- Browne, C.L., Paszkowski, C.A., Foote, A.L., Moenting, A. & Boss, S.M. (2009): The relationship of amphibian abundance to habitat features across spatial scales in the Boreal Plains. *Ecoscience* 16: 209–223.
- Burne, M.R. & Griffin, C.R. (2005): Habitat associations of pool-breeding amphibians in eastern Massachusetts, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 247–259.
- Chalcraft, D.R., Wilsey, B.J., Bowles, C. & Willig, M.R. (2009): The relationship between productivity and multiple aspects of biodiversity in six grassland communities. *Biodiversity and Conservation* 18: 91–104.

- Cottenie, K. (2005): Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8, 1175–82.
- Crivellari, L.B., Leivas, P.T., César, J.L.M., Gonçalves, D.S., Mello, C.M., Rossa-Feres, D.C. & Conte, C.E. (2014): Amphibians of grasslands in the state of Paraná, southern Brazil (Campos Sulinos). *Herpetology Notes* 7: 639–654.
- Dahl, T.E. (1990): Wetlands: losses in the United States 1780's to 1980's. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington.
- Day, G.I., Schemitz, S.D. & Tarder, R.D. (1987): Captura y marcación de animales silvestres. In: manual de técnicas de gestión de vida silvestres (4 eds.), 703pp. Wildlife Society.
- Deichmann, J.L., Lima, A.P. & Williamson, G.B. (2011): Effects of geomorphology and primary productivity on amazonian leaf litter herpetofauna. *Biotropica* 43: 149–156.
- Deichmann, J.L., Toft, C.A., Deichmann, P.M., Lima, A.P. & Williamson, G.B. (2012): Neotropical primary productivity affects biomass of the leaf-litter herpetofaunal assemblage. *Journal of Tropical Ecology* 28: 427–435.
- De Marco Jr, P., Nogueira, D.S., Correa, C.C., Vieira, T.B., Silva, K.D., Pinto, N.S., Bichsel, D., Hirota, A.S., Vieira, R.R., Carneiro, F. M. & Oliveira, A.A. (2014): Patterns in the organization of Cerrado pond biodiversity in Brazilian pasture landscapes. *Hydrobiologia* 723:87-101.
- Díaz-Paniagua, C. (1987): Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetological Journal* 1: 167–169.
- Dickman, C.R. (1987): Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal of Applied Ecology* 24: 337–351.
- Diniz-Filho J. A. F., Siqueira T., Padial A. A., Rangel T. F., Landeiro V. L. & Bini L. M. (2012): Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121, 201–10.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. (1986): Biology of amphibians. New York, McGraw-Hill.
- Egan, R.S. & Paton, P.W.C. (2004): Within-pond parameters affecting oviposition by wood frogs and spotted salamanders. *Wetlands* 24: 1–13.
- Ehrenfeld, J.G. (2000): Evaluating wetlands within an urban context. *Ecological Engineering* 15: 253–265.
- Ernst, R. & Rödel, M.O. (2008): Patterns of community composition in two tropical tree frog assemblages: separating spatial structure and environmental effects in disturbed and undisturbed forests. *Journal of Tropical Ecology* 24: 111–20.
- Esteves, F.A.(1988): Fundamentos de Limnologia. 2. ed. Interciência, Rio de Janeiro.
- Gandhi I. & Vishwavidyalaya K. (2013) Eutrophication in lentic systems and its impact on fisheries. *International Journal of Research in Fisheries and Aquaculture* 3: 170–175.
- Gibbs, J.P. (1998): Amphibian Movements in Response to Forest Edges, Roads, and Streambeds in Southern New England. *Journal of Wildlife Management* 62: 584–589.
- Gibbs, J.P. (2011): Loss and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 14: 314–317.
- Gonçalves, D.S., Crivellari, L.B. & Conte, C.E. (2015): Linking environmental drivers with amphibian species diversity in ponds from subtropical grasslands. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 1751–1762.
- Graham, C.H. & Fine, P.V.A. (2008): Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space and time. *Ecology Letters* 11: 1265–1277.

- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006): Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 399–409.
- Guerry, A.D. & Hunter, M.L. (2002): Amphibian distributions in a landscape of forests and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology* 16: 745–754.
- Haddad, C.F.B. (2008): Anfíbios: uma análise da Lista Brasileira de Anfíbios Ameaçados de Extinção. In *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção* (A.B.M. Machado, G.M. Drummond, & A.P. Paglia, eds.), pp. 287–324. Ministério do Meio Ambiente, Brasília e Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Haddad, C.F.B., Toledo, L.F., Prado, C.P.A., Loebmann, D., Gasparini, J.L. & Sazima, I. (2013): Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia. Anolis Books, São Paulo.
- Haddad, N.M., Holyoak, M., Mata, T.M., Davies, K.F., Melbourne, B.A. & Preston, K. (2008): Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters* 11: 348–356.
- Hamer, A.J. & Parris, K.M. (2011): Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. *Ecological Applications* 21: 378–390.
- Hawkins, B.A., Porter, E.E. & Diniz-Filho, J.A.F. (2003): Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology* 84: 1608–1623.
- Hazell, D., Cunningham, R., Lindenmayer, D., Mackey, B. & Osborne, W. (2001): Use of farm dams as frog habitat in an Australian agricultural landscape: factors affecting species richness and distribution. *Biological Conservation* 102: 155–169.
- Hecnar, S. & M'Closkey, R. (1996): Amphibian species richness and distribution in relation to pond water chemistry in southwestern Ontario, Canada. *Freshwater Biology* 36: 7–15.
- Herrmann, H.L., Babbitt, K.J., Baber, M.J. & Congalton, R.G. (2005): Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biological Conservation* 123: 139–149.
- Hoff, K.S., Blaustein, A.R., McDiarmid, R.W. & Altig, R. (1999) Behaviour: interactions and their consequences. In: *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae* (Eds R.W. McDiarmid & R. Altig), pp. 215–239. University of Chicago Press, Chicago.
- Hubbell, S.P. (2001): *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Iop, S., Caldart, V.M., Santos, T.G. & Cechin, S.Z. (2012): What is the role of heterogeneity and spatial autocorrelation of ponds in the organization of frog communities in southern Brazil? *Zoological Studies* 51: 1094–1104.
- IUCN- Conservation International, NatureServe (2008): Global amphibian assessment. <http://www.globalamphibians.org>
- Johnson, P.T.J., Chase, J.M., Dosch, K.L., Gross, J.A., Hartson, R.B., Larson, D.J., Sutherland, D.R. & Carpenter, S.R. (2007): Aquatic eutrophication promotes pathogenic infection in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 15781–15786.
- Karraker, N.E. & Gibbs, J.P. (2009): Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: a case study of vernal pools and beaver ponds. *Biological Conservation* 142: 2293–2302.
- Keller, A., Rödel, M.O., Linsenmair, K.E. & Grafe, T.U. (2009): The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 305–314.
- Kern, M.M., Nassar, A.A., Guzy, J.C. & Dorcas, M.E. (2013): Oviposition site selection by spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*) in an isolated wetland. *Journal of Herpetology* 47: 445–449.

- Kiesecker, J.M. (2002): Synergism between trematode infection and pesticide exposure: a link to amphibian limb deformities in nature? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 9900–9904.
- Kiesecker, J.M., Blaustein, A.R. & Belden, L.K. (2001): Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 410: 681–684.
- Knutson, M.G., Sauer, J.R., Olsen, D.A., Mossman, M.J., Hemesath, L.M. & Lannoo, M.J. (1999): Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, United States of America. *Conservation Biology* 13: 1437–1446.
- Laan, R. & Verboom, B. (1990): Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biological Conservation* 54:251–262.
- Landeiro, V.L., Bini, L.M., Melo, A.S., Pés, A.M.O. & Magnusson, W.E. (2012): The roles of dispersal limitation and environmental conditions in controlling caddisfly (Trichoptera) assemblages. *Freshwater Biology* 57: 1554–64.
- Legendre, P. (1993): Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659–1673.
- Leibold, M. A. & M. A. Mcpeek, (2006): Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399–1410.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, F., Holt, R.D. Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004): The meta-community concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Leuven, R.S.E.W., Den Hartog, C., Christiaans, M.M.C., Heijligers, W.H.C. (1986): Effects of water acidification on the distribution pattern and the reproductive success of amphibians. *Experientia* 42: 495–503.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter & H. Hillebrand (2011): Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 482–491.
- Loyola, R.D., Lemes, P, Brum, F.T., Provete, D.B. & Duarte, L.S. (2014): Clade-specific consequences of climate change to amphibians in Atlantic Forest protected areas. *Ecography* 37: 65–72.
- Maack, R. (2012): *Geografia Física do Estado do Paraná*. 4th Ed. Ponta Grossa, Editora UEPG
- Machado, I.F., Moreira, L.F.B. & Maltchik, L. (2012): Effects of pine invasion on anurans assemblage in southern Brazil coastal ponds. *Amphibia-Reptilia* 33: 227–237.
- Marsh, D.M., Fegraus, E.H. & Harrison, S. (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.
- Marsh, D.M., Rand, A.S. & Ryan, M.J. (2000): Effects of inter-pond distance on the breeding ecology of tungara frogs. *Oecologia* 122: 505–513.
- McKinney, M.L. (2002): Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 52: 883–890.
- Milano, M.S., Rizzi, N.E & Kaniak, V.C. (1986): *Princípios básicos de manejo administração de áreas silvestres*. Instituto de Terras, Cartografia e Florestas, Curitiba, Departamento de Recursos Naturais Renováveis 56p.
- MMA – Ministério do Meio Ambiente (2000): *Biodiversidade brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade*. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília.

- MMA – Ministério do Meio Ambiente (2002): Avaliação e identificação de áreas e ações prioritárias para a conservação, utilização sustentável e repartição dos benefícios da biodiversidade nos biomas brasileiros. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília.
- Moore, M.K. & Townsend Jr., V.R. (1998): The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in an aquatic predator-prey system. *Oikos* 81: 329–336.
- Moreno-Rueda, G. & Pizarro, M. (2009): Relative influence of habitat heterogeneity, climate, human disturbance, and spatial structure on vertebrate species richness in Spain. *Ecological Reserach* 24: 335–344.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999): The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867–878.
- Oliveira, F.F.R. & Eterovick, P.C. (2009): The role of river longitudinal gradients, local and regional attributes in shaping frog assemblages. *Acta Oecologica* 35: 727–738.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. (2007): Brazil's neglected biome: the South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Parris, K. (2004): Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27:392–400.
- Parris, K.M. & Lindenmayer, D.B. (2004): Evidence that creation of a *Pinus radiata* plantation in southeastern Australia has reduced habitat for frogs. *Acta Oecologica* 25: 93–101.
- Pierce, B.A. (1985): Acid tolerance in amphibians. *Bioscience* 35: 239–243.
- Pillsbury, F.C. & Miller, J.R. (2008): Habitat and landscape characteristics underlying anuran community structure along an urban rural gradient. *Ecological Applications* 18: 1107–1118.
- Pough, F.H. (1976): Acid precipitation and embryonic mortality of spotted salamanders, *Ambystoma maculatum*. *Science* 192: 68–70.
- Prado, V.H.M. & Rossa-Feres, D.C. (2014a): Multiple determinants of anuran richness and occurrence in an agricultural region in southeastern Brazil. *Environmental Management* 53: 823–837.
- Prado, V.H.M. & Rossa-Feres, D.C. (2014b): The influence of niche and neutral processes on a
- Provete, D.B., Gonçalves-Souza, T., Garey, M.V., Martins, I.A., Rossa-Feres, D.C. (2014): Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia* 734: 69–79.
- Punchi-Manage, R., Wiegand, T., Wiegand, K., Getzin, S., Gunatilleke, C.V.S. & Gunatilleke, I.A.U.N. (2014): Effect of spatial processes and topography on structuring species assemblages in a Sri Lankan dipterocarp forest. *Ecology* 95: 376–386.
- Qian, H., Wang, X., Wang, S. & Li, Y. (2007): Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography* 30: 471–482.
- Richter, K.O. & Azous, A.L. (1995): Amphibian occurrence and wetland characteristics in the Puget Sound Basin. *Wetlands* 15: 305–312.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993): Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.
- Ricklefs, R.E. (2004): A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1–15.
- Rieger, J.F.E., Binckley, C.A., Resetarits, W.J. & Resetarits Jr., W.J. (2004): Larval performance and oviposition site preference along a predation gradient. *Ecology* 85: 2094–2099.

- Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A. & Hawkins, B.A. (2005): Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28: 65–70.
- Rojas-Ahumada, D.P., Landeiro, V.L. & Menin, M. (2012): Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecol.* 37: 865–73.
- Rubbo, M.J. & Kiesecker, J.M. (2005): Amphibian breeding distribution in an urbanized landscape. *Conservation Biology* 19: 504–511.
- Santos, T.G., Casatti, L. & Rossa-Feres, D.C. (2007): Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia* 97: 37–49.
- Santos, T.G., Iop, S., Alves, S. da Silva. (2014): Anfíbios dos Campos Sulinos: diversidade, lacunas de conhecimento, desafios para conservação e perspectivas. *Herpetologia Brasileira* 2: 51-59.
- Schall, J.J. & Pianka, E. (1978): Geographical trends in the number of species. *Science* 201: 679-686.
- Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.
- Schiesari, L. (2006): Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology* 51: 412–423.
- Schiesari, L., Peacor, S.D. & Werner, E.E. (2006): The growth-mortality tradeoff: evidence from anuran larvae and consequences for species distributions. *Oecologia* 149: 194–202.
- Segalla, M.V., Caramaschi, U., Cruz, C.A.G., Grant, T., Haddad, C.F.B., Langone, J.A. & Garcia, P.C.A. (2014): Brazilian amphibians : list of species. *Herpetologia Brasileira* 3: 37–48.
- Semlitsch, R.D. & Bodie, J.R. (1998): Are small, isolated wetlands extendable. *Conservation Biology* 12: 1129–1133.
- Semlitsch, R.D. & Bodie, J.R. (2003): Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology* 17: 1219–1228.
- Semlitsch, R.D. (2000): Principles for management of aquatic-breeding amphibians. *The Journal of Wildlife Management* 64: 615–631.
- Semlitsch, R.D., Peterman, W.E., Anderson, T.L., Drake, D.L. & Ousterhout, B.H. (2015): Intermediate pond sizes contain the highest density, richness, and diversity of pond-breeding amphibians. *PLoS One* 10: e0123055.
- Shulse, C.D., Semlitsch, R.D., Trauth, and K.M. & Williams, A.D. (2010): Influences of design and landscape placement parameters on amphibian abundance in constructed wetlands. *Wetlands* 30: 915–928.
- Silva, F.R., Candeira, C.P. & Rossa-Feres, D.C. (2012a): Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation* 21: 1411–1424.
- Silva, F.R., Gibbs, J.P., Rossa-Feres, D.C. (2011a): Breeding habitat and landscape correlates of frog diversity and abundance in a tropical agricultural landscape. *Wetlands* 31: 1079–1087.
- Silva, F. R. & Rossa-Feres D. C. (2011): Influence of terrestrial habitat isolation on the diversity and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 27: 327–331.
- Silvano, D.L. (2011): Distribuição e conservação de anfíbios do Cerrado em cenários atuais e futuros. Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília. Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas 132p.
- Skelly, D.K. (2001): Distribution of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47: 313–332.
- Skelly, D.K., Freidenburg, L.K. & Kiesecker, J.M. (2002): Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology* 83: 983–992.

- Skelly, D.K., Halverson, M.A., Freidenburg, L.K. & Urban, M.C. (2005): Canopy closure and amphibian diversity in forested wetlands. *Wetlands Ecology Management* 13: 261–268.
- Skelly, D.K., Werner, E.E. & Cortwright, S.A. (1999): Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80: 2326–2337.
- Smith, M.A., & Green, D.M. (2005): Dispersal and the metapopulation in amphibian and paradigm ecology: are all amphibian conservation populations metapopulations ? *Ecography* 28, 110–128.
- Smith, V.H., Joye, S.B. & Howarth: R.W. (2006): Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* 51: 351–355.
- Smith, T.W. & Lundholm, J.T. (2010): Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography* 33: 648–55.
- Soares, C. & Brito, J.C. (2007): Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity Conservation* 16: 1087–1102.
- Stoler, A.B. & Relyea, R.A. (2011): Living in the litter: the influence of tree leaf litter on wetland communities. *Oikos* 120: 862–872.
- Van Buskirk, J. (2005): Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936–1947.
- Vasconcelos, T.S., Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C. & Haddad, C.F.B. (2009): Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87: 699–707.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P., Wilbur, H.M. & Smith, D.C. (1990): Amphibians as harbingers of decay. *BioScience* 40: 418.
- Vos, C.C. & Stumpel, A.H.P. (1996): Comparison of habitat-isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hyla arborea*). *Landscape Ecology* 11: 203–214.
- Wassens, S., Hall, A., Osborne, W. & Watts, R.J. (2010): Habitat characteristics predict occupancy patterns of the endangered amphibian *Litoria raniformis* in flow-regulated flood plain wetlands. *Austral Ecology* 35: 944–955.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K. & Werner, E.E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337–363.
- Wells, K. D., 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.
- Werner, E.E. & Glennemeier, K.S. (1999): Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1: 1–12.
- Werner, E.E., Skelly, D.K., Relyea, R.A. & Yurewicz, K.L. (2007): Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116: 1697–1712.

CAPÍTULO 1

AMPHIBIANS OF GRASSLANDS IN THE STATE OF PARANÁ, SOUTHERN BRAZIL (CAMPOS SULINOS)

LUCAS BATISTA CRIVELLARI, PETERSON TREVISAN LEIVAS, JULIO CÉSAR MOURA LEITE, DARLENE DA SILVA GONÇALVES, CAIO MARINHO MELLO, DENISE DE CERQUEIRA ROSSA-FERES E CARLOS EDUARDO CONTE



Abstract

Amphibian conservation depends on knowledge about species composition and distribution. This emphasizes the need for inventories, especially in poorly sampled areas. This is the case of southern grasslands (*Campos Sulinos*) associated with *Araucaria* forest in the state of Paraná, southern Brazil. We sampled amphibians in 105 environments from 2004 to 2013 using transect sampling, active search and surveys at breeding sites. We found 61 anuran species and two caecilians. This is the first comprehensive list of amphibian species inhabiting grasslands in Paraná. This landscape deserves high conservation priority before these natural grasslands vanish.

Key words: Anura. Regional Pool Diversity. Geographic Distribution. Inventory.

Introduction

Amphibians have a wide variety of life histories strategies, playing important roles in aquatic and terrestrial food webs (Wells, 2007). They are particularly sensitive to environmental changes, due to their morphological and physiological traits, such as a highly permeable skin and complex life cycles (Duellman and Trueb, 1986). As a result, habitat loss, fragmentation, accompanied by microclimatic changes in temperature and humidity, are the main threats to local populations (Cushman, 2006; Becker et al., 2007). Recent research involving Brazilian amphibians has focused on species richness patterns and spatial distributions in poorly sampled regions (e.g., Conte and Rossa-Feres, 2006; Bastazini et al., 2007; Canelas and Bertoluci, 2007; Menin et al., 2008). Nonetheless, many gaps remain to understand the geographic distribution of amphibian species, such as in the grasslands (*Campos Sulinos*) of southern Brazil (reviewed in Santos et al., 2014).

Campos Sulinos are the oldest vegetation formation in southern Brazil formed during the Pleistocene (Behling and Pillar, 2007). Over time, warmer and wetter climates have favored the introgression of patches of forests scattered among grasslands. Together, these grasslands and scattered forests form a natural mosaic landscape (Maack, 2012). The grasslands of the South Brazilian Plateau, which are associated with *Araucaria* forest (Pillar and Vélez, 2010), occur in the states of Paraná, Santa Catarina, and Rio Grande do Sul. This phytophysiognomy is characterized by low hills, well-distributed rainfall throughout the year, average annual temperatures varying between 16 and 22 °C (Nimer, 1990), with eventual frosts and snow in the winter. Grasslands associated with *Araucaria* forest originally comprise approximately 30,000 km² in the state of Paraná (Maack, 2012), and most of it is being converted to agriculture (including forestry with exotic species) and pasture (MMA, 2000). Five distinct units can be recognized: Curitiba Grasslands (1,740 km²), Castro Grasslands (1,290 km²), Campos Gerais Grasslands (19,060 km²), Guarapuava Grasslands (4,135 km²), and Palmas Grasslands (2,350 km²; Maack, 2012).

Information about amphibian species distribution in the grasslands of the state of Paraná (southern Brazil) is scarce. This gap poses difficulties in understanding potential areas of endemism, conservation and taxonomic status of populations, and the human impact on their habitats (Crivellari et al., 2012). Here, we start to fill this knowledge gap by providing a list of amphibians inhabiting grasslands in Paraná, southern Brazil.

Material and Methods

Sampling

We sampled 105 environments, totalizing three rivers, nine permanent and 24 temporary pools, nine marshes, 13 forest transects, 18 streams and 29 ponds using three sampling methods: transection sampling (Jaeger, 1994), survey at breeding site (Scott Jr. and Woodward, 1994), and active search (sensu Conte and Rossa-Feres, 2007). We conducted 10 visits between July 2005 and April 2006 and sampled 15 sites in municipal parks in the city of Curitiba. We sampled 13 sites between September 2010 and March 2011 in seven visits in and near Caxambu State Park (PEC); in Campos Gerais, 12 visits and 52 environments between January 2013 and December 2013 in Vila Velha State Park (VVSP; 16 sites), Guartelá State Park (GSP; 15 sites), Campos Gerais National Park (CNP; 21 sites); nine visits in two periods: November 2001 to January 2002 and January, February, September, October, November and December 2006 and 11 sites in and near Santa Clara State Park (SCSP); 12 visits and 14 sites in Palmas Wildlife Refuge (PWR) between January 2013 and December 2013 (Table 1, Figure 1).

Voucher specimens are housed in the herpetological collections of the Capão da Imbuia Natural History Museum (MHNCI) in Curitiba, Paraná, and in the Department of Zoology and Botany (DZSJRP), State University of São Paulo, São José do Rio Preto, São Paulo, Brazil.

Habitat use

We considered generalists (G) in habitat use those species found in forests, forest edges, and open areas; as forest specialist species (F) those only found in the interior of forest; as open area species (O) those found only in open areas; as forest edge species (FE) those found only in forest and forest edges; and as open edge species (OE) those found in open areas and occasionally in forest edges. Use of habitat was recorded for calling males or amplexant pairs. Species which were recorded a single individual were not assessed for their habitat use.

Results and Discussion

We recorded 63 amphibian species, being 61 anurans and 2 caecilians (Table 2, Figs. 2-9). Morphological and acoustic parameters indicate that 6 taxa may represent new species (Table 2). Hylidae (N = 30, 48%) was the most species-rich family, followed by Leptodactylidae (14, 22%), Bufonidae (7, 11%), Odontophrynidae (3, 5%), Microhylidae (2, 3%), Caeciliidae (2, 3%), Brachycephalidae, Ranidae, Centrolenidae, Craugastoridae, and Hylodidae, with one species each. We found 21 species were generalist in habitat use, 20 species occurred only in open areas, and 19 species were associated to forest or forest edges (Table 2).

The species found represent 44% of richness known from the state of Paraná (Conte et al., 2010) and 6% of Brazil (Segalla et al., 2012). The highest species richness observed for *Campos Sulinos* of Atlantic Forest domain are mainly due to the location of these grasslands scattered among forest formations present in the Southern Plateau, beyond the ecotone influences of adjacency with other phytophysionomies, likely campos of Pampa on south, and Cerrado savanna formations on north (sensu Overbeck et al., 2007). Probably, due these intermixing vegetation matrix and the variety of water body types herein allows different patterns of habitat use (Conte and Rossa-Feres, 2007), enabling the similar species richness among habitat (21 species of generalist, 19 species of forest and forest edges, 20 species in open areas) as a reflect of these pattern.

Of those species that not yet been formally described or species taxonomically difficult which did not have clear distribution patterns (Table 2). Clearly, both Linnean (taxonomic uncertainty) and Wallacean (distribution uncertainty) shortfalls (Bini et al., 2006) are still a challenge in Brazil and hinder conservation efforts. The lack of taxonomic studies and the recognition of many taxa under a single nominal species may underestimate the diversity of amphibians in Brazil and misinterpretation of ecological patterns and geographical distribution (Conte et al., 2010). This effect is even more worrying considering that the geographic distribution is one of the main criteria used to define the threat status of a species (IUCN, 2012). Thus, the distribution of many species can be over or underestimated. Additionally, many species are classified as “Data Deficient” in regional or national red lists, reflecting the initial stage of knowledge about anurofauna at large part of Brazil (e.g. Garey et al., 2014; Guerra and Bastos, 2014).

Only 19% of the species (N = 12) were found using more than one survey method. A total of 42 species (67%) was found by searching in breeding sites, while only five (8%) species were found by active search, and four (6%) by transect method (Table 2). Clearly more species are found via by searching in breeding sites (Armstrong and Conte, 2010: 84%, rain forest; Bernarde et al., 2013: 66%, Amazon; Santos et al., 2009: 100%, semideciduous forest; Conte and Rossa-Feres, 2007: 84%, Araucaria forest; Conte et al., 2013: 80%, Cerrado). Nonetheless, for a more complete record, other methods must also be used (Conte and Rossa-Feres, 2007; Silva, 2010), especially for species that reproduce away from typical bodies of water (e.g., *Adenomera nana* and *Ischnocnema henselii*) or bromeliads (e.g., *Melanophryniscus alipioi* and *M. vilavelhensis*), as well as cryptic and fossorial species (*Microcaecilia* sp. and *Siphonops paulensis*).

While many species are widely distributed (Frost, 2014), more than 70% occur in less than 14% (N = 15) of the sampled environments (Figure 10), with several found in two or fewer (e.g., *Melanophryniscus alipioi*, *Phyllomedusa rustica*, *Hypsiboas pulchellus*, *Trachycephalus dibernardoi*, *Haddadus binotatus*, and *Pseudis cardosoi*; Table 2, Figure 10).

It is known amphibians exhibited habitat restrictions with respect to breeding sites (Cardoso et al., 1989; Haddad and Prado, 2005), and dispersal ability limited (Gibbs, 1998; Smith and Green, 2005). These peculiarities of amphibians emphasize the importance of protected areas, especially because loss of habitat is the main conservation problem for amphibians in Brazil (Silvano and Segalla 2005). Varieties of human activities, such as pasture and agriculture, as well as for pine and eucalyptus plantations (Overbeck et al., 2007; Machado et al., 2012) also, generate fragmentation and habitat split (sensu Becker et al., 2007). Because grasslands are favored for agriculture and pasture, they are especially fragile in terms of conservation, yet also receive little attention (Overbeck et al., 2007). Thus, protection is urgent, especially for relicts of Atlantic Forest mixed with grasslands, as conducted by the National Action Plan for the Conservation of Amphibians and Reptiles in Southern Brazil (BRASIL 2012, Portaria Nº 25).

We also report the expansion of distribution of two species, being the first records outside their type localities. *Melanophryniscus vilavelhensis* was previously restricted to the Vila Velha State Park (Table 1, Figure 1), in central-east Paraná (Steinbach-Padilha, 2008). However, we found this species in the Guartelá State Park (Table 1, Figure 1), which extended its distributions by 80 km towards the northwest. Considering the scale of our sampling effort, we suggest that the distribution of this species might be limited to hydrophilic grasslands with phytotelmata (e.g., bromeliads of the genera *Eriocaulon* and *Eryngium*). *M. vilavelhensis* calls only at night (Steinbach-Padilha, 2008); in contrast to other *Melanophryniscus* species that call during daylight and reproduce in temporary bodies of water (Maneyro et al., 2008). *Melanophryniscus alipioi*, was found in the Campos Gerais National Park, central-eastern Paraná (Table 1, Figure 1), about 110 km away from the Serra do Capivari to which it was restricted previously (Langone et al., 2008). We found *M. alipioi*

calling in a tank bromeliad (*Aechmea* sp.) on the ground. In contrast to previous studies (Langone et al., 2008), males were calling at night from flowering bracts, where egg laying also occurs, within a forest fragment about 500 m from the edge.

Additionally, we made the third record of *L. catesbeianus* in this phytophysiognomy (Conte and Rossa-Feres, 2006; Leivas et al., 2012), and the first in a protected area in the state of Paraná. There is no study determining the impact of exotics species, but several studies indicate that the bullfrog preys on or competes with native species and may be a threat (Boelter and Cechin, 2007; Giovanelli et al., 2007; Both et al., 2011; Boelter et al., 2012; Leivas et al., 2012). At the same time, the bullfrog may be a carrier of the fungus, *Batrachochytrium dendrobatidis*, which is causing amphibian population declines worldwide (Lips et al., 2005), and has been found in the southern Brazilian states of Paraná (Vieira et al., 2012), Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Toledo et al., 2006). This study provided the most comprehensive list of amphibians in grasslands of the state of Paraná, southern Brazil. Our results added key information for the conservation of amphibians in this region and point to the role of the mosaic of grasslands and Atlantic Forest promoting habitat heterogeneity (Conte & Rossa-Feres, 2007) and allowing species coexistence at the regional scale.

References

- Armstrong, C.G., Conte, C.E. (2010): Taxocenose de anuros (Amphibia: Anura) em uma área de Floresta Ombrófila Densa no sul do Brasil. *Biota Neotropica* 10: 1-8.
- Bastazini, C.V., Munduruca, J.F.V., Rocha, P.L.B., Napoli, M.F. (2007): Amphibians from the Restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil: which environmental variables are associated with the anuran composition? *Herpetologica* 63: 459-471.
- Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B., Batista, R.F., Prado, P.I. (2007): Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318: 1775-1777.
- Behling, H., Pillar, V.D. (2007): Late Quaternary vegetation, biodiversity and fire dynamics on the southern Brazilian highland and their implication for conservation and management of modern *Araucaria* forest and grassland ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 243–251.
- Bernarde, P.S., de Albuquerque, S., de Miranda, D.B., Turci, B.L.C. (2013): Herpetofauna da floresta do baixo rio Moa em Cruzeiro do Sul, Acre--Brasil. *Biota Neotropica* 13: 220-244.
- Bini, L. M., Diniz-Filho, J.A.F., Rangel, T.F.L.V.B., Bastos, R.P., Pinto, M.P. (2006): Challenging Wallacean and Linnean Shortfalls: Knowledge Gradients and Conservation Planning in Biodiversity Hotspot. *Diversity & Distributions* 12: 475-482.
- Boelter, R.A., Cechin, S.Z. (2007): Impacto da dieta de ra-touro (*Lithobates catesbeianus* - Anura, Ranidae) sobre a fauna nativa: estudo de caso na região de Agudo - RS – Brasil. *Natureza & Conservação* 5: 45–53.
- Boelter, R.A., Kaefer, I.L., Both, C., Cechin, S.Z. (2012): Invasive bullfrogs as predators in a Neotropical assemblage: What frog species do they eat? *Animal Biology* 62: 397 - 408.
- Both, C., Lingnau, R., Santos-Jr, A.P. dos, Madalozzo, B., Lima, L.P., Grant, T. (2011): Widespread Occurrence of the American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae), in Brazil. *South American Journal of Herpetology* 6: 127–134.
- BRASIL. (2012): PORTARIA Nº 25, 12/Feb/2012, Plano de Ação Nacional para Conservação de Répteis e Anfíbios Ameaçados da Região Sul do Brasil - PAN Herpetofauna do Sul. Diário Oficial da União, Brasília.

- Canelas, A.S., Bertoluci, J. (2007): Anurans of the Serra do Caraça, southeastern Brazil: species composition and phenological patterns of calling activity. *Iheringia* 97: 21-16.
- Cardoso, A.J., Andrade, G.V., Haddad, C.F.B. (1989): Distribuição espacial em comunidades de anfíbios no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 241-249.
- Conte, C.E., Rossa-Feres, D.C. (2006): Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia: Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 162-175.
- Conte, C.E., Rossa-Feres, D.C. (2007): Riqueza e distribuição espaço-temporal de anuros em um remanescente de Floresta com Araucária no sudeste do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 1025-1037.
- Conte, C.E., Nomura, F., Machado, R.A., Kwet, A., Lingnau, R., Rossa-Feres, D.C. (2010): Novos registros na distribuição geográfica de anuros na Floresta com Araucária e considerações sobre suas vocalizações. *Biota Neotropica* 10: 201-224.
- Conte, C.E., Silva, D.R., Rodrigues, A.P. (2013): Anurofauna da bacia do Rio Tijuco, Minas Gerais, Brasil e sua relação com taxocenoses de anfíbios do Cerrado e suas transições. *Iheringia* 103: 280-288.
- Crivellari, L.B., Conte, C.E., Rossa-Feres D.C. (2012): Riqueza de Anfíbios (Amphibia: Anura) dos Campos Gerais. In: *Coletânea de Pesquisas Realizadas nos Parques Estaduais de Vila Velha, do Cerrado e do Guartelá*, p. 85- 97. Carpanezzi, O.T.B., Campos, J.B., Orgs., Curitiba, Instituto Ambiental do Paraná.
- Cushman, S.A. (2006): Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. *Biological Conservation* 128: 231-240.
- Duellman, W.E., Trueb, L. (1986): *Biology of Amphibians*. New York, McGraw-Hill.
- Frost, D.R. (2014): *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.6 (9 January 2013). Electronic Database. Available at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Last accessed on: 21 May 2014.
- Garey, M.V., Provete, D. B., Martins, I.A., Haddad, C. F.B., Rossa- Feres, D.C. (2014): Anurans from the Serra da Bocaina National Park and surrounding buffer area, southeastern Brazil. *Check List* 3: 574–582.
- Gibbs, J.P. (1998): Amphibian movements in response to forest edges, roads, and streambeds in Southern New England. *Journal of Wildlife Management* 62: 584–589.
- Giovanelli, J.G.R., Haddad, C.F.B., Alexandrino, J. (2007): Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil. *Biological Invasions* 10: 585–590.
- Guerra, V.B., Bastos, R. (2014): Anurans from a Cerrado-Atlantic Forest ecotone in Campos Gerais region, southern Brazil. *Check List* 3: 574–582.
- IUCN, (2012): *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012.2 Eletronic Database. Available at: <http://www.iucnredlist.org>. Last accessed on: 15 April 2012.
- 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: 207-217.
- Jaeger, R.G. (1994): Transect sampling. In: *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*, p. 103–107. Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.A.C., Foster, M.S., Eds., Washington, Smithsonian Institution Press.
- Langone, J.A., Segalla, M.V., Bornschein, M., O. de Sá, R. (2008): A new reproductive mode in the genus *Melanophryniscus* Gallardo, 1961 (Anura: Bufonidae) with description of a new species from the state of Paraná, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 1: 1-9.

- Leivas, P.T., Leivas, F.W.T., Moura, M.O. (2012): Diet and trophic niche of *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura). *Zoologia* 29: 405–412.
- Lips, K.R., Burrowes, P.A., Mendelson, J.R. Parra-Olea, G.(2005): Amphibian Population Declines in Latin America: A Synthesis. *Biotropica* 2: 222–226.
- Maack, R. (2012): Geografia Física do Estado do Paraná. 4th Ed. Ponta Grossa, Editora UEPG.
- Machado, I.F., Moreira, L.F.B., Maltchik, L. (2012): Effects of pine invasion on anurans assemblage in southern Brazil coastal ponds. *Amphibia-Reptilia* 33: 227-237.
- Maneyro, R., Naya, D.E., Baldo, D. (2008): A new species of *Melanophryniscus* (Anura, Bufonidae) from Uruguay. *Iheringia* 98: 189-192.
- Menin, M., Waldez, F., Lima, A.P. (2008): Temporal variation in the abundance and number of species of frogs a forest in Central Amazonia, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 3: 68-81.
- MMA (2000): Biodiversidade Brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da mata atlântica e campos sulinos. Brasília, Conservation International do Brasil, Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, SEMAD/Instituto Estadual de Florestas-MG.
- Nimer, E. 1990. Clima. In: Geografia do Brasil: Região Sul, p. 151- 187. Rio de Janeiro, IBGE.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R., Forneck, E.D. (2007): Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101-116.
- Pillar.V.P., Vélez, E. (2010): Extinção dos Campos Sulinos em Unidades de Conservação: um Fenômeno Natural ou um Problema Ético? *Natureza & Conservação* 8: 84-86.
- Santos, T.G., Vasconcelos, T.S., Rossa-Feres, D.C., Haddad, C.F.B. (2009): Anurans of a seasonally dry tropical forest: Morro do Diabo State Park, São Paulo state, Brazil. *Journal of Natural History* 43: 973-993.
- Santos, T.G., Iop, S., Alves, S. da Silva. (2014): Anfíbios dos Campos Sulinos: diversidade, lacunas de conhecimento, desafios para conservação e perspectivas. *Herpetologia Brasileira* 2: 51-59.
- Scott JR., N.J., Woodward, B.D. (1994): Surveys at breeding sites. In: *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*, p. 84-92. Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L. A.C., Foster, M.S. Eds., Washington, Smithsonian Institution Press.
- Segalla, M.V., Caramaschi, U., Cruz, C.A.G., Garcia, P.C.A., Grant, T., Haddad, C. F.B., Langone, J. (2012): Brazilian amphibians – List of species. Accessible at <http://www.sbherpetologia.org.br>. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Last accessed on 20 January 2014.
- Silva, R.S. (2010): Evaluation of survey methods for sampling anuran species richness in the Neotropics. *South American Journal of Herpetology* 5: 212-220.
- Silvano, D.L., Segalla, M.V. (2005): Conservation of Brazilian Amphibians. *Conservation Biology* 3: 653-658.
- Smith, M.A., Green, D.M. (2005): Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28: 110-128.
- Steinbach-Padilha, G.C. (2008): A new species of *Melanophryniscus* (Anura, Bufonidae) from the Campos Gerais region of southern Brazil. *Phyllomedusa* 7: 99-108.
- Toledo, L.F., Britto, F.B., Araujo, O.G.S., Giasson, L.M.O., Haddad, C.F.B. (2006): The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology* 1: 185-191.

- Vieira, C.A., Almeida, C.H.L.N., Lambertini, C., Leite, D.S., Toledo, L.F., (2012): First record of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Paraná, Brazil. Herpetological Review 43: 93–94.
- Wells, K.D. (2007): The ecology and behavior of amphibians. Chicago, University of Chicago Press.

TABLES

Table 1. Sampling sites in the grasslands associated with araucaria forest in the state of Paraná, southern Brazil. National Park (NP), State Park (SP), Wildlife Refuge (WR), City Park (CP). *Municipal (City) Parks in Curitiba: Bosque João Paulo II (4.6 ha), Bosque Municipal do Alemão (3.8 ha), Barigui City Park (140 ha), G. Iberê de Mattos City Park (15.20), Iguaçu City Park (177.8 ha), Franchete Rischbieter Botanical Garden (22.49 ha).

Municipality	Conservation Unit	Geographical Coordinates	Area (ha)
Ponta Grossa, Castro, Carambeí	NP dos Campos Gerais	25°.11'S, 49°.93'W	21.288
Ponta Grossa	SP de Vila Velha	25°.25'S, 50°.00'W	3.803
Tibagi	SP do Guartelá	22°.56'S, 50°.25'W	799
Palmas	WR dos Campos de Palmas	26°.55'S, 51°.25'W	16.600
Curitiba	CP	25°.42'S, 49°.27'W	364
Castro	SP do Caxambú	24°.68'S, 50°.00'W	1.040
Candói, Pinhão, Foz do Jordão	SP Santa Clara	25°.70'S, 52°.00'W	632

Table 2. Species of amphibians recorded in areas of grasslands associated with araucaria forest in subtropical portion of Brazil. Sample area: Curitiba City Parks (CCP), Caxambu State Park (CSP), Vila Velha State Park (VVSP), Guartelá State Park (GSP), Campos Gerais State Park, Santa Clara State Park (SCSP), Palmas Grasslands Wildlife Refuge (PWR). Distribution pattern: Ample (A), Atlantic Forest (AF), Mixed Rain Forest (RF), New species (NEW), Taxonomic difficulties (TAX). Habitat: Generalist (GE), Forest (F), Open (O), Forest Edge (FE), Open Edge (OE). Type of survey: Transect (T), Active search (A), Breeding sites (B).

Taxonomic Unit	Distribution	Habitat	Survey Type	CCP	CSP	VVSP	GSP	CGSP	SCSP	PWR
ORDEM ANURA										
Família Brachycephalidae										
<i>Ischnocnema henselii</i> (Peters, 1872)	AF	F	T	-	1	1	1	1	1	1
Família Bufonidae										
<i>Rhinella abei</i> (Baldiessa, Caramaschi & Haddad, 2004)	AF	GE	A, B, T	1	1	1	1	1	-	-
<i>R. henseli</i> (A. Lutz, 1934)	RF	GE	B	-	-	-	-	-	1	-
<i>R. icterica</i> (Spix, 1824)	A	OE	A, B, T	1	-	-	-	1	1	1
<i>Melanophryniscus</i> sp.1 (gr. tumifrons)	TAX	O	A, B	-	-	1	-	-	-	-
<i>Melanophryniscus</i> sp.2 (gr. tumifrons)	NEW	F	B	-	-	-	-	-	-	1
<i>M. vilavelhensis</i> Steinbach-Padilha, 2008	RF	O	B	-	-	1	1	-	-	-
<i>M. alipioi</i> Langone, Segalla, Bornschein & de Sá, 2008	AF	F	T	-	-	-	-	1	-	-
Família Centrolenidae										
<i>Vitreorana uranoscopa</i> (Müller, 1924)	AF	F	B	-	1	-	-	1	1	-

Tabela 1: continua

Tabela 1: continuação

Taxonomic Unit	Distribution	Habitat	Survey Type	CCP	CSP	VVSP	GSP	CGSP	SCSP	PWR
Família Centrolenidae										
<i>Vitreorana uranoscopa</i> (Müller, 1924)	AF	F	B	-	1	-	-	1	1	-
Família Craugastoridae										
<i>Haddadus binotatus</i> (Spix, 1824)	A	F	A, B	-	-	-	-	1	-	-
Família Odontophrynidae										
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril & Bibron, 1841)	A	GE	A, B, T	-	1	1	1	1	1	1
<i>Proceratophrys brauni</i> Kwet & Faivovich, 2001	RF	OE	B	-	-	1	1	-	1	1
<i>P. boiei</i> (Wied-Neuwied, 1825)	AF	F	A, B, T	1	1	-	-	1	-	-
Família Hylodidae										
<i>Crossodactylus</i> cf. <i>caramaschii</i>	TAX	F	B	-	1	-	1	1	-	-
Família Hylidae										
<i>Aplastodiscus albosignatus</i> (A. Lutz & B. Lutz, 1938)	AF	FE	B, T	1	1	1	1	1	-	-
<i>A. perviridis</i> A. Lutz in B. Lutz, 1950	A	GE	B, T	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bokermannohyla circumdata</i> (Cope, 1871)	AF	F	B	-	-	-	1	1	-	-

Tabela 1: continua

Tabela 1: continuação

Taxonomic Unit	Distribution	Habitat	Survey Type	CCP	CSP	VVSP	GSP	CGSP	SCSP	PWR
<i>Dendropsophus microps</i> (Peters, 1872)	AF	FE	B	1	1	1	-	1	-	-
<i>D. minutus</i> (Peters, 1872)	A	GE	B	1	1	1	1	1	1	1
<i>D. sanborni</i> (Schmidt, 1944)	A	GE	B	-	1	1	-	1	-	1
<i>Hypsiboas albopunctatus</i> (Spix, 1824)	A	OE	B	-	1	1	1	1	1	-
<i>H. bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	AF	GE	B	1	1	1	1	1	-	1
<i>Hypsiboas</i> cf. <i>stellae</i>	TAX	OE	B	-	-	-	1	-	1	1
<i>H. caingua</i> (Carrizo, 1991 “1990”)	A	O	B	-	-	-	-	-	1	-
<i>H. faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	A	GE	A, B, T	1	1	1	1	1	1	1
<i>H. leptolineatus</i> (P.Braun & C. Braun, 1977)	RF	OE	A, B, T	-	-	-	-	-	1	1
<i>H. prasinus</i> (Burmeister, 1856)	AF	GE	B	1	1	-	1	1	1	1
<i>H. pulchelus</i> (Duméril & Bibron, 1841)	A	A	B	-	-	-	-	-	-	1
<i>Phyllomedusa distincta</i> A. Lutz in B. Lutz, 1950	AF	FE	B	-	-	-	-	1	-	-
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i> Pombal & Haddad, 1992	AF	GE	B	-	1	1	1	-	1	-
<i>Phyllomedusa rustica</i> Bruschi ¹ , Lucas, Garcia, Recco-Pimentel ¹	NEW	O	B	-	-	-	-	-	-	1

Tabela 1: continua

Tabela 1: continuação

Taxonomic Unit	Distribution	Habitat	Survey Type	CCP	CSP	VVSP	GSP	CGSP	SCSP	PWR
<i>Pseudis cardosoi</i> Kwet, 2000	RF	O	B	-	-	-	-	-	-	1
<i>Scinax aromothyella</i> Faivovich, 2005	A	GE	B	-	1	1	-	-	1	1
<i>Scinax</i> cf. <i>catharinae</i>	TAX	F	B	-	-	-	-	1	1	-
<i>S. fuscovarius</i> (A. Lutz, 1925)	A	GE	A, B, T	1	1	1	1	1	1	-
<i>S. granulatus</i> (Peters, 1871)	A	GE	A, B, T	-	-	-	-	-	-	1
<i>S. perereca</i> Pombal Jr., Haddad & Kasahara, 1995	AF	GE	B	1	1	1	1	1	1	-
<i>S. rizibilis</i> (Bokermann, 1964)	AF	FE	B	1	1	1	-	1	-	-
<i>Scinax</i> sp. (gr. <i>ruber</i>)	NEW	O	B	-	-	1	1	1	-	-
<i>S. squalirostris</i> (A. Lutz, 1925)	A	OE	B	-	1	1	1	1	1	1
<i>S. uruguayus</i> (Schmidt, 1944)	A	O	B	-	-	-	1	1	-	1
<i>Sphaenorhynchus caramaschii</i> (Toledo, Garcia, Lingnau & Haddad, 2007)	AF	FE	B	-	-	1	-	1	-	-
<i>S. surdus</i> (Cochran, 1953)	RF	FE	B	1	-	-	-	1	-	1
<i>Trachycephalus dibernardoi</i> Kwet & Solé, 2008	RF	F	B	-	-	-	-	1	-	-

Tabela 1: continua

Tabela 1: continuação

Taxonomic Unit	Distribution	Habitat	Survey Type	CCP	CSP	VVSP	GSP	CGSP	SCSP	PWR
Família Leptodactylidae										
<i>Adenomera aff.marmorata</i>	TAX	F	T	-	-	-	-	1	-	-
<i>Adenomera nana</i> (Müller, 1922)	AF	F	T	1	-	-	-	-	-	-
<i>L. fuscus</i> (Schneider, 1799)	A	O	B	-	-	-	1	-	-	-
<i>L. gracilis</i> (Duméril & Bibron, 1841)	A	O	B	-	-	1	1	1	-	
<i>L. cf. latrans</i>	TAX	GE	B	1	1	1	1	1	1	1
<i>L. labyrinthicus</i> (Spix,1824)	A	O	B	-	-	-	1	-	-	-
<i>L. mystacinus</i> (Burmeister, 1861)	A	OE	B	-	-	-	-	-	1	-
<i>L. notoaktites</i> Heyer,1978	AF	GE	B	1	-	-	-	1	-	-
<i>L. plaumanni</i> Ahl, 1936	A	OE	B	-	-	-	-	-	1	1
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	A	GE	A, B, T	1	1	1	1	1	1	1
<i>Physalaemus</i> aff. <i>Gracilis</i>	NEW	GE	A, B, T	-	1	1	1	1	1	1
<i>P. lateristriga</i> (Steindachner, 1864)	AF	FE	B	1	-	-	-	1	-	-
<i>P. nanus</i> (Boulenger,1888)	AF	GE	B	-	-	-	-	1	-	1

Tabela 1: continua

Tabela 1: continuação

Taxonomic Unit	Distribution	Habitat	Survey Type	CCP	CSP	VVSP	GSP	CGSP	SCSP	PWR
<i>Pleurodema cf. bibroni</i>	TAX	?	A, B	-	-	-	-	-	-	1
Família Microhylidae										
<i>Chiasmocleis leucosticta</i> (Boulenger, 1888)	AF	FE	B	-	-	-	1	1	-	1
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	A	O	B	1	-	-	-	-	1	1
Família Ranidae										
<i>Lithobates catesbeianus</i> (Shaw, 1802)	EXO	OE	B	1	-	-	-	-	-	-
ORDEM GYMNOPIHIONA										
Família Caeciliidae										
<i>Microcaecilia</i> sp.	NEW	?	A, B	-	-	-	-	-	1	-
<i>Siphonops paulensis</i> Boettger, 1892	A	?	A, B	-	-	-	1	-	-	-
Total				21	24	26	29	39	27	29

FIGURES

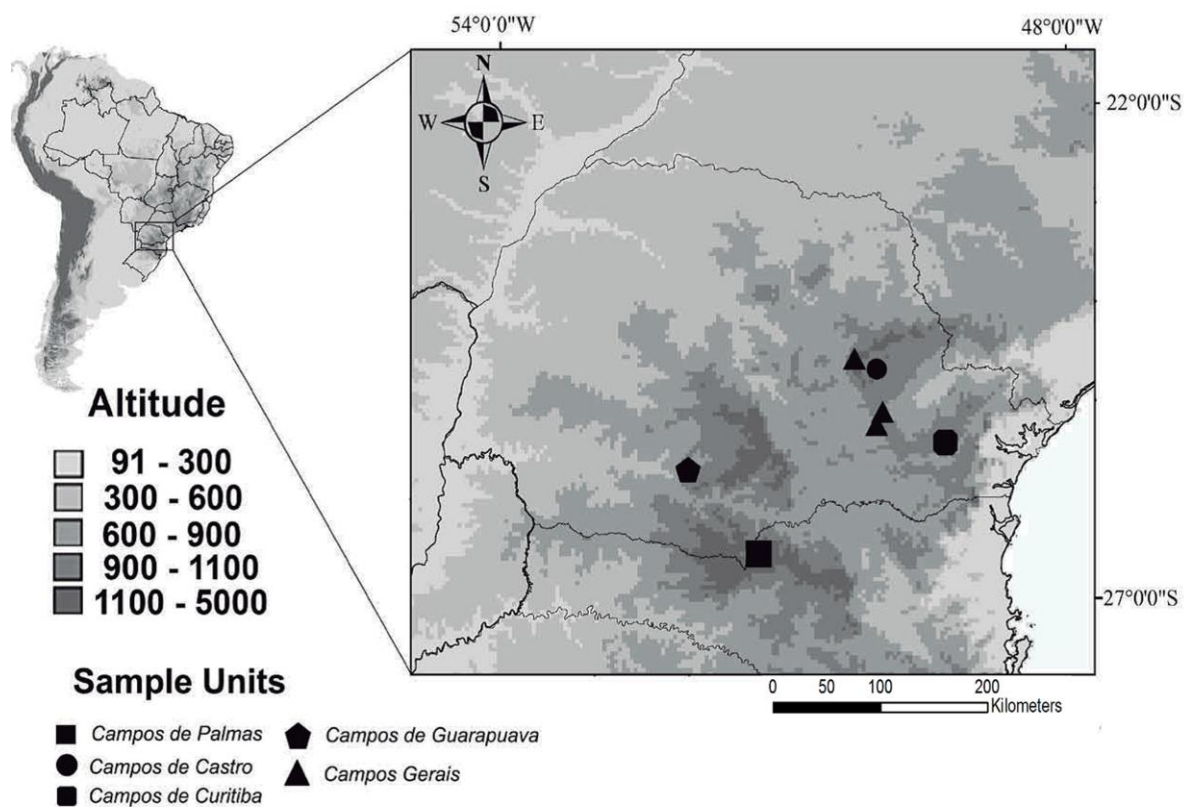


Figure 1. Map of South America showing the state of Paraná and sampling locations.



Figure 2. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil. A. *Ischnocnema henseli*; B. *Rhinella abei*; C. *Rhinella henseli*; D. *Rhinella icterica*; E. *Melanophryniscus* sp.1 (gr. *tumifrons*); F. *Melanophryniscus* sp.2 (gr. *tumifrons*); G. *Melanophryniscus vilavelhensis*; H. *Melanophryniscus alipioi*.



Figure 3. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil. A. *Vitreorana uranoscopa*; B. *Haddadus binotatus*; C. *Odontophrynus americanus*; D. *Proceratophrys brauni*; E. *Proceratophrys boiei*; F. *Crossodactylus* cf. *caramaschii*; G. *Aplastodiscus albosignatus*; H. *Aplastodiscus perviridis*.

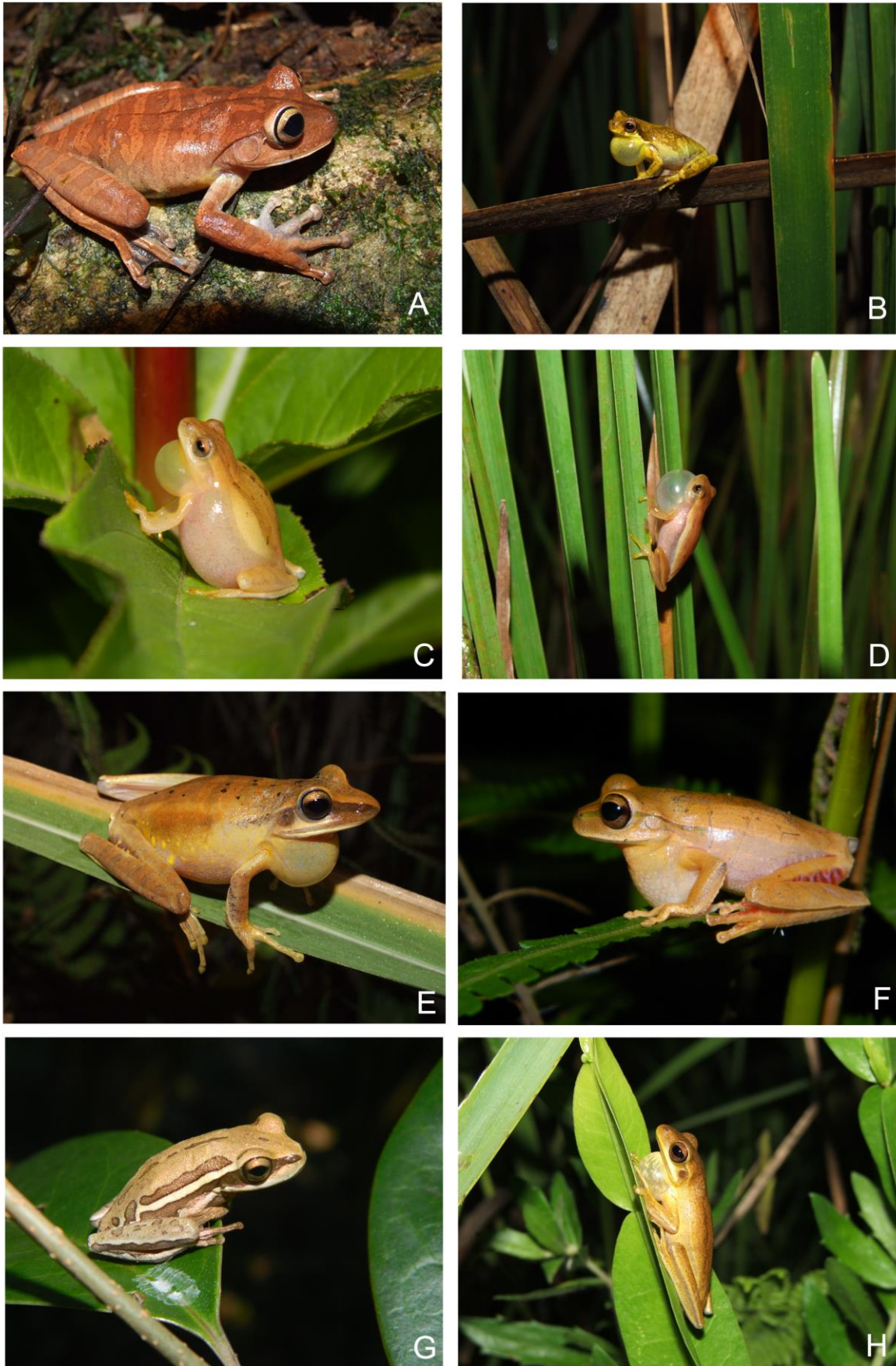


Figure 4. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil. A. *Bokermannohyla circumdata*; B. *Dendropsophus microps*; C. *Dendropsophus minutus*; D. *Dendropsophus sanborni*; E. *Hypsiboas albopunctatus*; F. *Hypsiboas bischoffi*; G. *Hypsiboas* cf. *stellae*; H. *Hypsiboas caingua*.

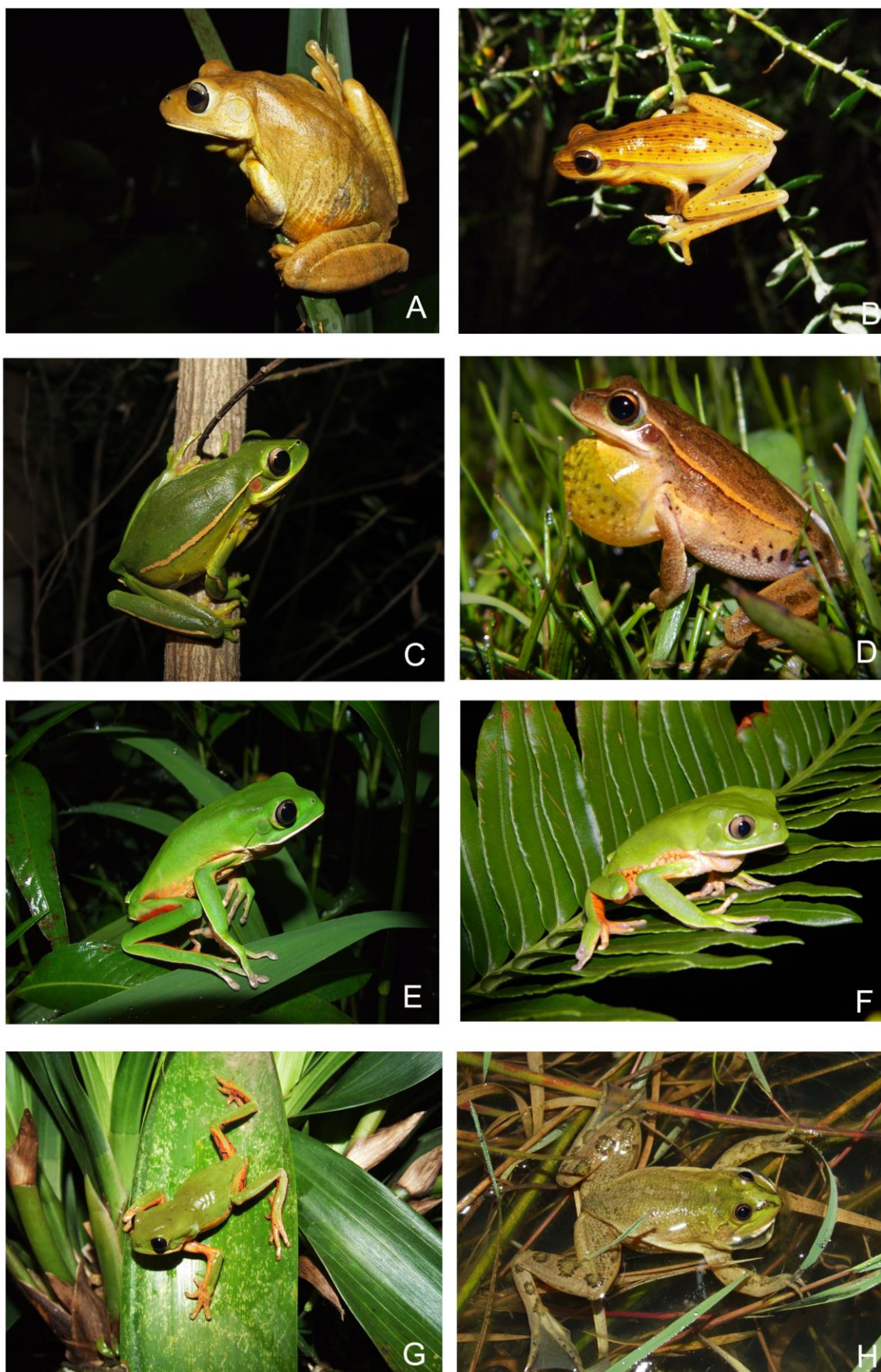


Figure 5. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil. A. *Hypsiboas faber*; B. *Hypsiboas leptolineatus*; C. *Hypsiboas prasinus*; D. *Hypsiboas pulchellus*; E. *Phyllomedusa distincta*; F. *Phyllomedusa tetraploidea*; G. *Phyllomedusa rustica* ; H. *Pseudis cardosoi*.



Figure 6. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil. A. *Scinax aromothyella*; B. *Scinax* sp. (aff. *catharinae*); C. *Scinax fuscovarius*; D. *Scinax granulatus*; E. *Scinax perereca*; F. *Scinax rizibilis*; G. *Scinax* sp. (gr.*ruber*); H. *Scinax squalirostris*.



Figure 7. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil: A. *Scinax uruguayus*; B. *Sphaenorhynchus caramaschii*; C. *Sphaenorhynchus surdus*; D. *Trachycephalus dibernardoi*; E. *Adenomera nana*; F. *Adenomera* sp. (aff. *marmorata*); G. *Leptodactylus fuscus*; H. *Leptodactylus notoaktites*.



Figure 8. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil: A. *Leptodactylus* cf. *latrans*; B. *Leptodactylus labyrinthicus*; C. *Leptodactylus mystacinus*; D. *Leptodactylus gracilis*; E. *Leptodactylus plaumanni*; F. *Physalaemus cuvieri*; G. *Physalaemus* sp. (aff. *gracilis*); H. *Physalaemus lateristriga*.



Figure 9. Amphibian species found in grasslands associated with Atlantic Forest in southern Brazil: A. *Physalaemus nanus*; B. *Chiasmocleis leucosticta*; C. *Elachistocleis bicolor*; D. *Lithobates catesbeianus*; E. *Microcaecilia* sp.; F. *Siphonops paulensis*. Photos by Conte, C.E.

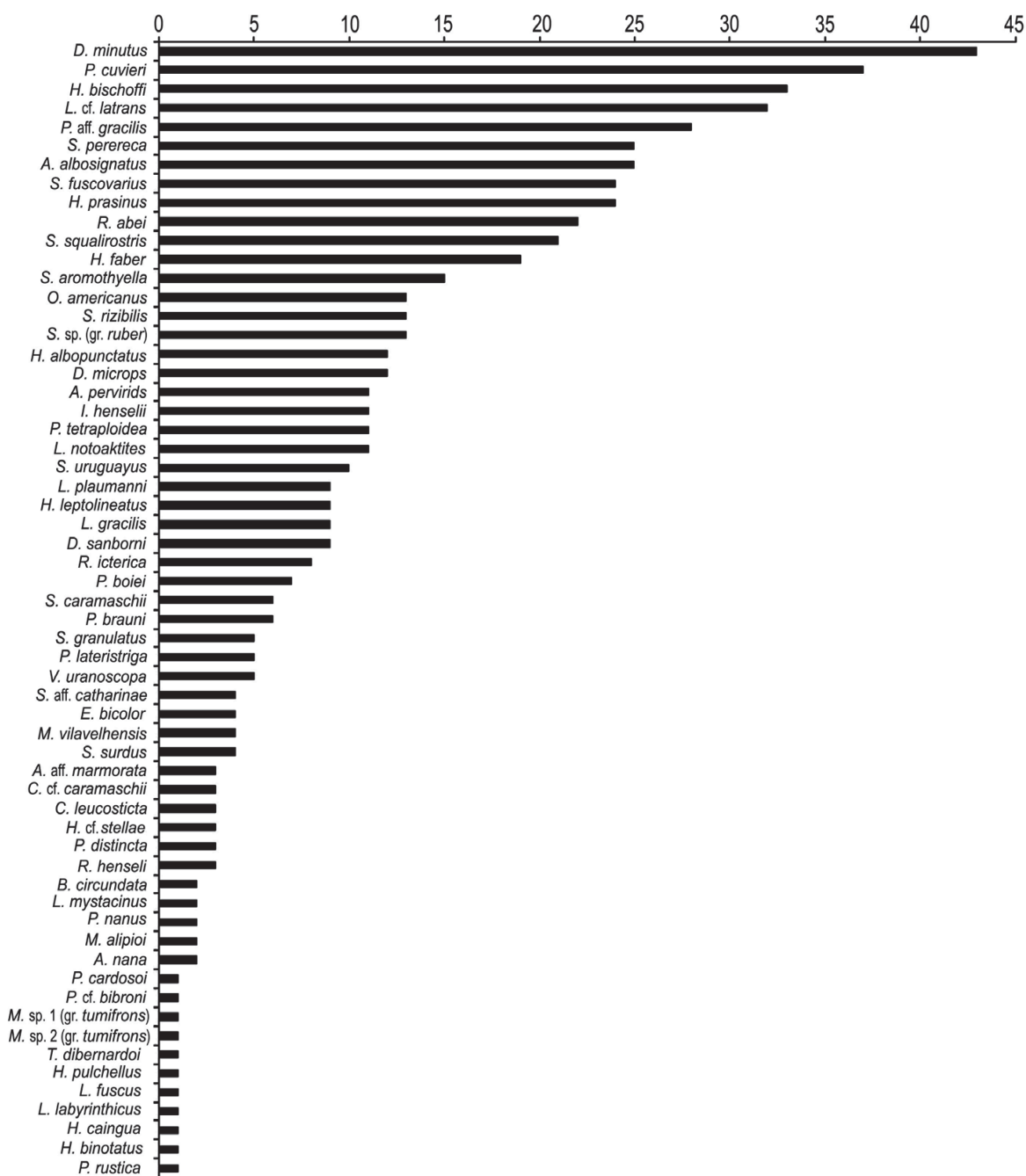


Figure 10. Frequency of occurrence of species.

CAPÍTULO 2

INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE ESTRUTURAL DOS HABITATS E DA PAISAGEM NA DIVERSIDADE TAXONÔMICA E FILOGENÉTICA DE ANUROS DOS CAMPOS ASSOCIADOS À MATA ATLÂNTICA

LUCAS BATISTA CRIVELLARI, LEANDRO DUARTE, ARTHUR BISPO, ANDRÉ ADRIAN PADIAL, CARLOS
EDUARDO CONTE E DENISE CERQUEIRA ROSSA-FERES



RESUMO

Neste estudo nós avaliamos a influência de variáveis ambientais estruturais locais, associadas aos habitats de reprodução e variáveis estruturais regionais, associadas as características da paisagem, na diversidade taxonômica e filogenética de comunidades de anfíbios em paisagem de campos naturais associados a Mata Atlântica. Nós amostramos mensalmente ao longo de um ano, 81 corpos d'água em oito unidades de conservação distribuídas nos estados do Paraná e Santa Catarina. Nós utilizamos modelos lineares generalizados mistos e uma abordagem de inferência multi-modelos para avaliar como variáveis estruturais locais (i.e., área, profundidade e hidroperíodo dos corpos d'água) e regionais (i.e., cobertura e tipo de uso do solo) influenciam os padrões de distribuição da diversidade taxonômica (riqueza de espécies e abundância populacional) e filogenética. Detectamos que a heterogeneidade da vegetação (nas margens e no interior do corpo d'água), a proximidade entre corpos d'água e uma maior equitabilidade na proporção de áreas de campos naturais e de floresta com araucária influenciam positivamente a riqueza de espécies. Em relação a abundância acumulada, o melhor modelo suportado incluiu as variáveis área e heterogeneidade da vegetação (nas margens e no interior do corpo d'água). A diversidade filogenética esteve associada à maior heterogeneidade da vegetação no interior dos corpos d'água, hidroperíodo intermediário e distúrbio antrópico em um raio de 250 m do corpo d'água. Nossos resultados chamam atenção para a necessidade da implementação de uma dinâmica de abordagem em múltiplas escalas para atributos da paisagem e incorporação do componente evolutivo para uma melhor compreensão da influência de diferentes variáveis ambientais estruturais nos padrões de diversidade e distribuição das espécies.

Palavras-chave: Anfíbios. Heterogeneidade Ambiental. Ecologia de Comunidades. Campos da Mata Atlântica.

INTRODUÇÃO

Tradicionalmente, a teoria do nicho ecológico assume que processos determinísticos, como interações entre espécies e ambiente, são decisivos no estabelecimento e distribuição das espécies em uma ampla gama de escalas espaciais (Van der Gucht et al., 2007; Heino & Mykrä, 2008; Vanormelingen et al., 2008). Comunidades biológicas estruturadas desta forma, onde há um forte papel do componente ambiental, foram detectadas em diferentes biomas e grupos taxonômicos, sendo um dos padrões mais comuns de estrutura de comunidades na natureza (Wellborn et al., 1996; Gilbert & Lechowicz, 2004; Leibold et al., 2004; Cottenie, 2005). Fundamentada na teoria do nicho, a hipótese da heterogeneidade ambiental (ver Tews et al., 2004) assume que habitats ou paisagens mais heterogêneas e complexas, suportam um número maior de espécies (MacArthur & MacArthur, 1961; Simpson, 1964). Neste contexto, os padrões de diversidade e distribuição das espécies são fortemente influenciados pelas características do habitat e da paisagem, que por sua vez, vão influenciar a estruturação da comunidade (e.g., Díaz-Paniagua, 1987; Hecnar & M'Closkey, 1996; Wellborn et al., 1996, Parris & Lindenmayer, 2004).

Os anfíbios apresentam diversas particularidades ecológicas, fisiológicas e comportamentais, que tornam sua distribuição estritamente associada a várias características dos habitats de reprodução e a características regionais da paisagem (Richter-Boix et al., 2007; Werner et al., 2007; Keller et al., 2009; Shulze et al., 2010; Hamer & Parris, 2011). Por exemplo, em escala local, as limitações impostas por modos reprodutivos e adaptações a microambientes específicos podem restringir a utilização de um determinado habitat (Eterovick & Sazima, 2000; Haddad & Prado, 2005; Moraes et al., 2007). Já numa escala de paisagem, limitações impostas pela alta sensibilidade a dessecação (Becker et al., 2007, 2009) e baixa capacidade de

dispersão (Gibbs, 1998; Smith & Green, 2005), levam a que características estruturais da paisagem, como disponibilidade de corpos d'água (Vos & Stumpel, 1996; Guerry & Hunter, 2002; Soares & Brito, 2007), tipo de matriz e conectividade (Semlitsch & Bodie, 1998; Semlitsch, 2002; Cushman, 2006; Watling & Donnelly, 2006; Richter-Boix et al., 2007) influenciem o número e identidade das espécies que alcançam um determinado habitat (Watling et al., 2011). Assim, diferentes processos em diferentes escalas espaciais podem atuar de forma simultânea na estruturação das comunidades (Ricklefs, 1987).

Através de um levantamento bibliográfico é possível verificar uma série de variáveis ambientais locais e regionais que influenciam a regulação da diversidade e estruturação de comunidades de anfíbios (Oliveira & Eterovick, 2009; Silva et al., 2011a; Prado & Rossa-Feres, 2014; Provete et al., 2014). A área (Babbitt & Tanner, 2000; Werner et al., 2007; Silva et al., 2011a), a profundidade (Peltzer & Lajmanovich, 2004; Ximenez et al., 2014), a heterogeneidade da vegetação nas margens (Oliveira & Eterovick, 2009; Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2012a) e no interior do corpo d'água (Díaz-Paniagua, 1987; Egan & Paton, 2004; Kopp et al., 2006; Purrenhage & Boone, 2009; Shulse et al., 2010; Hamer & Parris, 2011; Silva et al., 2011a; Provete et al., 2014) tem uma relação positiva com a diversidade de espécies e com a abundância populacional. O hidroperíodo (Snodgrass et al., 2000; Babbitt et al., 2003; Weyrauch & Grubb, 2004; Babbitt, 2005; Karraker & Gibbs, 2009; Prado & Rossa-Feres, 2014; Semlitsch et al., 2015) é um gradiente cujos extremos tem efeito negativo sobre a diversidade de anfíbios (Prado & Rossa-Feres, 2014). Entre as características da paisagem, a configuração espacial dos habitats de reprodução associada a menor distância em relação a outras poças com presença de anfíbios (Dickman, 1987; Laan & Verboom, 1990; Vos & Stumpel, 1996; Semlitsch & Bodie, 1998; Marsh et al., 1999, 2000; Burne & Griffin, 2005), menor distância em relação ao fragmento florestal mais próximo (Herrmann et al., 2005; Becker et al., 2007; Silva & Rossa-Feres, 2011b), maior superfície de água como *proxy* de habitats disponíveis para reprodução (Soares & Brito, 2007), maior produtividade (Rodríguez et al., 2005) podem estar associados a maior diversidade de espécies. Adicionalmente, a composição, extensão e arranjo espacial dos elementos que compõem a paisagem (Gascon et al., 1999; Knutson et al., 1999; Atauri & Lucio, 2001; Van Buskirk, 2005; Babbitt et al., 2009; Moreno-Rueda & Pizarro, 2009; Bickford et al., 2010; Shulse et al., 2010) também podem influenciar nos padrões de distribuição da diversidade e na determinação da composição de espécies nas comunidades locais.

Ademais, como os anfíbios são estritamente associados às características e condições ambientais (Wells, 2007); a heterogeneidade ambiental e seus diferentes gradientes e *trade-offs* gerados podem ter implicações evolutivas importantes em relação a especialização ecológica e uso de habitats (necessidade de adaptação a condições ecológicas locais gerando assim maior isolamento reprodutivo; Hubert et al., 2015), que interagem junto a processos evolutivos (e.g., diversificação das linhagens), e influenciam os padrões de distribuição das espécies (Cavender-Bares, 2009). Neste contexto, pode se esperar que processos ecológicos (i.e., interação das espécies com o ambiente) possam selecionar diferentes linhagens dentro de um *pool* regional e, portanto, processos contemporâneos relacionados as características da paisagem (i.e., uso de solo) e/ou a características dos habitat de reprodução possam estar associados ao acúmulo de linhagens ao longo de uma paisagem regional. Deste modo, a avaliação de como processos ecológicos e evolutivos interagem pode gerar um grande avanço na compreensão dos padrões de distribuição das espécies.

Embora existam hipóteses filogenéticas robustas para o grupo (e.g., Frost et al., 2006; Pyron & Wiens, 2011; Pyron, 2014), não temos conhecimento de estudos que investigaram a influência de variáveis ambientais estruturais dos habitats de reprodução e de características da paisagem sobre a história evolutiva (i.e., diversidade filogenética) de metacomunidade de anfíbios em ecossistemas subtropicais. Em nosso conhecimento, estudos que contemplam aspectos evolutivos nos processos de estruturação e montagem de

comunidades de anfíbios são raros e desenvolvidos em escalas macroecológicas (e.g., Silva et al., 2012b; Duarte et al., 2014; Loyola et al., 2014; Ernst et al., 2012) ou escalas muito pequenas, como microhabitats (Eterovick et al., 2010).

Portanto, nosso objetivo com o presente estudo foi avaliar e detectar quais variáveis ambientais estruturais influenciam a distribuição da diversidade dos anfíbios em paisagens subtropicais, buscando responder duas perguntas centrais: (1) Quais variáveis ambientais estruturais locais e regionais influenciam a diversidade taxonômica (i.e., riqueza de espécies e abundância de indivíduos) e filogenética dos anfíbios? (2) Em qual escala (corpo d'água ou paisagem) as variáveis ambientais influenciam a diversidade de anfíbios e qual delas melhor explica a variação nos padrões da diversidade taxonômica e filogenética? Nós esperamos que em escala local, corpos d'água em áreas abertas com menor cobertura de dossel, com maior área e heterogeneidade de vegetação, com hidroperíodo intermediário e alta concentração de oxigênio dissolvido comportem maior diversidade taxonômica e filogenética de anfíbios. Em escala de paisagem, esperamos que habitats de reprodução menos isolados em relação a outros corpos d'água, mais próximos de fragmentos florestais, e inseridos em paisagem com maior produtividade primária e maior equitabilidade entre elementos naturais (campos naturais e florestas nativa) da paisagem contribuam para gerar um cenário favorável à diversidade de anfíbios em escala regional.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Ambiente amostrado

Os campos subtropicais associados a Mata Atlântica são denominadas Campos de Altitude do Planalto das Araucárias ou Campos de Cima da Serra (Boldrini, 2009). Tal denominação se refere a sua localização geralmente associada a zonas de maior altitude, com cotas superiores a 800 m e pelo fato de estarem intimamente associados à floresta com araucária (Boldrini, 2009). Esta paisagem regional, típica da região sul do Brasil, pode ser caracterizada pela presença de campos naturais entremeados a formações florestais, afloramentos rochosos, matas de galeria e matas de encosta ou fundo de vale que estão associadas aos degraus topográficos denominados “escarpas”, que dividem os planaltos na região sul do Brasil (Maack, 2012).

Os campos subtropicais associados a Mata Atlântica em sua maior extensão exibem um relevo suave ondulado e estão sob a influência predominantemente do tipo climático Cfb (temperado úmido) de Köppen (Vélez et al., 2009; Cruz, 2007). A média anual da temperatura varia entre 16°C a 22°C, e a precipitação média anual entre 1.500 e 2.000 mm, com verões quentes, porém sem estação seca definida, com chuvas bem distribuídas ao longo do ano e possibilidade de geadas e neve durante o inverno (Nimer, 1990).

2.2. Coleta de dados e delineamento amostral

Para representar esta paisagem regional, típica do sul do Brasil, nós selecionamos oito unidades de conservação (UCs; Apêndices 1), distantes entre 7 km e 287 km em linha reta. As UCs representam um gradiente latitudinal Norte-Sul (24° 30'00" a 26°36'36") e longitudinal Leste-Oeste (49°04'00" a 51°42'00") compreendendo uma extensa área de abrangência desta formação fitogeográfica.

Foram amostrados diferentes tipos de corpos d'água; poças temporárias (formadas durante os períodos de alta precipitação), açudes e represas (origem antrópica); lagoas naturais (corpos d'água permanentes), brejos (geralmente associados às áreas de várzea). Nós realizamos 12 visitas mensais, entre o período de janeiro 2013 e dezembro de 2014, e amostramos entre 8 e 14 corpos d'água em cada UC, num total

de 81 corpos d'água. Entre fevereiro de 2013 e janeiro de 2014, amostramos 13 corpos d'água na Área de Proteção Ambiental Serra Dona Francisca (**APAS**), no município de Joinville, estado de Santa Catarina. Entre abril 2013 e março de 2014, amostramos 14 corpos d'água no Parque Nacional dos Campos Gerais (**PNCG**) e entorno, município de Castro, Ponta Grossa e Carambeí, estado do Paraná (doravante: PR); 8 corpos d'água no Parque Estadual de Vila Velha (**PEVV**), no município de Ponta Grossa, PR; 10 corpos d'água no Parque Estadual do Guartelá (**PEGU**), município de Tibagi, PR, e 12 corpos d'água no Refúgio da Vida Silvestre Campos de Palmas (**RFVS**), município de Palmas, PR. No período de agosto 2013 a julho de 2014 amostramos 8 corpos d'água na Floresta Nacional de Irati (**FLOI**), município de Irati, PR, e 8 corpos d'água na Fazenda Experimental Gralha Azul (PUC – Paraná) (**FERG**), município de Fazenda Rio Grande, PR. Durante o período de janeiro a dezembro de 2014, nós amostramos 8 corpos d'água na Floresta Nacional de Pirai do Sul (**FLOP**) e entorno, município de Pirai do Sul, PR.

A riqueza de espécies e a abundância populacional foram determinadas pelo método de amostragem em sítio de reprodução (Scott Jr. & Woodward, 1994), sendo o perímetro de cada corpo d'água percorrido lentamente, e anotados todos os indivíduos avistados e/ou machos em atividade de vocalização. As amostragens foram realizadas no período noturno, entre 18:00h até aproximadamente 0:00h. Foram amostrados em média quatro a cinco corpos d'água por dia. O esforço amostral compreendeu aproximadamente 80 horas por mês, totalizando 960 horas ao longo de um ano. Para minimizar as variações decorrentes do turno de vocalização das espécies, a sequência de amostragem nos diversos corpos d'água diferiu a cada visita (Conte & Rossa-Feres, 2006).

2.3. Variáveis locais

Para postular um conjunto de modelos *a priori*, nós verificamos na literatura quais os principais descritores ambientais relacionados a heterogeneidade estrutural local (habitats de reprodução) e regional (i.e., paisagem) estão associados a maior riqueza de espécies e abundância populacional. Também selecionamos apenas descritores ambientais para os quais existem mecanismos biologicamente plausíveis que explicam sua influência na ocorrência e distribuição das espécies de anfíbios (ver introdução geral).

As variáveis locais (com exceção do hidroperíodo) foram medidas durante inspeção em campo no período entre dezembro de 2013 e janeiro de 2014, quando o maior volume de precipitação e a maior média térmica são registrados na região (Cruz, 2007). Para cada corpo d'água foram medidos os seguintes descritores ambientais (Apêndice 2):

- **Área (ARE)**: o comprimento e a largura foram mensurados e o tamanho extrapolado de acordo com a forma mais aproximada do corpo d'água: elíptica (a = comprimento e b = largura, de tal forma que a área = $a \times b \times \pi$) ou retangular (a = comprimento e b = largura, de tal forma que a área = $a \times b$). Os corpos d'água amostrados em nosso estudo variaram de 43 m² a 18.934 m² de área ($\bar{X}$ = 1.709, $\pm se$ = 2.752).

- **Profundidade do corpo d'água (PRO)**: a profundidade máxima do corpo d'água foi medida em centímetros. Os corpos d'água amostrados variaram em profundidade de 8 a 200 cm ($\bar{X}$ = 104.37, $\pm se$ = 71.47).

- **Hidroperíodo (HID)**: foi categorizado de acordo com o número de meses com presença de água, sendo 1 = corpos d'água efêmeros (retiveram água por até 4 meses), 2 = corpos d'água semipermanentes (retiveram água por períodos entre 4 e 9 meses), 3 = corpos d'água permanentes (retiveram água por períodos superiores a 9 meses).

- **Heterogeneidade da vegetação emergente no interior do corpo d'água (HVI)**: categorizado em relação aos tipos de vegetação registrados (herbácea, macrófitas, arbustiva e arbórea), sendo 1 = nenhum tipo de vegetação, 2 = apenas um tipo de vegetação, 3 = dois tipos de vegetação, 4 = três tipos de vegetação e 5 =

mais de três tipos de vegetação emergente.

- **Porcentagem de área da superfície do corpo d'água com vegetação emergente (PVI):** estimada visualmente.

- **Heterogeneidade de vegetação nas margens dos corpos d'água (HVM):** categorizada em relação aos tipos de vegetação registrados (herbáceo, arbustivo, árvores esparsas, árvores densamente agrupadas), sendo 1 = nenhuma vegetação 2 = apenas um tipo de vegetação, 3 = dois tipos de vegetação, 4 = três tipos de vegetação nas margens e 5 = quatro tipos de vegetação.

- **Cobertura de dossel (COB):** as medidas foram determinadas com um densímetro esférico (Forestry, Jackson, MS, EUA), sendo considerada a média das mensurações efetuadas nos quatro pontos cardeais do corpo d'água (Norte, Sul, Leste, Oeste).

- **Propriedades físico-químicas da água:** ODS = oxigênio dissolvido (Mg/l); PH = potencial hidrogeniônico (pH); COD = condutividade (mS/cm). As medidas foram tomadas com uma sonda multiparâmetros (Horiba U-10), diretamente nos corpos d'água durante a inspeção em campo, a uma distância de um metro da margem.

2.4. Variáveis da paisagem

A fim de avaliar a relação da diversidade de anfíbios com elementos específicos da paisagem adjacente aos corpos d'água, foram determinados *buffers* em escalas de 250 m, 500 m e 1.000 m de raio a partir de cada corpo d'água. Nestes *buffers* foram mensuradas as seguintes características de composição e configuração da paisagem (Apêndices 3-7):

- **Distância até o fragmento florestal mais próximo (DFG),** em metros.
- **Distância até a poça mais próxima ocupada por anuros (DPP),** em metros.
- **Cobertura de água (AGU):** quantidade de superfície de água (área-m²) presente nos *buffers*, como um indicador da disponibilidade de habitats aquáticos para reprodução.
- **Cobertura de campos naturais (CAM):** quantidade de superfície de solo (área em m²) coberta por campos naturais em cada *buffer*.
- **Cobertura de floresta nativa (FOR):** quantidade de superfície de solo (área em m²) coberta por formações florestais nativas em cada *buffer*.
- **Cobertura de área agrícola (CUL):** quantidade de superfície de solo (área em m²) coberta por formações de cultivo agrícola (em sua maioria soja, milho e trigo) em cada *buffer*.
- **Cobertura de área antropizada (ANT):** quantidade de superfície de solo (área em m²) coberta por áreas que sofreram influência antrópica em cada *buffer*, sendo em geral áreas alteradas por desmatamento, assentamento humano, estradas rurais, pequenas vilas.
- **Cobertura de área com reflorestamento de exóticas (REF):** quantidade de superfície de solo (área em m²) coberta por reflorestamento com exóticas, em sua maioria *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*, em cada *buffer*.
- **Produtividade (NDVI):** O NDVI (“*Normalised Difference Vegetation Index*”) é um indicador de atividade fotossintética e está relacionado a biomassa (Lillesand & Kiefer, 2008). As médias de NDVI nos *buffers* nas diferentes escalas espaciais (250/500/1000 m) foram utilizadas como medida de produtividade primária da paisagem (Chust et al., 2003, 2004). Os valores de NDVI variam entre -1 (e.g., habitats com menores biomassas como, por exemplo, campos) e 1 (e.g., habitats com grande produtividade primária como, por exemplo, habitats florestais).

- **Heterogeneidade da paisagem (STD)**: nós utilizamos o desvio padrão do NDVI como uma medida da heterogeneidade da paisagem (Chust et al., 2004).

- **Equitabilidade (EC)**: como a paisagem de campos naturais tem originalmente uma distribuição fragmentada (campos naturais entremeados a floresta com araucária), nós criamos uma variável sintética através de um índice de equitabilidade, considerando as proporções relativas destas duas formações em cada *buffer*. Grandes valores de equitabilidade indicam proporções equitativas dessas duas fitofisionomias nos *buffers*. Valores pequenos indicam que alguma dessas formações é dominante (O'Neill et al., 1988). Nós geramos esta variável através do índice de equitabilidade:

$$EC = - \sum (p_i \log p_i) / \log n$$

onde “n” é o número de diferentes tipos de cobertura de solo em cada *buffer* (neste caso, campo mais floresta, só campo, só floresta), “ p_i ” é a proporção de tipos de cobertura de solo “i” em cada *buffer* e “ $\log n$ ” o logaritmo natural.

As mensurações da paisagem foram determinadas por interpretação visual e classificação manual de imagens aéreas (escala 1:25.000) do satélite Landsat-8, em resolução espacial de 30×30 m (disponível em <http://www.usgs.gov/>, data de passagem dezembro 2013 e janeiro 2014), no programa computacional ArcGIS 10.1 (ESRI, 2011). As variáveis distância até a poça mais próxima (**DPP**) e distância até o fragmento florestal mais próximo (**DFG**) foram determinadas em imagens aéreas de alta resolução da região, disponíveis no Google Earth (<http://earth.google.com/>).

3. ANALISES ESTATÍSTICAS

Para investigar o efeito da estrutura do habitat e da paisagem sobre a distribuição da riqueza, abundância populacional e diversidade filogenética, nós utilizamos uma abordagem de seleção de modelos e inferência multi-modelos (Burnham & Anderson, 2002). A riqueza de espécies foi definida pelo número total de espécies de anfíbios em cada corpo d'água e a abundância populacional foi determinada pela soma do número de indivíduos em cada corpo d'água ao longo de todo período de amostragem. Nomura et al. (2007) relatam que as estimativas de recaptura de indivíduos que participam de mais de um evento reprodutivo por estação chuvosa, tende a ser menor do que o número de indivíduos que participam de um único evento de reprodução. Além das baixas taxas de recaptura entre eventos de reprodução em uma mesma estação chuvosa ou ao longo do ano, alguns anfíbios podem chegar à metamorfose cerca de dois meses após a eclosão dos ovos e atingir a maturidade sexual em até seis meses (Paiton, 2000; Lampert & Linsenmair, 2002; Richter & Seigel, 2002), o que sugere altas taxas de substituição de indivíduos nos habitats (e.g., Hiert & Moura 2010). Assim, optamos pelo somatório da abundância, pois acreditamos que corresponda a um cenário bastante realista de comunidades de anuros neotropicais.

A diversidade filogenética foi determinada pelo índice de entropia quadrática de Rao, utilizando a função `rao.diversity`, disponibilizada no pacote SYNCSA (Debastiani & Pillar, 2012). Nós adotamos a hipótese filogenética proposta por Pyron (2014), que inclui 3309 espécies (~ 45% de todas as espécies de anfíbios conhecidas). Esta hipótese filogenética baseia-se no sequenciamento de informação de 12 loci (9 genes nucleares e 3 mitocondriais) e está calibrada no tempo em escala de milhões de anos (ver Pyron & Wiens, 2011). No entanto, algumas espécies registradas em nosso estudo não estão incluídas na proposta de Pyron (2014). Entretanto, como os gêneros estão representados, estas espécies foram inseridas manualmente na árvore, com base na substituição por outra do mesmo clado. Na ausência de informação sobre as relações de parentesco das espécies dentro de seus respectivos clados estas foram inseridas como politomias dentro-

gênero. Uma vez que a ausência de informação sobre as relações de parentesco das espécies se encontram somente nos ramos terminais da árvore filogenética e não nas relações basais, a perda de resolução em nossa filogenia não deve interferir no padrão geral (Silva et al., 2014).

Devido a heterogeneidade nas escalas em que as variáveis exploratórias foram mensuradas, e com o objetivo de reduzir o efeito de *outliers* e normalizar os dados, os valores foram transformados pela aplicação de log para variáveis em m², de arco seno para variáveis em porcentagem, e de raiz quadrada para distância até a poça mais próxima e até o fragmento florestal mais próximo (Zuur et al., 2010). Após as transformações, todas as variáveis foram padronizadas em uma mesma escala, com média zero e desvio padrão 1 através da função *standardize*, no pacote *vegan* (Oksanen, 2015). A existência de colinearidade entre as variáveis preditoras foi verificada por meio da análise de fator de inflação da variância (VIF; Zuur et al., 2010), sendo as variáveis com valores de $VIF \geq 3$ consideradas colineares (VIF; Zuur et al., 2010). As variáveis CUL250m, EC250m, HUM500m, HUM1000m foram colineares e, portanto, excluídas das análises *a posteriori*.

Como muitas das variáveis ecológicas exploratórias podem não constituir observações espacialmente independentes (Legendre, 1993; Nekola & White, 1999), ou seja, locais próximos geograficamente podem exibir valores mais semelhantes do que aqueles mais distantes, nós utilizamos a técnica descrita por Diniz-Filho et al. (2003) para avaliar as fontes de autocorrelação espacial nos dados. Nós verificamos estrutura espacial de todas as variáveis exploratórias por meio do teste de Moran's *I* para dez classes de distância, utilizando o pacote *spdep* (Bivand & Piras, 2015). A presença de autocorrelação espacial nos dados pode enviesar as estimativas nos parâmetros dos modelos e aumentar a probabilidade de erro do tipo I, conhecido como falso positivo (Dormann et al., 2007). Nesse caso, variáveis preditoras que não possuem efeito significativo sobre a variável resposta podem passar a apresentar e assim rejeita-se a hipótese nula quando ela é verdadeira. Nós encontramos evidências de estrutura espacial significativa para algumas das variáveis exploratórias, na maior parte em curtas distâncias (Tabelas 1-4). A autocorrelação espacial de algumas destas variáveis ambientais deve-se ao arranjo espacial agrupado dos corpos d'água dentro de cada Unidade de Conservação. Desta forma, devido as variáveis apresentarem dependência espacial, nós optamos pela utilização de Modelos lineares Generalizados Mistos (Dormann et al., 2007; Bolker et al., 2009). Os Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) são uma extensão dos modelos lineares generalizados (GLM), no qual efeitos aleatórios, também podem ser incorporados ao preditor linear, além dos efeitos fixos (Zuur, 2010).

Para cada uma das variáveis resposta (riqueza de espécies, abundância populacional e diversidade filogenética), nós testamos *a priori* o mesmo conjunto de modelos preditivos (41 modelos; Tabelas 5-7), considerando uma distribuição gaussiana e ajustados por máxima verossimilhança, utilizando o pacote *nlme* (Pinheiro et al., 2015). Adicionalmente, os modelos que continham as variáveis hidroperíodo, área e profundidade foram avaliados em termos lineares e quadráticos. A possibilidade de distribuições não lineares ao longo do gradiente de tempo em que a poça reteve água (i.e., hidroperíodo e área) é sugerida por estudos que mostram que certos anfíbios são mais abundantes em corpos d'água com hidroperíodo intermediário (Van Buskirk, 2005; Prado & Rossa-Feres, 2014). Todos os modelos foram checados quanto a dispersão dos dados, através da função *gof*, disponível no pacote *aods3* (Lesnoff & Lancelot, 2013). Para determinar o modelo com melhor ajuste, aquele com as variáveis ambientais que melhor explicam a distribuição da riqueza de espécies nos 81 corpos d'água, nós ranqueamos os modelos preditivos através do Critério de Informação de Akaike Corrigido para pequenas amostras (AICc), e utilizamos o peso de AICc para avaliar a incerteza entre os modelos (Burnham & Anderson, 2002). O peso de um modelo expressa a força de suporte do modelo em relação a todos os modelos preditivos. Consideramos com baixo poder de suporte os modelos com peso

inferior a 1/8 em relação ao melhor modelo (Burnham & Anderson, 2002). Utilizamos também um teste de aderência a partir de medidas de máxima verossimilhança (*likelihood ratio test*; χ^2) para avaliar a contribuição da cada parâmetro ao modelo (McCullagh & Nelder, 1989). Por fim, o modelo de melhor ajuste, só foi validado após verificarmos a presença de autocorrelação espacial nos resíduos do modelo (Diniz-Filho et al., 2003). Nós também avaliamos se a diversidade filogenética está correlacionada com a riqueza de espécies através da função *rcorr* no pacote Hmisc (Harrell Jr, 2015). Todas as análises foram desenvolvidas no programa computacional R versão 3.2.2 (R Core Team, 2015).

4. RESULTADOS

A abundância total foi de 23.691 indivíduos de 56 espécies pertencentes a cinco famílias de anuros (Tabela 8; Apêndice 8). A riqueza nos corpos d'água variou de duas a 19 espécies ($\bar{x} = 9,18 \pm 2,93$) e a abundância de 7 a 3.332 indivíduos ($\bar{x} = 300,17 \pm 462,20$). A diversidade filogenética variou entre 0,19 e 0,61 ($\bar{x} = 0,36 \pm 0,06$) e foi significativamente correlacionada com a riqueza ($r = 0,51$ $p < 0,001$). A família com maior riqueza de espécies foi Hylidae (N= 35 espécies), sendo *Dendropsophus minutus* a espécie mais ubíqua e abundante com 4.548 indivíduos, tendo sido registrada em 64 corpos d'água (79% das poças). *Adenomera nana* Müller, 1922, *Aplastodiscus ehrhardti* (Müller, 1924), *Bokermannohyla hylax* (Heyer, 1985), *Dendropsophus werneri* (Cochran, 1952), *Hypsiboas albomarginatus* (Spix, 1824), *Hypsiboas pulchellus* (Duméril & Bibron, 1841), *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824), *Melanophryniscus alipioi* Langone, Segalla, Bornschein & de Sá, 2008, *Phyllomedusa rustica* Bruschi, Lucas, Garcia & Recco-Pimentel, *Pseudis cardosoi* Kwet, 2000, *Rhinella henseli* (A. Lutz, 1934), *Scinax perpusillus* (A. Lutz & B. Lutz, 1939), e *Scythrophrys sawayae* (Cochran, 1953) ocorreram no máximo em dois corpos d'água.

4.1 Influência de variáveis ambientais estruturais locais (habitat de reprodução) e regionais (paisagem) na riqueza de espécies

O modelo mais parcimonioso (AICc = 400, WAICc = 0,65) incluiu as variáveis heterogeneidade da vegetação nas margens (teste de máxima verossimilhança, $\chi^2 = 8,79$, $p = 0,003$, graus de liberdade = 1) e no interior do corpo d'água ($\chi^2 = 13,06$, $p = 0,0003$, gl = 1), proximidade entre corpos d'água ($\chi^2 = 4,23$, $p = 0,03$, gl = 1), além de equitabilidade na proporção de áreas de campos naturais e de floresta com araucária em um raio de 1000 m a partir de cada corpo d'água ($\chi^2 = 5,83$, $p = 0,01$, gl = 1) (Tabela 9; Figura 1). Esse modelo explicou 43% da variação total na riqueza de espécies nos 81 corpos d'água amostrados. Nesse sentido, corpos d'água com maior heterogeneidade de vegetação em suas margens, maior heterogeneidade de vegetação em seu interior, com menor grau de isolamento em relação a outros corpos d'água e inseridos em paisagem com maior equitabilidade entre formações de campos naturais e de floresta com araucária abrigaram maior riqueza de espécies nesta paisagem subtropical.

4.2 Influência de variáveis ambientais estruturais locais (habitat de reprodução) e regionais (paisagem) na abundância acumulada de indivíduos

Considerando a abundância populacional, o modelo mais parcimonioso (AICc = 208, WAICc = 0,59) foi o que incluiu as variáveis área (teste de máxima verossimilhança, $\chi^2 = 10,11$, $p = 0,001$, gl = 1), heterogeneidade da vegetação nas margens ($\chi^2 = 3,32$, $p = 0,06$, gl = 1) e no interior do corpo d'água ($\chi^2 = 8,58$, $p = 0,003$, gl = 1) (Tabela 10; Figura 2 A-C). Esse modelo explicou 43% da variação total na abundância populacional nos 81 corpos d'água amostrados. Esse resultado demonstra que corpos d'água com maior área

(m²), maior heterogeneidade de vegetação nas margens e no interior do corpo d'água abrigam maior abundância de indivíduos.

4.3 Influência de variáveis ambientais estruturais locais (habitat de reprodução) e regionais (paisagem) na diversidade filogenética

O modelo preditor da diversidade filogenética mais parcimonioso (AICc = -222, WAICc = 0,63) incluiu as variáveis heterogeneidade da vegetação no interior dos corpos d'água ($\chi^2 = 8,34$, $p = 0,003$, $gl = 1$), hidroperíodo (termo quadrático) ($\chi^2 = 3,86$, $gl = 1$, $p = 0,04$) e distúrbio antrópico em uma escala de 250 m de raio no entorno do corpo d'água ($\chi^2 = 5,04$, $p = 0,02$, $gl = 1$) (Tabela 11; Figura 2 D-F). Este modelo explicou 46% da diversidade filogenética nos corpos d'água. Esse resultado indica que corpos d'água com hidroperíodo intermediário, com maior heterogeneidade de vegetação em seu interior e a presença de distúrbio antrópico em escala de 250 m de raio a partir do corpo d'água apresentaram comunidades com maior diversidade filogenética.

5. DISCUSSÃO

Nossos resultados confirmaram nossa predição que tanto variáveis estruturais dos habitats de reprodução quanto variáveis regionais da paisagem influenciam a estruturação da metacomunidade e a distribuição da diversidade dos anfíbios em paisagem de campos naturais da Mata Atlântica.

Diversos estudos detectaram uma relação positiva da área do corpo d'água com a maior riqueza e abundância de anfíbios em ecossistemas tropicais (e.g., Peltzer & Lajmanovich, 2004; Peltzer et al., 2006; Silva et al., 2011a; Silva et al., 2012a; Iop et al., 2012; Ximenez et al., 2014; Gonçalves et al., 2015). Poças maiores disponibilizam um número maior e mais variado de habitats e microhabitats e são menos susceptíveis a processos dependentes da densidade, favorecendo assim a ocorrência de um número maior de indivíduos e de espécies (Van Buskirk, 2005; Werner et al., 2007). Por exemplo, corpos d'água com maior área podem favorecer a segregação dos indivíduos e diminuir a frequência de interações agonísticas pela disputa de fêmeas e sítios de vocalização, principalmente em relação a espécies territoriais como, por exemplo, *Dendropsophus minutus* (Cardoso & Haddad, 1984) e *Hypsiboas faber* (Martins, 1993).

Adicionalmente, corpos d'água com grande heterogeneidade de vegetação possibilitam maior segregação dos indivíduos nos estratos horizontal e vertical, promovendo um número maior e mais variado de sítios de vocalização (Rossa-Feres & Jim, 2001; Vasconcelos & Rossa-Feres, 2008; Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2012a; Deichmann et al., 2012), de oviposição (Egan & Paton, 2004; Pearl et al., 2005; Kern et al., 2013), bem como de refúgio contra predadores (Madison & Farrand, 1998; Walls, 1995; Kopp et al., 2006). Isso resulta em diminuição da pressão de predação (Kopp et al., 2006; Babbitt & Tanner, 1998) e de competição, devido ao efeito positivo da heterogeneidade, e da qualidade e/ou disponibilidade de recursos (Van Buskirk, 2005; Werner et al., 2007). Além disso, a complexidade estrutural disponibilizada pela maior heterogeneidade de vegetação permite a coexistência de um número maior de espécies e, por atender a diferentes requisitos espécie-específicos e satisfazer diferentes atributos de história de vida, favorece a coexistência e ocorrência de maior diversidade taxonômica (Menin et al., 2005; Vasconcelos et al., 2009; Hazell et al., 2001; Silva et al., 2011, 2012a) e provavelmente, como detectado neste estudo, uma maior diversidade filogenética. Provavelmente, essa relação é mediada pelo fato da heterogeneidade da vegetação satisfazer diferentes atributos de história de vida, comportando espécies com diferentes modos reprodutivos e hábitos (terrácolas e arborícolas) (Menin et al., 2005, 2007; Vonesh, 2001; Silva et al., 2012a; Vasconcelos et al., 2009; Deichmann et al., 2012)..

Outra variável local importante foi o hidroperíodo, que reflete um gradiente de disponibilidade de água ao longo do tempo (Skelly, 2001). Nossos resultados evidenciaram que poças com hidroperíodo intermediário, que retém água por pelo menos 4 meses (Tarr & Babbitt, 2007), influenciam positivamente a diversidade filogenética. Corpos d'água temporários têm maior probabilidade de secarem antes das espécies completarem seu desenvolvimento larval, resultando em maior mortalidade (Wiggins et al., 1980; Denver et al., 1998). Corpos d'água permanentes têm maior probabilidade de serem colonizados por predadores de girinos como, peixes e outros invertebrados aquáticos e assim diminuir as taxas de sobrevivência e o sucesso reprodutivo (Wellborn et al., 1996; Babbitt et al., 2003). Dessa forma, o gradiente de hidroperíodo conduz o pico de diversidade dos anfíbios em direção a corpos d'água com hidroperíodo intermediário (Semlitsch et al., 2015; Prado & Rossa-Feres 2014). Corpos d'água com hidroperíodo intermediário garantem o período de tempo necessário para os girinos se desenvolverem e ainda estão desprovidos, ou possuem menor abundância, de predadores, resultando em uma maior diversidade na fase larval e maior recrutamento de indivíduos nas populações dos adultos (Semlitsch et al., 2015; Karraker & Gibbs, 2009). Não obstante, a composição das espécies em corpos d'água temporários e permanentes são bastante distintas (Semlitsch et al., 2015; Babbitt et al., 2003; Baber et al., 2004). A substituição de espécies ao longo desse gradiente aponta para diferentes adaptações aos diferentes cenários ambientais (temporário vs. permanente; Semlitsch et al., 2015). As diferentes respostas das espécies sugerem que atributos provenientes de características da autoecologia das espécies interagem com o gradiente de hidroperíodo (Haddad et al., 2008; Semlitsch et al., 2015). Como estes atributos refletem adaptações ao uso de habitat, e podem ser filogeneticamente estruturados, nossos resultados suportam a hipótese que o pico de diversidade filogenética alcançado em poças com hidroperíodo intermediário seja consequência da presença de espécies que representam linhagens adaptadas aos extremos desse gradiente (corpos d'água temporário vs. permanentes), e que estão contempladas neste intervalo do gradiente, levando a uma maior diversidade filogenética.

Na escala da paisagem, nós identificamos que o contexto espacial dos corpos d'água em relação a menor distância entre poças com presença de anfíbios, contribuiu para uma maior riqueza de espécies. Paisagens abertas tendem a ser menos previsíveis e estáveis em relação às condições climáticas, devido à intermitência de eventos estocásticos associados a precipitação e temperatura (Inger & Colwell 1977). Adicionalmente, também são palco de perturbações atribuídas ao uso da paisagem pelo homem como, queimadas, pisoteio e pastejo, e roçadas periódicas (Tilman & Downing, 1994; Bencke, 2009). Nesse sentido, esta paisagem é exposta a distúrbios de origem natural e antrópica e susceptíveis a eventos de extinções locais estocásticas e determinísticas (Lynch & Lande, 1993; Chevin et al., 2010). Ao incorporarmos a este cenário uma perspectiva de metapopulações, quanto maior a proximidade e maior o número de habitats ocupados, maior o número de indivíduos disponíveis para reforçar os tamanhos populacionais locais (Brown & Kodric-Brown, 1977; Hanski, 1994b, 1998). Um maior tamanho populacional pode evitar a extinção da população, protegendo-a dos efeitos da estocasticidade demográfica e ambiental. Este mesmo princípio pode ser estendido a uma perspectiva de metacomunidade onde, nesse caso, comunidades mais próximas apresentam maior chance de serem colonizadas e assim, maior riqueza de espécies que comunidades mais isoladas (ver também Hanski, 1994a).

Nossos resultados também evidenciaram uma maior riqueza de espécies positivamente associada a maior equitabilidade na proporção de áreas de campos naturais e de floresta com araucária. A maior equitabilidade na distribuição das manchas dos elementos naturais que compõem esta paisagem deve favorecer tanto a ocorrência de espécies preferencialmente e exclusivas de área aberta (e.g., *Melanophryniscus vilavelhensis*; *Phyllomedusa rustica*), quanto de espécies preferencialmente ou exclusivas de habitats

florestais (e.g., *Adenomera nana*; *Scinax perpusillus*). Adicionalmente, existem também aquelas espécies que necessitam de ambas as formações. Por exemplo, muitas espécies (e.g., *Scinax fuscovarius*; *Hypsobaos faber*) que se reproduzem em ambientes de áreas abertas (e.g., campos naturais) dependem também dos habitats florestais adjacentes para suprir suas diferentes necessidades, como, alimentação, abrigo, estivação (Gonçalves et al., 2015). Os campos naturais associados a floresta com araucária constituem uma paisagem com grande variação topográfica, edáfica e hidrológica, criando um mosaico dinâmico de habitats e disponibilizando, assim, uma ampla variedade de recursos (Bencke, 2009). Com isso, podem ser atendidos requisitos específicos de um número maior de espécies. A maior riqueza de anfíbios resultante da associação direta e proporcional de diferentes formações vegetais é especialmente importante, pois destaca o papel de ecossistemas não florestais que ocupam grande parte do território nacional, como os campos naturais, que apesar de negligenciados em relação as políticas de conservação (Overbeck et al., 2007, 2015) são extremamente valiosos na manutenção e regulação da diversidade regional em paisagens subtropicais.

Por fim, evidenciamos uma associação significativa e positiva entre a diversidade filogenética e a ocorrência de distúrbio antrópico em uma escala de 250 m dos corpos d'água. Esta relação é, em sua maior parte, associada à ocorrência de espécies de microhilídeos nestes ambientes, que certamente contribuem de forma significativa para um aumento da diversidade filogenética por representarem um grupo bastante distinto (Superfamília Ranoidea) em nosso *pool* regional. Ademais, a presença de espécies plásticas, generalistas e com ampla distribuição geográfica no domínio da Mata Atlântica também parece contribuir para este resultado. Ao verificarmos a composição de espécies nas comunidades com grande diversidade filogenética (i.e., $Rao > 0,50$; APA13, PNCG9, FRG1, FG2, FRG12), que apresentam grande peso na performance estatística, verificamos que 80% das 30 espécies que ocorreram nas poças com distúrbio antrópico são generalistas (*sensu* Conte & Rossa-Feres 2005, 2007; Conte, 2010) e, por pertencerem a gêneros diferentes, potencialmente aumentam o valor da diversidade filogenética.

Esse resultado sugere que a alteração da paisagem por atividades antrópicas pode promover a entrada de espécies generalistas (Heyer, et al., 1988; Haddad & Prado, 2005; Haddad & Sazima 1992) elevando a riqueza de espécies e, potencialmente, resultando em um aumento na diversidade filogenética. Um aumento da diversidade de espécies em paisagens heterogêneas devido a maior representatividade de espécies generalistas foi registrado em outros grupos taxonômicos, como aves e mamíferos (ver revisão em Andrén, 1994). No entanto, este panorama remete à uma precaução adicional, uma vez que um aumento nos níveis de distúrbios antrópicos pode elevar a heterogeneidade da paisagem e a riqueza de espécies pela dispersão de espécies generalistas, mas pode significar o desaparecimento de espécies raras ou especialistas.

Adicionalmente, diferentes regimes de distúrbios e seus diferentes níveis de perturbações podem resultar em comunidades com diferentes estados de estabilidade e convergência (Samuels & Drake 1997; Grover & Lawton 1994). Diferentes estados de estabilidade podem ser caracterizados por diferentes pontos de equilíbrio e dependem principalmente da história do sistema ecológico e das perturbações as quais o sistema tem sido exposto (Beisner et al., 2003; Beisner, 2012). Nesse contexto, os diferentes regimes de distúrbios promovidos pelas diferentes atividades antrópicas atuando em sinergia (e.g., cultivo, reflorestamento e urbanização) podem resultar em comunidades com diferentes estágios de sucessão e diferentes pontos de equilíbrio (Shurin et al., 2004; Pardini et al., 2010), promovendo um mecanismo de não-equilíbrio que poderia levar a um aumento da diversidade filogenética. Comunidades de biológicas tendem a apresentar composições de espécies distintas ao longo de seus diferentes estágios de sucessão (Chazdon, 2003; Heyer et al., 1988). Assim, em escala de paisagem devido aos diferentes tipos e níveis de perturbação pode se esperar um mosaico

sucessional de comunidades contemplando composições de espécies distintas contribuindo assim para um aumento nos valores de diversidade filogenética.

Com este estudo foram detectadas as principais variáveis ambientais associadas às diversas facetas da diversidade (riqueza de espécies, abundância de indivíduos, diversidade filogenética) de anuros de campos naturais associados a Mata Atlântica. Empregando uma abordagem em múltiplas escalas, investigando variáveis ambientais estruturais dos habitats de reprodução e regionais associadas a composição e configuração da paisagem, avançamos na compreensão dos fatores e processos reguladores envolvidos na estruturação de comunidades de anfíbios nesta peculiar paisagem da Mata Atlântica. As informações obtidas são importantes para a tomada de decisões em políticas de conservação, como as que já vem sendo realizadas através Plano de Ação Nacional para a Conservação de Anfíbios e Répteis no Sul do Brasil (BRASIL 2012, Portaria Nº 25). Em escala local, sugerimos a conservação de corpos d'água com grandes áreas, semipermanentes, com grande heterogeneidade de vegetação em seu interior e margens, enquanto que em escala regional, corpos d'água menos isolados e inseridos em paisagem com maior equitabilidade entre campos naturais e floresta com araucária devem ser priorizados. O simples fato de se considerar estes critérios pode representar um primeiro passo no sentido de preservar a diversidade de anfíbios nesta paisagem extremamente ameaçada da Mata Atlântica.

6. REFERÊNCIAS

- Andrén, H. (1994): Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Atauri, J.A. & Lucio, J.V. (2001): The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscape. *Landscape Ecology* 16: 147-159.
- Babbitt, K.J., Baber, M.J. & Tarr, T.L. (2003): Patterns of larval amphibian distribution along a wetland hydroperiod gradient. *Canadian Journal Zoology* 81: 1539-1552.
- Babbitt, K.J. & Tanner, G.W. (1998): Effects of cover and predator size on survival and development of *Rana utricularia* tadpoles. *Oecologia* 114: 258-262.
- Babbitt, K.J. & Tanner, G.W. (2000): Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. *Wetlands*, 20: 313-322.
- Babbitt, K.J. (2005): The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 269-279.
- Babbitt, K.J., Baber, M.J., Childers, D.L. & Hocking, D. (2009): Influence of agricultural upland habitat type on larval anuran assemblages in seasonally inundated wetlands. *Wetlands* 29: 294-301.
- Baber, M.J., Fleishman, E., Babbitt, K.J. & Tarr T.L. (2004): The relationship between wetland hydroperiod and nestedness patterns in assemblages of larval amphibians and predatory macroinvertebrates. *Oikos* 107: 16- 27.
- Baldwin, R.F., Calhoun, A.J.K. & Maynadier, P.G. (2006): Conservation planning for amphibian species with complex habitat requirements: A Case Study Using Movements and Habitat Selection of the Wood Frog *Rana sylvatica*. *Journal of Herpetology* 40: 442-453.

- Baldwin, R.F. & Maynadier, P.G. (2009): Assessing threats to pool-breeding amphibian habitat in an urbanizing landscape. *Biology Conservation* 142: 1628–1638.
- Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B., Batista, R.F. & Prado, P.I. (2007): Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318: 1775–1777.
- Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B. & Prado, P.I. (2009): Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conservation Biology* 24: 287–294.
- Beisner, B. (2012): Alternative stable states modelling alternative stable states : A simple example. *Nature Education Knowledge* 3: 1–5.
- Beisner, B., Haydon, D. & Cuddington, K. (2003): Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 376–382.
- Beja, P. & Alcazar, R. (2003): Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: An evaluation using amphibians. *Biological Conservation* 114: 317–326.
- Bencke, G.A. (2009): Diversidade e conservação da fauna dos Campos do Sul do Brasil. In: Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade (eds. V. P. Pillar, S.C. Müller, Z. M. S. Castilhos, A.V.A. Jacques) pp.101 - 121. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bickford, D., Ng, T.H., Qie, L., Kudavidanage, E.P. & Bradshaw, C.J.A. (2010): Forest fragment and breeding habitat characteristics explain frog diversity and abundance in Singapore. *Biotropica* 42: 119–125.
- Bivand, R. & Piras, G. (2015): Comparing implementations of estimation methods for spatial econometrics. *Journal of Statistical Software* 63: 1-36.
- Boldrini, I.I. (2009): Biodiversidade dos Campos do Planalto das Araucárias. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H. & White, J.S.S. (2009): Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 127–135.
- Brasil, Portaria Nº 25 (2012) Plano de Ação Nacional para Conservação de Répteis e Anfíbios Ameaçados da Região Sul do Brasil - PAN Herpetofauna do Sul. Diário Oficial da União, Brasília.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977): Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445–449.
- Burne, M.R. & Griffin, C.R. (2005): Habitat associations of pool-breeding amphibians in eastern Massachusetts, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 247–259.
- Burnham, K.K.P. & Anderson, D.R.D. (2002): Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd ed). Springer, New York.
- Cardoso, A.J. & Haddad, C.F.B. (1984): Variabilidade acustica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). *Ciência e Cultura* 36: 1393-1399.

- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009): The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715.
- Cianciaruso, M.V. (2011): Beyond taxonomical space: large-scale ecology meets functional and phylogenetic diversity. *Frontiers of Biogeography* 3: 87-90.
- Chazdon, R.L. (2003): Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51–71
- Chevin, L.M., Lande, R. & Mace, G.M. (2010): Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: Towards a Predictive Theory. *PLoS Biology* 8: e1000357.
- Chust, G., Pretus, J.L., Ducrot, D., Bedòs, A. & Deharveng, L. (2003): Identification of landscape units from an insect perspective. *Ecography* 26: 257-268.
- Chust, G., Pretus, J.L., Ducrot, D. & Ventura D. (2004): Scale dependency of insect assemblages in response to landscape pattern. *Landscape Ecology* 19:41-57.
- Conte, C.E. (2010): Diversidade de Anfíbios da Floresta com Araucária. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto, SP.
- Conte, C.E. & Machado, R.A. (2005): Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade do Município de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 940-948.
- Conte, C.E. & Rossa-Feres, D.C. (2006): Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 162–175.
- Conte, C.E. & Rossa-feres, D. C. 2007. Riqueza e distribuição espaço-temporal de anuros em um remanescente de Floresta de Araucária no sudeste do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(4):1025-1037.
- Cottenie, K. (2005): Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letter* 8: 1175–1182.
- Cruz, G.C.F. (2007): Alguns aspectos do clima dos Campos Gerais. In: Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná (eds M. S. Melo., R. S. Moro & G. B. Guimarães) pp 59-72. UEPG, Ponta Grossa.
- Cushman, S.A. (2006): Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biology Conservation* 128: 231–240.
- Debastiani, V.J. & Pillar, V.D. (2012): SYNCSA: R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics* 28, 2067-2068.
- Deichmann, J.L., Toft, C.A., Deichmann, P.M., Lima, A.P. & Williamson, G.B. (2012): Neotropical primary productivity affects biomass of the leaf-litter herpetofaunal assemblage. *Journal of Tropical Ecology* 28: 427-435.
- Denver, R.J., Mirhadi, N. & Phillips, M. (1998): Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis: Response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. *Ecology* 79: 1859–1872.

- Díaz-Paniagua, C. (1987): Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetological Journal* 1: 167–169.
- Dickman, C.R. (1987): Habitat fragmentation and vertebrate species richness in an urban environment. *Journal Applied Ecology* 24: 337–351.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003): Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12: 53–64.
- Dormann, C.F., McPherson, J.M., Araújo, M.B., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, R.G., Hirzel, A., Jetz, W., Kissling, D.W., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, P.R., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, F.M. & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography* 30: 609–628.
- Duarte, L.D.S., Both, C., Debastiani, V.J., Carlucci, M.B., Gonçalves, L.O., Cappelatti, L., Seger, G. D.S., Bastazini, V.A.G., Brum, F.T., Salengue, E.V. & Bernardo-Silva, J.S. (2014) Climate effects on amphibian distributions depend on phylogenetic resolution and the biogeographical history of taxa. *Global Ecology and Biogeography* 23: 213–222.
- Egan, R.S. & Paton, P.W. C. (2004): Within-pond parameters affecting oviposition by wood frogs and spotted salamanders. *Wetlands* 24: 1–13.
- Ernst, R., Keller, A., Landburg, G., Grafe, T.U., Linsenmair, K.E., Rödel, M.O. & Dziöck, F. (2012): Common ancestry or environmental trait filters: cross-continental comparisons of trait–habitat relationships in tropical anuran amphibian assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 21: 704–715.
- ESRI (2011): ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute. Redlands CA.
- Eterovick P.C. & Sazima I. (2000): Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* 21: 439–461.
- Eterovick, P.C., Rievers, C.R., Kopp, K., Wachlevski, M., Franco, B.P., Dias, C.J., Barata, I.M., Ferreira, A.D.M. & Afonso, L.G. (2010) Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolution Ecology* 24: 1–24.
- Fahrig (2003): Effects of habitat fragmentation on Biodiversity. *Annual Review Ecology Evolution Systematics* 34:487–515.
- Frost D. R., Grant T., Faivovich J., Bain R. H., Haas A., Haddad C. F. B., De Sá R. O., Channing A., Wilkinson M., Donnellan S. C., Raxworthy C. J., Campbell J. A., Blotto B. L., Moler P., Drewes R. C., Nussbaum R. A., Lynch J. D., Green D. M. & Wheeler W. C. (2006) the Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–291.
- Gascon, C., Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Malcolm, J.R., Stouffer, P.C., Vasconcelos, H.L., Laurance, W.F., Zimmerman, B., Tocher, M. & Borges, S. (1999): Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223–229.
- Gibbs, J. P. (1998): Amphibian movements in response to forest edges, roads, and streambeds in southern New England. *Journal of Wildlife Management* 62: 584–589.
- Gilbert, B., & Lechowicz, J. M. (2004): Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101:7651–7656.
- Gonçalves D. S., Crivellari L. B. & Conte, C. E. (2015) Linking environmental drivers with amphibian species diversity in ponds from subtropical grasslands. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 87: 1751-1762.

- Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire J (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19673–19678.
- Grover J.P. & Lawton J.H. (1994) Experimental studies on community convergence and alternative stable states: comments on a paper by Drake et al. *Journal of Animal Ecology* 63: 484–487.
- Guerry A. D. & Hunter M. L. (2002) Amphibian distributions in a landscape of forests and agriculture: An examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology* 16: 745–754.
- 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: 207–217.
- Hamer A.J. & Parris K.M. (2011) Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. *Ecological Applications* 21: 378–390.
- Hanski I. (1994a) A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151–162.
- Hanski I. (1994b) Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends in Ecology Evolution* 9:131–135.
- Hanski I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41–49.
- Harrell Jr, F.E. (2015): Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.17-0. <http://CRAN.R-project.org/package=HmiscHarrel>.
- Hazell D., Cunningham R., Lindenmayer D., Mackey B. & Osborne, W. (2001) Use of farm dams as frog habitat in an Australian agricultural landscape: Factors affecting species richness and distribution. *Biological Conservation* 102: 155–169.
- Hecnar S. & M'Closkey R. (1996): Amphibian species richness and distribution in relation to pond water chemistry in south-western Ontario, Canada. *Freshwater Biology* 36: 7–15.
- Heino J. & Mykrä H. (2008): Control of stream insect assemblages: Roles of spatial configuration and local environmental factors. *Ecological Entomology* 33, 614–622.
- Herrmann H.L., Babbitt K.J., Baber M.J. & Congalton R.G. (2005): Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biological Conservation* 123: 139–149.
- Heyer, W.R., Rand, A.S., Cruz, C.A.G. & Peixoto, O.L. (1988): Declinations, extinctions, and colonizations of frog population in southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica* 20:230–235.
- Hiert, C., Moura, M.O. (2010): Abiotic correlates of temporal variation of *Hypsiboas leptolineatus* (Amphibia: Hylidae). *Zoologia* 27: 703–708.
- Hubert, N., Calcagno, V., Etienne, R.S. & Mouquet, N. (2015): Metacommunity speciation models and their implications for diversification theory. *Ecology Letters* 18: 864–881.
- Inger R.F. & Colwell R.K. (1977): Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs* 47: 229–253.
- Iop S., Caldart V.M., Santos T.G. & Cechin S.Z. (2012): What is the role of heterogeneity and spatial autocorrelation of ponds in the organization of frog communities in southern Brazil? *Zoological Studies* 51: 1094–1104.
- Karraker N. E., Gibbs J. P. (2009): Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: A case study of vernal pools and beaver ponds. *Biological Conservation* 142: 2293–2302.
- Keller A., Rödel M.O., Linsenmair K.E. & Grafe T.U. (2009): The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 305–314.

- Kern M.M., Nassar A.A., Guzy J.C. & Dorcas M.E. (2013): Oviposition site selection by spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*) in an isolated wetland. *Journal Herpetology* 47: 445–449.
- Knutson, M.G., Sauer, J.R., Olsen, D.A., Mossman, M.J., Hemesath, L.M. & Lannoo, M.J. (1999): Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, United States of America. *Conservation Biology* 13: 1437–1446.
- Kopp K., Wachlevski M. & Eterovick P.C. (2006): Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* 84: 136–140.
- Laan R. & Verboom B. (1990): Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biological Conservation* 54: 251–262.
- Lampert, K.P. & Linsenmair, K.E. (2002): Alternative life cycle strategies in the West African reed frog *Hyperolius nitidulus*: the answer to an unpredictable environment? *Oecologia* 130: 364–372.
- Legendre P. (1993): Spatial Autocorrelation : Trouble or New Paradigm ? *Ecology* 74: 1659–1673.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, F., Holt, R.D. Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004): The meta-community concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lesnoff, M. & Lancelot, R. (2013): aods3: analysis of overdispersed data using S3 methods. R-package version 0.4-1.
- Lillesand, T.M. & Kiefer, R.W. (2008): Remote sensing and image interpretation. John Wiley and Sons, New York.
- Loyola, R.D., Lemes P., Brum F.T., Provete D.B. & Duarte L.D.S. (2014): Clade-specific consequences of climate change to amphibians in Atlantic Forest protected areas. *Ecography* 37: 65–72.
- Lynch, M. & Lande, R. (1993): Evolution and extinction in response to environmental change. In: *Biotic Interactions and Global Change* (eds P. Kareiva, J. Kingsolver & R. Huey) pp. 234–250. Sinauer Assocs, Inc., Sunderland.
- Maack, R. (2012): *Geografia Física do Estado do Paraná* (4th Ed). Ponta Grossa, Editora UEPG.
- MacArthur R.H. & MacArthur J.W. (1961): On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Madison, D.M. & Farrand L.I. (1998): Habitat use during breeding and emigration in radio-implanted tiger salamanders, *Ambystoma tigrinum*. *Copeia* 2: 402–410.
- Marsh, D.M., Fegraus, E.H. & Harrison S. (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.
- Marsh D.M., Rand A.S. & Ryan, M.J. (2000): Effects of inter-pond distance on the breeding ecology of tungara frogs. *Oecologia* 122: 505–513.
- Martins, M. E. (1993): Observations on the reproductive behavior of the smith frog, *Hyla faber*. *Herpetology Journal* 3: 31–34.
- McCullagh, P. & Nelder, J.A. (1989): *Generalized Linear Models* (2nd. Ed.). Chapman and Hall, London.
- Menin, M., Lima, A.P., Magnusson, W.E. & Waldez F. (2007): Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology* 23: 539–547.
- Menin, M., Rossa-Feres, D.C. & Giaretta A.A. (2005): Resource use and coexistence of two syntopic hylid frogs (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 61–72.

- Moraes, R.A., Sawaya, R.J. & Barrella, W. (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: 27-36.
- Moreno-Rueda, G. & Pizarro, M. (2009): Relative influence of habitat heterogeneity, climate, human disturbance, and spatial structure on vertebrate species richness in Spain. *Ecological Research* 24: 335–344.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999): The Distance Decay of Similarity in Biogeography and Ecology The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26: 867–878.
- Nomura, F., Maciel, N.M., Pereira, E.B., Bastos R.P. (2007): Diversidade de anuros (Amphibia) em áreas recuperadas de atividade mineradora e plantio de *Eucalyptus urophylla*, no Brasil central. *Bioscience Journal* 28: 312-324.
- Nimer E. (1990): Clima. In: Geografia do Brasil: Região Sul (ed. IBGE), pp. 151-187. IBGE, Rio de Janeiro.
- O'Neill, R.V., Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., Jackson, B., Angelis, D.L., Milne, B.T., Turner, M.G., Zygmunt, B., Christensen, S.W., Dale, V.H. & Graham, R.L. (1988): Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology* 1: 153–162.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos P., Stevens M.H.H. & Wagner, H. (2015): *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira, F.F.R. & Eterovick, P.C. (2009): The role of river longitudinal gradients, local and regional attributes in shaping frog assemblages. *Acta Oecologica* 35: 727–738.
- Overbeck, G.E., Müller, S.C., Fidelis, A., Pfadenhauer, J., Pillar, V.D., Blanco, C.C., Boldrini, I.I., Both, R. & Forneck, E.D. (2007): Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 9: 101–116.
- Overbeck, G.E., Vélez-Martin, E., Scarano, F.R., Lewinsohn, T.M., Fonseca, C.R., Meyer, S.T., Müller, S.C., Ceotto, P., Dadalt, L., Durigan, G., Ganade, G., Gossner, M.M., Guadagnin, D.L., Lorenzen, K., Jacobi, C.M., Weisser, W.W. & Pillar, V.D. (2015): Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems. *Diversity Distribution* 1: 1–6.
- Pardini, R., Bueno, A.D.A., Gardner T.A., Prado, P.I. & Metzger, J.P. (2010): Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5, e1366.
- Parris, K.M. & Lindenmayer D.B. (2004): Evidence that creation of a *Pinus radiata* plantation in southeastern Australia has reduced habitat for frogs. *Acta Oecologica* 25: 93–101.
- Paton, P., Stevens, S. & Longo, L. (2000): Seasonal phenology of amphibian breeding and recruitment at a pond in Rhode Island. *Northeastern Naturalist* (3): 255-269.
- Pearl, C.A., Adams, M.J., Leuthold, N. & Bury, R.B. (2005): Amphibian occurrence and aquatic invaders in a changing landscape: Implications for wetland mitigation in the willamette valley, Oregon, USA. *Wetlands* 25: 76–88.
- Peixoto, F.P., Braga, P.H.P., Cianciaruso, M.V., Diniz-Filho, J.A.F., Brito, D. (2013) Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography* 41: 762-772.
- Peltzer, P.M. & Lajmanovich, R.C. (2004): Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity Conservation* 13: 1833–1842.
- Peltzer, P.M., Lajmanovich, R.C., Attademo, A.M. & Beltzer, A.H. (2006): Diversity of anurans across agricultural ponds in Argentina. *Biodiversity Conservation* 15: 3499–3513.

- Pinheiro, J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D. (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-121. Available from URL: <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Prado, V.H.M. & Rossa-Feres, D.C. (2014): Multiple determinants of Anuran richness and occurrence in an agricultural region in southeastern Brazil. *Environmental Management* 53: 823–837.
- Provete, D.B., Gonçalves-Souza, T., Garey, M.V., Martins, I.A., Rossa-Feres, D.C. (2014): Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia* 734: 69–79.
- Purrenhage, J.L. & Boone, M.D. (2009): Amphibian Community Response to Variation in Habitat Structure and Competitor Density. *Herpetologica* 65: 14–30.
- Pyron, A.R. & Wiens, J.J. (2011): A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543–583.
- Pyron, A.R. (2014): Biogeographic analysis reveals ancient continental vicariance and recent oceanic dispersal in amphibians. *Systematic Biology* 0: 1–19.
- R Development Core Team (2015): A language and environment for statistical computing, reference index version 3.2.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available: <http://www.Rproject.orgR>.
- Richter-Boix, A., Llorente, G.A. & Montori, A. (2007): Structure and dynamics of an amphibian metacommunity in two regions. *Journal of Animal Ecology* 76: 607–618.
- Richter, S.C. & Seigel, R.A. (2002): Annual variation in the population ecology of the endangered gopher frog, *Rana sevosia* goin and netting. *Copeia* 2002: 962-972.
- Ricklefs, R.E. (1987): Community Diversity: Relative roles of local and regional processes Testing Predictions of Local-Process Theories. *Science* 235: 167-171.
- Rodríguez, M.Á., Belmontes, J.A. & Hawkins, B.A. (2005): Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica* 28: 65–70.
- Rossa-Feres, D.C. & Jim, J. (2001): Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira Zoologia* 18: 439–454.
- Samuels, C.L. & Drake, J.A. (1997): Divergent perspectives on community convergence. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 427–432.
- Scott Jr., N.J. & Woodward, B.D. (1994): Surveys at breeding sites. In: *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*, (eds. W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek & M.S. Foster), pp. 84-92. Smithsonian Institution Press. Washington & London.
- Semlitsch, R. (2002): Critical Elements for biologically based recovery plans of aquatic breeding amphibians. *Conservation Biology* 16: 619–629.
- Semlitsch, R.D. & Bodie, J.R. (1998): Are small, isolated wetlands extendable. *Conservation Biology* 12: 1129–1133.
- Semlitsch, R.D., Peterman, W.E., Anderson, T.L., Drake, D.L. & Ousterhout, B.H. (2015): Intermediate pond sizes contain the highest density, richness, and diversity of pond-breeding amphibians. *PLoS One* 10: e0123055.
- Shulse, C.D., Semlitsch, R.D., Trauth, K.M. & Williams, A.D. (2010): Influences of design and landscape placement parameters on amphibian abundance in constructed wetlands. *Wetlands* 30: 915–928.
- Shurin, J.B., Amarasekare, P., Chase, J.M., Holt, R.D., Hoopes, M.F. & Leibold, M.A. (2004): Alternative stable states and regional community structure. *Journal of Theoretical Biology* 227: 359–368.

- Silva, F.R., Candeira, C.P. & Rossa-Feres, D.C. (2012a): Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity Conservation* 21: 1411–1424.
- Silva, F.R., Almeida-Neto, M., Prado, V.H.M., Haddad C.F.B., Rossa-Feres, D.C. (2012b): Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 39: 1720–1732.
- Silva, F.R., Gibbs, J.P., Rossa-Feres, D.C. (2011a): Breeding habitat and landscape correlates of frog diversity and abundance in a tropical agricultural landscape. *Wetlands* 31: 1079–1087.
- Silva, F.R., Almeida-Neto, M., Arena, M.V.N. (2014): Amphibian Beta Diversity in the Brazilian Atlantic Forest: Contrasting the Roles of Historical Events and Contemporary Conditions at Different Spatial Scales. *PLoS ONE* 9(10):e109642.
- Silva, F.R. & Rossa-Feres, D.C. (2011): Influence of terrestrial habitat isolation on the diversity and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 27: 327–331.
- Simpson, G. (1964): Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13: 57–73.
- Snodgrass, J., Komoroski, M., Bryan, A.L.J. & Burger, J. (2000): Relationships among isolated amphibian wetland species size, hydroperiod, and implications for richness: wetland regulations. *Conservation Biology* 14: 414–419.
- Skelly D.K. (2001) Distribution of pond-breeding anurans: An overview of mechanisms. *Israel Journal of Zoology* 47: 313–332.
- Smith, M.A., & Green, D.M. (2005): Dispersal and the metapopulation in amphibian and paradigm ecology: are all amphibian conservation populations metapopulations ? *Ecography* 28: 110–128.
- Soares, C. & Brito, J.C. (2007): Environmental correlates for species richness among amphibians and reptiles in a climate transition area. *Biodiversity Conservation* 16: 1087–1102.
- Tarr, M. & Babbitt, K. (2007): The importance of hydroperiod in wetland assessment. University of New Hampshire Cooperative Extension, Durham.
- 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. & Downing, J.A. (1994): Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363–365.
- Van Buskirk J. (2005): Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86: 1936–1947.
- Van der Gucht, K., Cottenie, K., Muylaert, K., Vloemans, N., Cousin, S., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna, J.M., Schwenk, K., Zwart, G., Degans, H., Vyverman, W. & De Meester, L. (2007): The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U. S. A.* 104: 20404–20409.
- Vanormelingen P., Cottenie K., Michels E., Muylaert K., Vyverman W. & De Meester L. (2008): The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology* 53: 2170–2183.
- 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: 127–142.
- Vasconcelos, T.S., Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C. & Haddad C.F.B. (2009): Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87: 699–707.

- Vélez, E., Chomenko, L., Schaffer, W. & Madeira, M. (2009): Um panorama sobre as iniciativas de conservação dos Campos Sulinos. In: Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade (eds. V.P.Pillar, S.C. Müller, Z.M.S. Castilhos, A.V.A. Jacques) pp.356 -379. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Vonesh, J.R. (2001): Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 33: 502–510.
- Vos, C.C. & Stumpel, A.H.P. (1996): Comparison of habitat-isolation parameters in relation to fragmented distribution patterns in the tree frog (*Hyla arborea*). *Landscape Ecology* 11: 203–214.
- Walls, S.C. (1995): Differential vulnerability to predation and refuge use in competing larval salamanders. *Oecologia* 101: 86–93.
- Wassens, S., Hall, A., Osborne, W. & Watts, R.J. (2010) Habitat characteristics predict occupancy patterns of the endangered amphibian *Litoria raniformis* in flow-regulated flood plain wetlands. *Austral Ecology* 35: 944–955.
- Watling, J.I. & Donnelly, M.A. (2006): Fragments as islands: A synthesis of faunal responses to habitat patchiness. *Conservation Biology* 20: 1016–1025.
- Watling, J.I., Nowakowski, A.J., Donnelly, M.A. & Orrock, J.L. (2011): Meta-analysis reveals the importance of matrix composition for animals in fragmented habitat. *Global Ecology and Biogeography* 20: 209–217.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K. & Werner, E.E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27: 337–363.
- Wells, K. D. (2007): The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago.
- Werner, E.E., Skelly, D.K., Relyea, R.A. & Yurewicz, K.L. (2007): Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116: 1697–1712.
- Weyrauch, S.L. & Grubb, T.C. (2004): Patch and landscape characteristics associated with the distribution of woodland amphibians in an agricultural fragmented landscape: an information-theoretic approach. *Biological Conservation* 115: 443–450.
- Wiggins, G., Mackay, R., Smith, I. (1980): Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Arch. für Hydrobiologie Supplement* 97–206.
- Ximenez, S.S., Oliveira, M., Santos, M.B. & Tozetti, A.M. (2014): The influence of habitat configuration on anuran species composition in subtemperate wetlands of southernmost Brazil. *South American Journal of Herpetology* 9: 235–243.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010): A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.

TABELAS

Tabela 1 – Resultados do teste de Moran's *I* utilizado para avaliar as fontes de autocorrelação espacial em 10 classes de distância para as variáveis ambientais locais. Valores em negrito apresentaram valor de $p < 0,05$. RIQ = riqueza; RAO = diversidade filogenética; ABU = abundância; ARE = área do corpo d'água (m²); HID = hidroperíodo (1-efêmero, 2-semipermanente, 3-permanente); PRO = profundidade do corpo d'água (cm); HVM = número de tipos de estratos de vegetação nas margens; HVI = número de tipos de vegetação no interior do corpo d'água; PVI = porcentagem de vegetação emergente no interior do corpo d'água; DPP = distância até a poça mais próxima; DFG = distância ao fragmento florestal mais próximo; COB = porcentagem de cobertura de dossel; PH = potencial hidrogeniônico; COD = condutividade; ODS = oxigênio dissolvido.

Classes de distância (Km)	Esperado	RIQ	RAO	ABU	ARE	HID	PRO	HVI	HVM	PVI	DPP	DFG	COB	PH	COD	ODS
0-10.2	-0.01	0.11	0.26	0.09	0.13	0.02	0.05	-0.02	0.16	0.00	0.26	0.24	0.05	0.33	0.12	0.12
10.3-30.6	-0.02	0.08	0.08	-0.05	0.01	-0.01	-0.02	-0.05	0.04	-0.04	0.03	0.00	-0.01	-0.23	-0.04	0.49
30.7-50.8	-0.03	-0.07	-0.04	0.00	0.00	-0.06	-0.15	0.02	-0.06	0.06	0.08	0.02	0.10	-0.01	0.08	0.05
57.9- 87.1	-0.01	0.01	0.01	-0.08	0.00	0.00	0.01	0.01	-0.02	-0.02	-0.01	-0.04	-0.01	-0.04	-0.08	-0.10
87.2-111.5	-0.02	0.14	0.16	0.09	-0.02	-0.02	-0.08	-0.05	0.03	-0.04	-0.01	0.07	-0.05	0.05	0.01	0.07
111.6-130.4	-0.03	-0.05	-0.07	0.02	-0.03	0.00	0.09	0.09	0.19	-0.11	-0.03	0.11	0.02	-0.08	0.05	0.00
130.5-179.6	-0.01	0.02	0.03	-0.09	0.03	-0.03	-0.04	-0.03	-0.13	-0.02	-0.16	-0.11	-0.06	-0.10	-0.03	-0.18
179.7 - 221.4	-0.02	-0.06	-0.01	-0.01	0.00	0.04	-0.02	-0.02	0.08	-0.01	-0.02	0.13	-0.02	0.14	0.02	-0.08
221.5-247.3	-0.02	-0.13	-0.28	0.01	0.08	-0.02	0.05	0.10	-0.04	0.05	0.03	-0.04	-0.03	-0.08	-0.03	-0.11
247.4-281.1	-0.02	0.02	-0.03	0.03	-0.15	0.00	-0.01	0.00	-0.05	0.03	0.02	-0.11	0.01	-0.01	-0.01	-0.04

Tabela 2 – Resultados do teste de Moran's *I* utilizado para avaliar as fontes de autocorrelação espacial em 10 classes de distância para as variáveis ambientais de paisagem em 250 metros. Valores em negrito apresentaram valor de $p < 0,05$. Variáveis de composição da paisagem (m²): FOR = floresta nativa; CAM = campos naturais; AGU = água; ANT = áreas que sofreram algum tipo de influência antrópica (deflorestamento, construções rurais, assentamento humano, pequenas vilas e estradas); REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); HUM = distúrbio antrópico (somatório das extensões de cultivo, de reflorestamento e antropização). Configuração da paisagem (índices): NDVI = produtividade primária da paisagem ("*Normalized Difference Vegetation Index*"); STD = indicador de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI).

Classes de distância (Km)	Esperado	FOR250	CAM250	AGU250	ANT250	REF250	HUM250	NDVI250	STD250
0-10.2	-0.01	0.30	0.48	0.27	0.09	0.02	0.33	0.47	0.08
10.3-30.6	-0.02	0.09	0.07	-0.07	-0.04	0.00	-0.01	0.32	-0.06
30.7-50.8	-0.03	0.04	-0.08	0.09	0.08	0.13	0.26	0.02	0.05
57.9- 87.1	-0.01	0.00	-0.25	-0.11	0.01	-0.02	-0.14	0.03	-0.01
87.2-111.5	-0.02	0.05	-0.04	-0.06	0.02	-0.05	-0.28	0.06	-0.10
111.6-130.4	-0.03	-0.01	-0.01	-0.10	-0.13	-0.03	0.17	0.02	-0.01
130.5-179.6	-0.01	-0.10	-0.06	0.10	-0.03	-0.03	0.13	-0.01	-0.01

Tabela 3 – Resultados do teste de Moran's *I* utilizado para avaliar as fontes de autocorrelação espacial em 10 classes de distância para as variáveis ambientais de paisagem em 500 metros. Variáveis de composição da paisagem (m²): FOR = floresta nativa; CAM = campos naturais; AGU = água; ANT = áreas que sofreram algum tipo de influência antrópica (deflorestamento, construções rurais, assentamento humano, pequenas vilas e estradas); REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); CUL = cultivo agrícola (e.g., soja e milho). Configuração da paisagem (índices): NDVI = produtividade primária da paisagem ("*Normalized Difference Vegetation Index*"); STD = indicador de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI); EC = equitabilidade entre as formações naturais da paisagem (campos naturais e floresta nativa). Valores em negrito apresentaram valor de $p < 0,05$.

Classes de Distância (Km)	Esperado	FOR500	CAM500	AGU500	ANT500	REF500	CUL500	NDVI500	STD500	EC500
0-10.2	-0.01	0.39	0.25	0.31	0.24	0.09	0.58	0.59	0.09	0.22
10.3-30.6	-0.02	0.15	0.04	-0.09	-0.08	-0.05	0.16	0.39	-0.03	0.03
30.7-50.8	-0.03	0.02	-0.11	0.12	0.06	0.12	0.30	0.07	0.07	-0.09
57.9- 87.1	-0.01	0.04	-0.12	-0.12	0.06	0.01	-0.21	0.04	-0.01	-0.13
87.2-111.5	-0.02	0.04	-0.04	-0.08	0.01	-0.07	-0.43	0.06	-0.16	-0.14
111.6-130.4	-0.03	-0.04	0.13	-0.11	-0.10	-0.04	0.04	0.05	0.04	0.05
130.5-179.6	-0.01	-0.08	-0.02	0.09	-0.04	-0.06	0.21	0.02	0.03	0.10
179.7 - 221.4	-0.02	0.04	0.08	0.03	0.01	-0.08	-0.39	0.07	-0.05	-0.04
221.5-247.3	-0.02	-0.16	-0.03	-0.09	-0.11	-0.01	-0.12	-0.44	0.06	0.01
247.4-281.1	-0.02	-0.07	-0.07	-0.01	-0.01	0.00	0.16	-0.32	-0.07	-0.01

Tabela 4 – Resultados do teste de Moran's *I* utilizado para avaliar as fontes de autocorrelação espacial em 10 classes de distância para as variáveis de paisagem em 1.000 metros. Variáveis de composição da paisagem (m²): FOR = floresta nativa; CAM = campos naturais; AGU = água; ANT = áreas que sofreram algum tipo de influência antrópica (deflorestamento, construções rurais, assentamento humano, pequenas vilas e estradas); REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*). Configuração da paisagem (índices): NDVI = produtividade primária da paisagem (“*Normalized Difference Vegetation Index*”); STD = indicador de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI); EC = equitabilidade entre as formações naturais da paisagem (campos naturais e floresta nativa). Valores em negrito apresentaram valor de $p < 0,05$.

Classes de Distância (Km)	Esperado	FOR1000	CAM1000	AGU1000	ANT1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	EC1000
0-10.2	-0.01	0.71	0.40	0.16	0.24	0.15	0.73	0.23	0.49
10.3-30.6	-0.02	0.43	0.06	0.02	-0.06	0.01	0.45	0.03	-0.04
30.7-50.8	-0.03	0.03	-0.15	0.05	0.04	0.06	0.08	0.12	-0.14
57.9- 87.1	-0.01	0.07	-0.10	-0.10	-0.10	0.02	0.06	0.00	-0.17
87.2-111.5	-0.02	-0.04	0.01	-0.07	0.13	-0.06	0.06	-0.28	-0.03
111.6-130.4	-0.03	0.02	0.38	-0.06	0.01	0.01	0.14	0.09	0.25
130.5-179.6	-0.01	-0.23	-0.18	0.01	-0.10	-0.10	0.04	0.07	0.16
179.7 - 221.4	-0.02	-0.01	0.07	-0.05	0.03	-0.04	0.13	-0.12	-0.14
221.5-247.3	-0.02	-0.48	0.05	-0.01	-0.07	0.03	-0.49	-0.04	-0.11
247.4-281.1	-0.02	-0.05	-0.04	-0.03	0.01	-0.10	-0.51	-0.09	0.00

Tabela 5 – Conjunto *a priori* de modelos preditivos da riqueza de espécies ajustados por máxima verossimilhança. Em negrito modelos com $P(z) < 0,05$.

Parâmetros	Estimado	Erro Padrão	Valores z	P
Intercepto	9.855	0.659	14.687	<0.001
HVI	1.526	0.311	4.824	<0.001
HVM	1.518	0.341	4.368	<0.001
ARE	-26.568	101.556	0.258	0.7964
EC1000	0.828	0.383	2.127	0.033
PVI	0.697	0.355	1.929	0.053
DPP	-0.768	0.377	2.002	0.045
HID	5.669	3.646	1.541	0.123
HID2	-6.848	2.864	2.351	0.018
CAM1000	0.661	0.398	1.632	0.102
ARE2	99.276	174.195	0.560	0.575
CUL1000	-0.623	0.448	1.365	0.172
ANT500	0.478	0.376	1.250	0.211
DFG	-0.458	0.381	1.180	0.238
ODS	-0.487	0.423	1.131	0.258
STD500	0.402	0.375	1.054	0.291
CAM500	-0.372	0.394	0.929	0.353
COB	-0.340	0.368	0.910	0.363
ANT1000	0.256	0.382	0.660	0.509
ANT250	0.242	0.368	0.648	0.517
NDVI500	-0.347	0.485	0.705	0.481
FOR1000	0.279	0.466	0.590	0.555
NDVI1000	-0.347	0.517	0.659	0.509
NDVI250	-0.279	0.453	0.605	0.545
FOR250	0.226	0.391	0.569	0.569
REF500	-0.208	0.371	0.553	0.580
AGU1000	0.190	0.389	0.481	0.630
PRO	-6.271	22.198	0.279	0.780
STD250	0.148	0.370	0.393	0.694
CAM250	0.159	0.427	0.367	0.713
EC500	-0.137	0.385	0.350	0.726
STD1000	0.134	0.394	0.335	0.737
FOR500	-0.099	0.402	0.244	0.807
CUL500	-0.102	0.459	0.220	0.826
AGU500	-0.086	0.397	0.214	0.830
HUM250	0.084	0.405	0.205	0.837
REF1000	0.078	0.380	0.202	0.840
REF250	0.067	0.369	0.180	0.857
AGU250	-0.051	0.393	0.128	0.898
COD	-0.027	0.376	0.072	0.942
PH	-0.004	0.447	0.010	0.992
PRO2	22.904	37.136	0.606	0.544

Tabela 6 - Conjunto *a priori* de modelos preditivos da abundância de indivíduos ajustados por máxima verossimilhança. Em negrito modelos com $P(z) < 0,05$.

Parâmetros	Estimado	Erro Padrão	Valores-z	P
Intercepto	-0.02067	0.149416	0.136	0.89183
HVI	0.439151	0.096573	4.471	7.80E-06
ARE	2.765651	24.67093	0.11	0.91222
ARE2	-9.48065	49.02015	0.19	0.84923
HVM	0.347088	0.107936	3.162	0.00157
DPP	-0.22297	0.111602	1.964	0.04949
HID	1.273581	1.083549	1.166	0.2435
HID2	-1.74866	0.878176	1.957	0.05031
COB	-0.16392	0.110136	1.463	0.14338
CAM500	-0.12893	0.115699	1.096	0.27325
EC500	-0.12484	0.113955	1.077	0.28143
PRO	-1.049	5.991232	0.172	0.8631
FOR500	-0.10973	0.117612	0.917	0.35901
ANT1000	0.108178	0.113212	0.939	0.34749
CAM1000	0.106358	0.118564	0.882	0.37779
COD	0.103224	0.112329	0.904	0.36626
AGU1000	0.101103	0.11446	0.868	0.38514
PVI	0.087925	0.110045	0.786	0.43212
NDVI250	-0.07768	0.129203	0.591	0.55444
FOR250	-0.06458	0.116008	0.547	0.58418
REF1000	0.065425	0.11348	0.567	0.57082
REF500	-0.06144	0.111719	0.541	0.58868
AGU250	0.06371	0.115804	0.541	0.58857
CUL500	0.066414	0.125133	0.522	0.60179
CUL1000	-0.06887	0.130534	0.519	0.60397
NDVI1000	-0.06622	0.138554	0.47	0.63841
NDVI500	-0.06106	0.133804	0.449	0.6537
STD1000	-0.04465	0.116568	0.377	0.70646
DFG	0.041742	0.114565	0.358	0.72017
HUM250	0.040167	0.117814	0.335	0.73747
REF250	0.034574	0.111315	0.305	0.76008
STD500	-0.03394	0.113075	0.295	0.76793
ANT500	0.029974	0.113526	0.26	0.79518
ODS	-0.02595	0.12575	0.203	0.83919
PH	-0.03118	0.128407	0.239	0.81133
AGU500	0.014805	0.117207	0.124	0.90116
CAM250	-0.00991	0.12242	0.08	0.93659
ANT250	0.007036	0.111398	0.062	0.95048
STD250	-0.00687	0.111665	0.06	0.95178
EC1000	-0.00454	0.11906	0.037	0.97009
FOR1000	0.003985	0.130927	0.03	0.97613
PRO2	4.521	11.11626	0.4	0.68933

Tabela 7 – Conjunto *a priori* de modelos preditivos da diversidade filogenética ajustados por máxima verossimilhança. Em negrito modelos com $P(z) < 0,05$.

Parâmetros	Estimado	Erro Padrão	Valores- z	P
Intercepto	0.360375	0.014402	24.602	2.00E-16
HVI	0.019553	0.006286	3.058	0.00223
ANT250	0.0158997	0.0067114	2.329	0.01985
PVI	0.015024	0.006571	2.248	0.02457
HID	0.094751	0.067142	1.399	0.1619
HID2	-0.12477	0.052966	2.315	0.02059
HUM250	0.015402	0.007669	1.974	0.04833
HVM	0.011478	0.007108	1.588	0.11235
STD1000	0.011081	0.007475	1.457	0.145
ANT500	0.009866	0.007121	1.362	0.17316
PH	0.010898	0.008825	1.214	0.2247
CAM500	-0.00855	0.007552	1.113	0.26575
ANT1000	0.005618	0.007258	0.761	0.44662
NDVI500	0.007848	0.009535	0.809	0.41834
EC500	-0.00503	0.007288	0.678	0.4976
ARE	-0.07707	1.652798	0.046	0.96344
NDVI250	0.006348	0.008902	0.701	0.48322
COB	-0.00447	0.006914	0.636	0.52484
PRO	-0.19992	0.48584	0.407	0.68413
FOR1000	0.005697	0.009672	0.579	0.56252
CAM1000	0.0044	0.008136	0.532	0.59497
EC1000	0.004126	0.007942	0.511	0.60948
CUL1000	-0.00476	0.009277	0.505	0.61386
ODS	-0.00421	0.008673	0.477	0.63343
FOR500	-0.00382	0.007707	0.487	0.62599
REF250	0.003008	0.006903	0.428	0.66831
REF1000	-0.00271	0.007167	0.371	0.71032
AGU250	-0.00261	0.007496	0.342	0.73224
COD	0.002425	0.007073	0.337	0.73604
STD_500	0.002298	0.007127	0.317	0.75126
REF500	-0.00209	0.006983	0.295	0.76804
STD_250	-0.00165	0.006947	0.233	0.81568
DPP	-0.00149	0.007519	0.195	0.84514
AGU500	-0.00139	0.00761	0.18	0.85721
CAM250	0.001595	0.008576	0.183	0.85493
CUL500	-0.00164	0.009552	0.169	0.86595
FOR250	0.001215	0.007495	0.159	0.87342
AGU1000	-0.00056	0.007411	0.075	0.94035
DFG	0.000383	0.0073	0.052	0.95881
NDVI1000	-0.00067	0.01069	0.062	0.95071
PRO2	0.60706	0.693858	0.86	0.38979
ARE2	0.33555	3.334398	0.099	0.9212

Tabela 8 – Dados de riqueza, abundância e diversidade filogenética (índice de Rao) para os 81 corpos d’água amostrados nas oito áreas de conservação em campos naturais associados a Mata Atlântica.

UCs	Long	Lat	RIQ	ABU	RAO
APAS01	49.244211	26.202944	14	246	0.41
APAS02	49.245722	26.203069	9	130	0.36
APAS03	49.245800	26.202483	7	40	0.35
APAS04	49.219417	26.215953	18	615	0.32
APAS05	49.102650	26.283261	12	132	0.39
APAS06	49.102742	26.282450	11	112	0.27
APAS07	49.118025	26.289061	9	81	0.33
APAS08	49.118447	26.288406	10	76	0.34
APAS09	49.097342	26.262331	14	299	0.33
APAS10	49.237892	26.212725	14	143	0.45
APAS11	49.250925	26.188969	9	53	0.37
APAS12	49.219922	26.214169	13	179	0.35
APAS13	49.224867	26.217672	13	133	0.58
FLOP01	49.890328	24.633606	9	509	0.30
FLOP02	49.889400	24.627192	14	251	0.35
FLOP03	49.900825	24.588833	8	49	0.33
FLOP04	49.927250	24.576300	8	74	0.32
FLOP05	49.916422	24.572622	12	348	0.38
FLOP06	49.892108	24.633689	10	284	0.37
FLOP07	49.890508	24.627164	8	213	0.30
FLOP08	49.891731	24.633900	6	161	0.32
PEGU01	50.265194	24.567264	12	97	0.38
PEGU02	50.270056	24.565972	8	42	0.35
PEGU03	50.272917	24.565583	7	65	0.37
PEGU04	50.241306	24.587944	8	48	0.33
PEGU05	50.239000	24.588917	12	143	0.40
PEGU06	50.237917	24.599667	9	34	0.29
PEGU07	50.237611	24.606056	8	422	0.33
PEGU08	50.248500	24.604722	13	337	0.40
PEGU09	50.249964	24.606394	6	63	0.37
PEGU10	50.244944	24.589778	9	53	0.41
PEVV01	50.004572	25.247583	7	53	0.33
PEVV02	50.019944	25.236972	9	44	0.35
PEVV03	50.025972	25.229778	6	9	0.36
PEVV04	50.035619	25.228917	15	514	0.41
PEVV05	49.991944	25.247944	6	30	0.32
PEVV06	49.988361	25.242889	10	209	0.36
PEVV07	49.991639	25.235267	15	257	0.38
PEVV08	50.025317	25.228708	18	3332	0.37
PNCG01	49.929708	25.185006	14	305	0.41
PNCG02	49.930300	25.186972	12	441	0.40
PNCG03	49.939556	25.189556	10	238	0.37
PNCG04	49.937056	25.191333	7	147	0.35
PNCG05	49.943394	25.198039	11	193	0.39

Tabela 8: continua

Tabela 8: continuação

UCs	Long	Lat	RIQ	ABU	RAO
PNCG06	49.955028	25.137517	9	103	0.39
PNCG07	49.952511	25.130764	10	1409	0.38
PNCG08	49.944944	25.111289	13	247	0.42
PNCG09	49.924472	25.089203	10	112	0.56
PNCG10	49.905483	25.101603	9	171	0.33
PNCG11	49.884503	25.067675	12	199	0.38
PNCG12	49.880944	25.061292	13	324	0.38
PNCG13	49.899336	25.098169	5	97	0.35
PNCG14	49.943506	25.120055	15	1647	0.38
RFVS01	51.518931	26.585944	9	142	0.37
RFVS02	51.518372	26.585264	10	113	0.27
RFVS03	51.517906	26.582447	4	23	0.27
RFVS04	51.578361	26.600717	13	928	0.36
RFVS05	51.661639	26.543833	8	49	0.29
RFVS06	51.659444	26.544611	9	298	0.32
RFVS07	51.675778	26.522500	11	489	0.33
RFVS08	51.665708	26.494717	12	997	0.25
RFVS09	51.660400	26.500953	8	358	0.29
RFVS10	51.661722	26.555639	8	299	0.33
RFVS11	51.662250	26.482600	10	332	0.31
RFVS12	51.523081	26.579631	5	27	0.28
FLOI01	50.552842	25.358111	4	20	0.32
FLOI02	50.576944	25.350031	8	179	0.34
FLOI03	50.582078	25.353833	5	99	0.33
FLOI04	50.575025	25.373967	2	7	0.19
FLOI05	50.584250	25.379831	7	72	0.36
FLOI06	50.590672	25.401411	12	159	0.33
FLOI07	50.590911	25.404683	7	119	0.32
FLOI08	50.597642	25.415231	7	78	0.36
FERG01	49.276997	25.668861	16	1189	0.61
FERG02	49.264917	25.664825	19	1034	0.50
FERG03	49.270372	25.667039	12	375	0.42
FERG04	49.270458	25.664450	12	130	0.40
FERG05	49.271889	25.664183	10	185	0.37
FERG06	49.272250	25.662678	5	43	0.32
FERG07	49.273231	25.661775	8	137	0.33
FERG08	49.273419	25.660381	11	297	0.55

Tabela 9 – Os três modelos mais parcimoniosos predizendo a relação entre a riqueza de espécies (variável resposta) e as variáveis ambientais (variáveis preditoras). Modelos avaliados a partir de medidas de verossimilhança com distribuição gaussiana. Siglas: K = número de parâmetros; AICc = Critério de informações de Akaike corrigido para pequenas amostras; $\Delta AICc$ = Critério de informações de Akaike para cada modelo a partir do modelo mais parcimonioso; wAICc = peso AICc. ^a Melhores modelos suportados com base na relação de evidência [1/8].

Modelos	K	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
HVM+HVI+EC1000+DPP	7	400	0.00	0.66^a
HVM+HVI+HID+HID ² +EC1000+DPP	9	402	1.90	0.26 ^a
HVM+HVI+PVI+HID+HID ² +EC1000+DPP	10	404	4.35	0.08

Tabela 10 – Os quatro modelos mais parcimoniosos predizendo a relação entre a abundância de indivíduos (variável resposta) e variáveis ambientais (variáveis preditoras). Modelos avaliados a partir de medidas de verossimilhança com distribuição gaussiana. Siglas: K = número de parâmetros; AICc = Critério de informações de Akaike corrigido para pequenas amostras; $\Delta AICc$ = Critério de informações de Akaike para cada modelo a partir do modelo mais parcimonioso; wAICc = peso AICc. ^a Melhores modelos suportados com base na relação de evidência [1/8].

Modelos	K	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
ARE+HVM+HVI	6	208	0	0.59^a
HID+HID ² +ARE+HVM+HVI	8	210	1.62	0.26 ^a
HID+HID ² +ARE+HVM+HVI+DPP	9	211	2.93	0.14 ^a
HVI	4	217	9.31	0.01

Tabela 11 – Os quatro modelos mais parcimoniosos predizendo a relação entre a diversidade filogenética (variável resposta) e variáveis ambientais (variáveis preditoras). Modelos avaliados a partir de medidas de verossimilhança com distribuição gaussiana. Siglas: K = número de parâmetros; AICc = Critério de informações de Akaike corrigido para pequenas amostras; $\Delta AICc$ = Critério de informações de Akaike para cada modelo a partir do modelo mais parcimonioso; wAICc = peso AICc. ^a Melhores modelos suportados com base na relação de evidência [1/8].

Modelos	K	AICc	$\Delta AICc$	wAICc
HID+HID²+HVI+HUM250^a	7	-222	0	0.49
HID+HID ² +HVI+HUM250+ANT250 ^a	8	-220	1.67	0.21
HVI ^a	4	-219	2.83	0.12
HID+HID ² +PVI+HVI+HUM250+ANT250 ^a	9	-218	3.76	0.07

FIGURAS

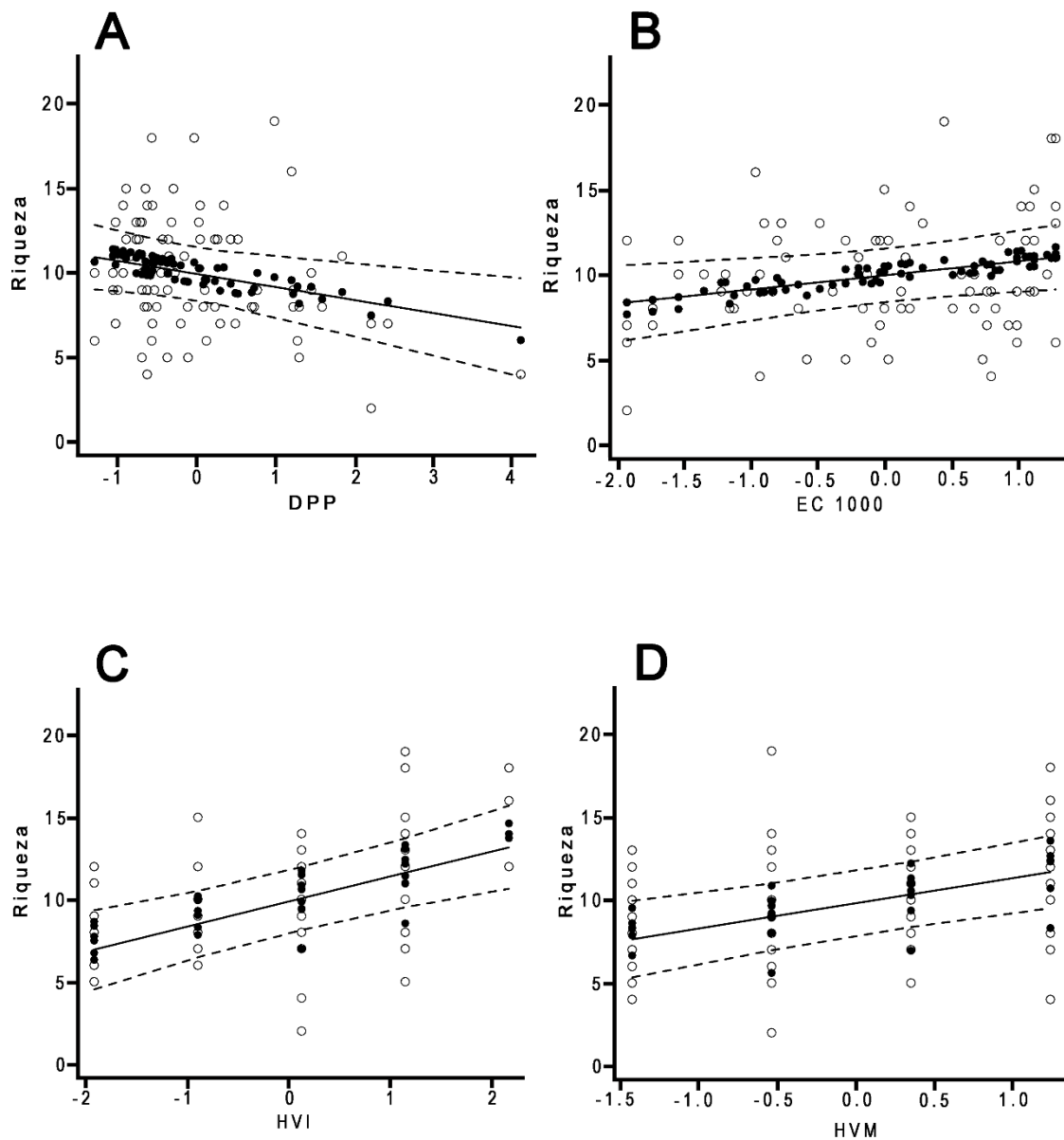


Figura 1 – Riqueza de espécies predita nos 81 corpos d'água em função da (A) distância até a poça mais próxima ocupada por anuros (DPP), (B) equitabilidade entre manchas de campos naturais e floresta com araucária em uma escala de 1000 m de raio (EQ1000), (C) heterogeneidade da vegetação no interior do corpo d'água (HVI), (D) heterogeneidade da vegetação nas margens do corpo d'água. Dados estão padronizados em média zero e desvio padrão 1. A linha circunscrita corresponde a reta ajustada do modelo GLMM para os dados, com o erro padrão em linha pontilhada. Círculos abertos valores observados da riqueza de espécies; círculos fechados valores preditos da riqueza de espécies.

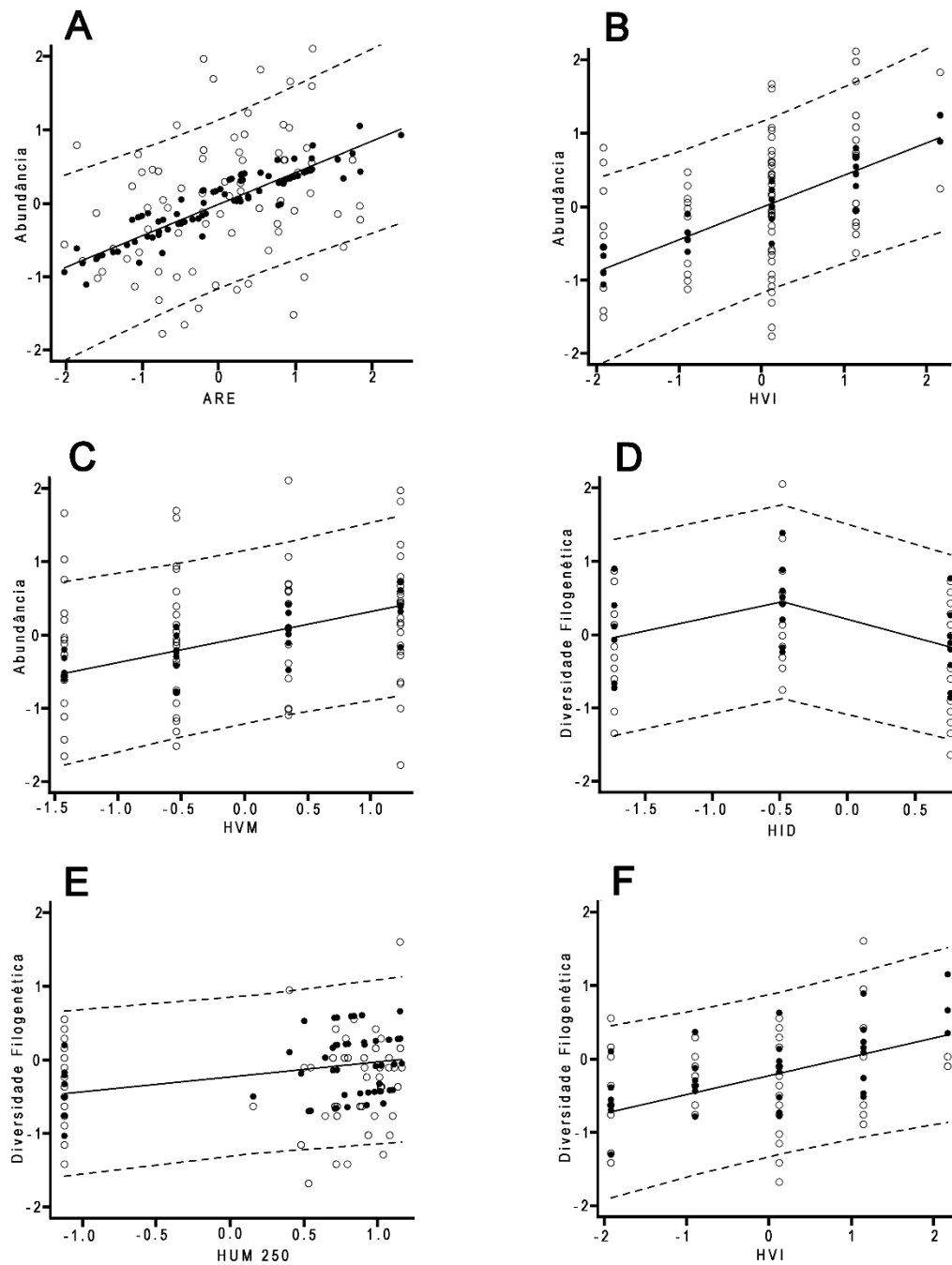


Figura 2 – Abundância de indivíduos predita nos 81 corpos d'água em função da (A) área do corpo d'água (ARE), (B) heterogeneidade da vegetação no interior do corpo d'água (HVI), (C) heterogeneidade de vegetação nas margens dos corpos d'água (HVM). Diversidade Filogenética predita nos 81 corpos d'água em função do (D) hidroperíodo (HID²) do corpo d'água (termo quadrático), (E) distúrbio antrópico em uma escala de 250 metros de raio (HUM250), (F) Heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água (HVI). Dados estão padronizados em média zero e desvio padrão 1. A linha circunscrita corresponde a reta ajustada do modelo GLMM para os dados, com o erro padrão em linha pontilhada. Círculos abertos valores observados da riqueza de espécies; círculos fechados valores preditos da riqueza de espécies.

CAPÍTULO 3

O PAPEL DO AMBIENTE, ESPAÇO E USO DA SOLO SOBRE A ESTRUTURA FILOGENÉTICA DE ANFÍBIOS DOS CAMPOS DA MATA ATLÂNTICA

LUCAS BATISTA CRIVELLARI, LEANDRO DUARTE, ARTHUR BISPO, ANDRÉ ADRIAN PADIAL, CARLOS
EDUARDO CONTE, DENISE CERQUEIRA ROSSA-FERES



RESUMO

Ao longo dos anos diversos estudos apontam evidências que o impacto humano na paisagem e na estrutura dos habitats tem levado a altas taxas de extinções, e tem forte influência na composição de espécies de anfíbios nas comunidades locais. Este cenário antropocênico lança um novo desafio no desenvolvimento de estudos que visam determinar os mecanismos precisos pelos quais variáveis ecológicas associadas ao impacto humano influenciam não só os padrões de distribuição de diversidade, mas também os mecanismos evolutivos. Levando em consideração este panorama, nosso objetivo aqui foi avaliar simultaneamente a influência de impactos antrópicos na paisagem e na estrutura dos habitats de reprodução e como estes podem influenciar estrutura filogenética de uma metacomunidade de anfíbios em um *pool* filogenético regional restrito aos campos associados à Mata Atlântica. A estrutura filogenética da metacomunidade de anfíbios foi caracterizada utilizando o método de ponderação filogenética difusa, seguido por análise de coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS). Nós empregamos análise de redundância parcial (RDAP) para analisar as relações entre os clados filogenéticos e os gradientes ambientais e espaciais. Por meio de análise de partição de variância, verificamos que as variáveis ambientais e espaciais juntas explicaram 27% da variabilidade na composição filogenética, sendo que as variáveis ambientais explicaram a maior parte da variação. Adicionalmente, o espaço teve um papel fundamental na estruturação da composição filogenética, principalmente pela sua associação significativa com as variáveis da paisagem. Nossos resultados indicaram padrões espaciais nas variáveis de paisagem em escalas ampla (regional) e fina (entre corpos d'água), que influenciam a estrutura filogenética desta metacomunidade regional. As variáveis locais não apresentaram associação com os gradientes espaciais. Nossos resultados sugerem que a influência de filtros espaciais PCNMS sobre a estrutura filogenética de anfíbios está mais relacionada aos gradientes ambientais do que a limitação por dispersão pelas linhagens filogenéticas. Assim, processos espaciais através de dinâmicas neutras, parecem exercer uma influência menor do que processos determinísticos relacionados ao nicho na distribuição de clados filogenéticos dos anfíbios dos campos naturais da Mata Atlântica. Acreditamos que o desenvolvimento de estudos que possam avaliar e inferir previsões sobre variações na estrutura filogenética de comunidades biológicas, concomitantemente capazes de detectar quais os principais gradientes ambientais influenciando a distribuição de clados distintos são de fundamental importância na formulação e aplicação de diretrizes de conservação.

Palavras-chave: Anfíbios. Metacomunidade. Uso de Solo. Estrutura Filogenética. Campos da Mata Atlântica.

INTRODUÇÃO

Várias hipóteses, não mutuamente exclusivas, tentam explicar os padrões geográficos de distribuição das espécies (Pianka, 1966; Gaston, 2000). Essas hipóteses incluem efeitos da energia, produtividade, heterogeneidade ambiental, eventos históricos e efeitos puramente estocásticos (Willig et al., 2003). No que diz respeito aos anfíbios parece haver um consenso de que, dentre essas várias hipóteses, eventos históricos e efeitos climáticos atuais e pretéritos, notadamente podem predizer de forma bastante satisfatória os padrões de diversidade em grandes escalas (e.g., Duarte et al., 2014; Silva et al., 2014; Martins, 2014). Já em escalas menores processos ecológicos como adaptações às condições locais e interações biológicas influenciam na determinação da composição de espécies nas comunidades locais (Purrenhage & Boone, 2009; Silva et al., 2012; Prado & Rossa-Feres, 2014). Desta forma, padrões de distribuição de espécies parecem ser resultantes de interações complexas entre processos históricos e ecológicos ao longo de gradientes ambientais e espaciais (Leibold et al., 2010). Contudo, atualmente precisamos considerar que os padrões de diversidade estão

distribuídos ao longo de um cenário antropocênico, onde o homem exerce uma enorme influência sobre os padrões de distribuição das espécies (Stuart et al., 2004), além de influenciar em seus aspectos de trajetória evolutiva. Esse cenário gera uma necessidade não só pelo entendimento dos padrões, mas também dos processos ecológicos e evolutivos subjacentes (Diniz-Filho et al., 2009).

O Brasil, é um país megadiverso em anfíbios, abrigando a maior diversidade de anfíbios do mundo, sendo a perda ou alteração dos habitats por influência antrópica a principal ameaça e causa de declínios de populações (Silvano & Segalla 2005; Haddad 2008). Ações antropogênicas estão diretamente associadas ao declínio dos anfíbios e inúmeros trabalhos relatam como alterações nas características locais dos habitats e da paisagem levam a perdas de diversidade taxonômica e alteração na composição de espécies nas comunidades locais (e.g., Beja & Alcazar, 2003; Parris & Lindenmayer, 2004; Machado et al., 2012). Em geral, investigações convencionais dos padrões de distribuição das espécies destinam-se a sintetizar a informação taxonômica, enquanto outras dimensões da biodiversidade são negligenciadas (Cianciaruso et al., 2009; Loyola et al., 2013). No entanto, sabemos, por exemplo, que duas comunidades locais podem ter níveis diversidade taxonômica semelhantes, enquanto contemplam diferentes linhagens filogenéticas (Duarte, 2011). Não obstante, é possível também que comunidades locais apresentem composições completamente diferentes, mas possam compartilhar de mesma história evolutiva, contemplando pouca variação evolutiva (Peixoto et al., 2013).

Diferentes regiões sofrem influência de diferentes processos históricos e evolutivos, que por sua vez influenciam a composição de espécies (Ricklefs & Schutler, 1993, Ricklefs et al. 2004). Além disso, diferentes regiões estão sob a influência de diferentes impactos, que variam ao longo do tempo e do espaço, sendo a influência destes impactos contingenciais a *pools* filogenéticos específicos. Uma vez que as relações entre o ambiente e espécies variam entre regiões e dependem da escala espacial (Ricklefs et al., 2004), somente através de uma eficaz caracterização dos gradientes ambientais e espaciais que governam as distribuições dos clados dos anfíbios em nível específico de sistemas ecológicos regionais é que podemos implementar estratégias bem-sucedidas de conservação em face de uma crise de biodiversidade antrópica que ameaça muitas espécies do mundo com a extinção (Brook et al. 2008).

Assim, levando em consideração este cenário, nosso objetivo foi incorporar componente histórico evolutivo (i.e. relação filogenética entre as espécies) na avaliação de como o tipo de uso e cobertura do solo, além da estrutura dos habitats de reprodução podem influenciar estrutura filogenética de uma metacomunidade de anfíbios em escala regional. Nesse contexto, nós avaliamos o modo como clados filogenéticos distintos respondem aos diferentes gradientes ambientais e espaciais num *pool* de espécies regional restrito a paisagem de campos naturais associados a Floresta com Araucária, paisagem extremamente ameaçada contemplada dentro do bioma Mata Atlântica.

Especificamente, nosso trabalho buscou responder as seguintes perguntas: (1) Qual a importância relativa de processos ambientais e espaciais na estrutura filogenética de uma metacomunidade de anfíbios em paisagem subtropical? (2) Quais descritores ambientais e espaciais estão associados a estrutura filogenética desta metacomunidade regional? (3) Características dos corpos d'água e da paisagem atuam como filtro filogenético? Se sim, quais clados estariam sendo filtrados? (4) Em qual escala espacial a composição filogenética está estruturada?

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em uma paisagem típica da região sul do Brasil caracterizada pela presença de campos naturais entremeados a formações florestais do domínio Mata Atlântica. Estes campos naturais associados à Mata Atlântica exibem, em sua maior extensão, um relevo suave ondulado e estão sob a influência predominante do tipo climático Cfb (temperado úmido) de Köppen (Vélez et al., 2009; Cruz, 2007). A média anual da temperatura varia entre 16°C a 22°C, a precipitação média anual entre 1.500 e 2.000 mm, a estação seca é ausente e as chuvas são bem distribuídas ao longo do ano, com verões quentes e possibilidade de geadas e neve durante o inverno (Nimer, 1990).

2.2. Coleta de dados e delineamento amostral

O estudo foi desenvolvido em oito unidades de conservação (UCs) e entorno, localizadas nos Estados do Paraná e Santa Catarina, sul do Brasil (Apêndice 1). Foram amostrados de 8 a 14 corpos d'água em cada localidade, totalizando 81 corpos d'água. As amostragens foram realizadas entre janeiro de 2013 à dezembro de 2014, sempre contemplando uma sequência de 12 meses em cada área.

A riqueza de espécies e abundância populacional foram determinadas pelo método de amostragem em sítio de reprodução (Scott Jr. & Woodward, 1994), onde o perímetro de cada corpo d'água foi percorrido lentamente, sendo anotados todos os indivíduos avistados e/ou machos em atividade de vocalização. A sequência de amostragem nos diversos corpos d'água diferiu a cada visita para minimizar as variações decorrentes do turno de vocalização das espécies (Conte & Rossa-Feres, 2006).

2.3. Variáveis locais

As variáveis locais foram mensuradas durante inspeção em campo no período de dezembro de 2013 a janeiro de 2014 (com exceção do hidroperíodo, mensurado ao longo de todo período de amostragem), quando os são registrados os maiores volume de precipitação e média térmica na região (Cruz, 2007). Para cada corpo d'água foram determinados os seguintes descritores ambientais (Tabela 1):

- **Área (ARE):** o comprimento e a largura foram mensurados e o tamanho extrapolado de acordo com a forma do corpo d'água: forma elíptica (a = comprimento e b = largura, de tal forma que a área = $a \times b \times \pi$) ou retangular (a = comprimento e b = largura, de tal forma que a área = $a \times b$). Os corpos d'água amostrados variaram de 43m² a 18.934m² ($\bar{X}$ = 1.709 $\pm$ se = 2.752) de área;

- **Profundidade do corpo d'água (PRO):** profundidade máxima do corpo d'água medida em centímetros. Os corpos d'água amostrados variaram em profundidade de 8 a 200 cm ($\bar{X}$ = 104,37 $\pm$ se = 71,47).

- **Hidroperíodo (HID):** categorizado conforme o número de meses em que retiveram água, sendo 1= até 4 meses (efêmeros), 2= entre 4 e 9 meses (semipermanentes) e 3= mais que 9 meses (permanentes).

- **Heterogeneidade da vegetação emergente no interior do corpo d'água (HVI):** categorizado em relação aos tipos de vegetação emergentes registrados (herbácea, macrófitas, arbustiva e arbórea), sendo: 1= nenhum tipo de vegetação, 2= apenas um tipo de vegetação emergente, 3= dois tipos de vegetação emergente, 4= três tipos de vegetação emergente e 5= mais de três tipos de vegetação emergente.

- **Porcentagem da superfície do corpo d'água com vegetação emergente (PVI).**

- **Heterogeneidade de vegetação nas margens dos corpos d'água (HVM):** categorizada em relação aos tipos de vegetação registrados (herbáceo, arbustivo, árvores esparsas, árvores densamente agrupadas), sendo: 1= nenhuma vegetação 2= apenas um tipo de vegetação, 3= dois tipos de vegetação, 4= três tipos de

vegetação nas margens e 5= quatro tipos de vegetação nas margens.

- **Cobertura de dossel (COB)**: as medidas foram determinadas através com um densímetro esférico (Forestry, Jackson, MS, EUA), obtendo-se a média a partir de quatro mensurações nas quatro posições cardeais (Norte, Sul, Leste, Oeste) no corpo d'água.

2.4. Variáveis da paisagem

A fim de mensurar os elementos específicos da paisagem adjacentes aos corpos d'água, foram determinados *buffers* em escalas de 250 m, 500 m e 1.000 m de raio a partir de cada corpo d'água.

Em cada *buffer* foram mensuradas as seguintes características de composição e configuração da paisagem (Tabela 2-4; Apêndice 6-7):

- **Distância ao fragmento florestal mais próximo (DFG)**, em metros.
- **Distância até a poça mais próxima ocupada por anuros (DPP)**, em metros.
- **Cobertura de água (AGU)**: quantidade de área (m²) correspondente a superfície de água nos buffers, como indicativo da disponibilidade de habitats aquáticos.
- **Cobertura de campos naturais (CAM)**: quantidade de área (m²) de superfície de solo coberta por campos naturais em cada *buffer*.
- **Cobertura de floresta nativa (FOR)**: quantidade de área (m²) de superfície de solo coberta por formações florestais em cada *buffer*.
- **Cobertura de área agrícola (CUL)**: quantidade de área (m²) de superfície de solo coberta por formações de cultivo agrícola, em sua maioria soja, milho e trigo, em cada *buffer*.
- **Cobertura de área antropizada (ANT)**: quantidade de área (m²) de superfície de solo coberta por áreas sob influência de alguma atividade antrópica, em geral áreas alteradas por propriedades agrícolas, pequenas vilas, estradas.
- **Cobertura de área com reflorestamento de exóticas (REF)**: quantidade de área (m²) de superfície de solo coberta por reflorestamento com exóticas, em sua maioria *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*, em cada *buffer*.
- **Produtividade (NDVI)**: utilizamos os valores médios de NDVI (“*Normalised Difference Vegetation Index*”) dos *buffers* nas diferentes escalas (250 m, 500 m, 1000 m) como um indicativo da produtividade primária da paisagem (Chust *et al.* 2003). O NDVI é um indicador de atividade fotossintética e está relacionado a biomassa (Lillesand & Kiefer, 2008). Os valores de NDVI variam entre -1 (e.g., habitats com menores biomassas por exemplo, campos e cerrados) e 1 (e.g., habitats de alta produtividade primária por exemplo, habitats florestais).
- **Heterogeneidade da paisagem (STD)**: nós utilizamos o desvio padrão (STD) do NDVI como um indicativo da heterogeneidade da paisagem (Chust *et al.*, 2003).

As mensurações da paisagem foram obtidas por interpretação visual e classificação manual de imagens aéreas (escala 1:25.000), obtidas pelo satélite Landsat-8 (disponível em <http://www.usgs.gov/>), utilizando programa computacional ArcGIS 10.1 (ESRI, 2011). As variáveis DPP e DFG foram determinadas em imagens aéreas de alta resolução da região, disponíveis no Google Earth (<http://earth.google.com/>).

2.5. Variáveis espaciais

O ambiente físico por si só é espacialmente heterogêneo e essa estrutura espacial pode estar relacionada à distribuição espacial das espécies e, assim, o espaço tem um papel fundamental na distribuição das espécies e na sua associação com variáveis ambientais (Hawkins, 2012). Para descrever o espaço e sua variação nós empregamos a Análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM; Borcard & Legendre, 2002). Esta análise extrai autovetores espaciais (PCNMs) que descrevem o espaço e sua variação em múltiplas escalas, os quais foram utilizados para representar como as diferentes unidades amostrais estão espacialmente relacionadas em nosso conjunto de dados (Borcard & Legendre, 2002; Dray et al., 2006).

Para gerar os PCNMs, primeiramente extraímos uma matriz de distância geodésica, com base nas coordenadas geográficas (latitude e longitude) dos corpos d'água amostrados. Em seguida, truncamos esta matriz de distância em seu limiar (*threshold* = 131.014 km), que é o valor que corresponde a maior distância geográfica conectando duas poças entre todas as poças em uma rede de vizinhança (“*Minimum Spanning Tree*”; Figura 1) (Rangel et al., 2006). Todas as poças separadas por distâncias menores do que a distância considerada limiar (Figura 1) são consideradas conectadas, ao passo que aquelas com valores maiores que o limiar, são consideradas desconectadas. Em seguida, aplicamos uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA; Legendre & Legendre, 2012) nesta matriz de distância truncada para gerar os PCNMs, que serão utilizados como variáveis preditoras do espaço e sua variação, também conhecidos por filtros espaciais. Foram gerados 19 PCNMs que descrevem a estrutura espacial correspondente às diferentes escalas espaciais contempladas em nosso conjunto de dados. Os primeiros autovetores detectam e quantificam a estrutura espacial que corresponde às escalas espaciais mais amplas, ou seja, contemplam a maior parte da variação espacial referente a área total amostrada (Dray et al., 2012). Sucessivamente, os demais autovetores descrevem estruturas espaciais em escalas mais finas, geralmente associadas à variação espacial em escalas locais (Dray et al., 2012).

Todas as análises foram realizadas no programa computacional R (R Core Team, 2011), sendo utilizadas as funções *rdist.earth*, pertencente ao pacote *fields* (Furrer et al., 2011), e *PCNM*, do pacote *packfor* (Legendre et al., 2010), para a obtenção da matriz geodésica e análise de PCNM, respectivamente.

2.6. Estrutura filogenética

Para montar a proposta filogenética para as espécies registradas, adotamos a hipótese filogenética de Pyron (2014) que inclui 3.309 espécies (~ 45% de todas as espécies de anfíbios conhecidas). Esta hipótese filogenética baseia-se no sequenciamento de informação de 12 loci (9 genes nucleares e 3 mitocondriais) (ver Pyron & Wiens, 2011). As espécies registradas que não estavam presentes na filogenia proposta por Pyron (2014), foram inseridas em nossa árvore filogenética manualmente, com base na substituição por outra do mesmo clado. Por exemplo, Pyron (2014) não apresenta a espécie *Dendropsophus microps*, mas apresenta *Dendropsophus parviceps*. Uma vez que *Dendropsophus microps* pertence ao clado *parviceps* (Frost et al., 2015), *Dendropsophus parviceps* foi substituída por *Dendropsophus microps* e incluída assim em nossa árvore filogenética. Na proposta filogenética de Pyron (2014), as idades dos nós estão datadas em escala de milhões de anos. A partir desta datação é possível estimar os comprimentos dos ramos da árvore filogenética e calcular o tempo de divergência (distância filogenética em milhões de anos) entre todas as espécies.

Com base na abundância das espécies nos corpos d'água e na distância filogenética foi gerada uma matriz de composição de espécies ponderada pela filogenia, pelo método de ponderação filogenética difusa (*Phylogenetic Fuzzy-Weighting*, Pillar & Duarte, 2010). Este método permite descrever a distribuição dos

clados através da relação filogenética entre as espécies e assim definir as comunidades locais pelo peso filogenético das espécies que a compõem (Duarte, 2011). A matriz gerada pela ponderação filogenética difusa (matriz de similaridade filogenética) foi submetida à Análise de Coordenadas Principais (PCoA, Legendre & Legendre, 2012), utilizando como medida de dissimilaridade a raiz quadrada do índice de Bray-Curtis com correção de Lingoes para autovalores negativos (Legendre & Anderson, 1999), a fim de extrair coordenadas principais de estrutura filogenética *PCPS* (*Principal Coordinates of Phylogenetic Structure*, Duarte, 2011). Desta forma são gerados autovetores ou gradientes filogenéticos, que correspondem a eixos ortogonais independentes (*PCPS*) que contemplam a variação filogenética. Dessa forma podemos comparar as comunidades em relação à composição filogenética, e identificar quais clados estão associados a cada gradiente filogenético, além de possibilitar a investigação destes gradientes filogenéticos em relação diferentes gradientes ambientais (Duarte 2011). Os primeiros *PCPS* (aqueles com os maiores autovalores) tendem a capturar diferenças filogenéticas dos ramos basais em relação aos terminais, onde há maior variação de idades. Os *PCPS* com menores autovalores capturam variações em direção aos ramos intermediários e terminais da árvore filogenética (Duarte, et al., 2012). Para mais detalhes sobre o método ver Pillar & Duarte (2010) e Duarte et al. (2016). Para realização desta análise e obtenção dos *PCPS*, nós utilizamos a função *pcps* do pacote *PCPS* (Debastiani, 2015), no programa computacional R (R Core Team, 2011).

3. ANALISES ESTATÍSTICAS

3.1 Tratamento dos dados e seleção da variáveis preditoras

Devido a heterogeneidade das variáveis preditoras em suas diferentes escalas e com o objetivo de reduzir o efeito de *outliers* e normalizar os dados, os valores das variáveis foram transformados pela aplicação de log para variáveis em m², de arco seno para variáveis em porcentagem, e de raiz quadrada para distância até a poça mais próxima e até o fragmento mais próximo (Zuur et al., 2010). Após as transformações, todas as variáveis foram padronizadas em uma mesma escala, com média zero e desvio padrão 1 através da função *standardize*, no pacote *vegan* (Oksanen, 2015). A existência de colinearidade entre as variáveis preditoras foi verificada por meio da análise de fator de inflação da variância (VIF; Zuur et al., 2010), sendo as variáveis com valores de $VIF \geq 3$ consideradas colineares (Zuur et al., 2010). Esta análise foi realizada em diferentes etapas. Primeiramente, verificamos a presença de colinearidade nas variáveis ambientais locais (e.g., ARE, HID, PRO). Em seguida, para as variáveis de paisagem, a verificação foi feita de forma hierárquica em relação a suas escalas de mensurações: primeiro para o subconjunto de variáveis em suas respectivas escalas (250m, 500m, 1.000m), posteriormente para todas variáveis de paisagem juntas (250m+500m+1.000m). Foi identificada colinearidade para as variáveis AGU500m, NDVI500m, CUL250m, FOR1000m, REF500m, FOR250m, NDVI1000m, STD500m, ANT1000m, CAM250m, CUL500m, sendo estas variáveis excluídas das análises *a posteriori*.

Para selecionar apenas as variáveis exploratórias que estão associados de forma significativa ($p \leq 0,05$) à variação na composição filogenética, nós utilizamos o critério de seleção de *Forward* (“*Forward Selection*”) com procedimento de dupla parada proposto por Blanchet et al. (2008). Este procedimento consiste em realizar um teste global, incluindo todas as variáveis exploratórias através de uma análise de Redundância (RDA). O R^2_{adj} (Peres-Neto et al., 2006) do teste global é então utilizado como um critério de seleção que, adicionalmente ao valor de *alfa* 0,05, seleciona quais variáveis exploratórias serão mantidas. O passo seguinte consiste no critério de seleção de *forward*, para selecionar as variáveis utilizando o cálculo da razão de *F*, sendo o valor de *P* obtido pela permutação dos resíduos (Legendre & Legendre, 2012). Caso o R^2

adj daquelas variáveis que obtiveram valores de $P < 0,05$ durante o critério de seleção de *forward*, seja menor que o R^2_{adj} do teste global (aquele que inclui todas as variáveis) da RDA, uma nova variável é adicionada à análise e o teste de permutação é realizado novamente; caso contrário o procedimento se encerra (mais detalhes ver Duarte, 2014). Para esta análise nós utilizamos a função *forward.sel*, implementado no pacote *packfor* (Dray, 2009). Este procedimento foi realizado para cada subconjunto de variáveis preditoras: 1) primeiramente para o subconjunto de variáveis espaciais; 2) posteriormente, para o subconjunto de variáveis da paisagem; 3) e por fim, para o subconjunto de variáveis locais dos corpos d'água.

3.2 Particionando o efeito das variáveis preditoras locais, paisagem e espaço na metacomunidade.

Para avaliar a influência das variáveis locais, da paisagem e variáveis espaciais na estrutura filogenética (PCPS) dos anfíbios na metacomunidade de campos naturais, empregamos o método de partição da variância (Borcard et al., 1992) por meio de Análise de Redundância Parcial (RDAP; Legendre & Legendre, 2012). Esta análise permite dividir a porcentagem total de variação explicada por contribuições partilhadas e individuais do conjunto de variáveis preditoras, neste caso, complexidade estrutural dos corpos d'água, características da paisagem de entorno e o espaço.

Ao utilizar três matrizes exploratórias (variáveis da paisagem, locais, e do espaço), oito componentes de variação são gerados (Peres-Neto et al., 2006): Local puro (L): fração de variação na estrutura filogenética explicada apenas pelas variáveis preditoras locais dos corpos d'água, independentemente da variação espacial e das características da paisagem. Essa é a fração da variação que pode ser explicada por descritores ambientais independentemente de qualquer estrutura espacial ou de características da paisagem de entorno dos corpos d'água; Espacial puro (E): variação explicada pelas variáveis espaciais independentemente de qualquer variável ambiental local ou da paisagem; Paisagem pura (P): fração de variação na estrutura filogenética explicada apenas pelas variáveis ambientais da paisagem, independentemente da variação espacial e das características locais dos corpos d'água; componente local espacialmente estruturado (LE): representa a sobreposição da variação explicada pelas variáveis espaciais e ambientais locais dos corpos d'água conjuntamente. Podemos considerar esse componente como características dos corpos d'água que estão estruturadas espacialmente ou o componente do espaço vinculado a uma ou mais variáveis ambientais locais dos corpos d'água; Paisagem espacialmente estruturada (PE): representa a fração da variação que pode ser explicada pelos descritores da paisagem que estão estruturados espacialmente. Representa o componente do espaço vinculado a uma ou mais variáveis ambientais da paisagem; Variáveis locais e da paisagem espacialmente estruturados (LPE): componente da variação explicado pelas variáveis estruturais dos corpos d'água e características da paisagem que estão estruturadas espacialmente. Este componente indica a fração de sobreposição da variação dos componentes locais, da paisagem e do espaço que estão correlacionados; Componente não explicado (U), que representa os resíduos da análise. Posteriormente, a significância da contribuição de cada componente isolado (Paisagem, Local e Espaço), foi testada utilizando análise de variância com teste de permutação de Monte Carlo com 999 aleatorizações (Peres-Neto et al., 2006).

Nós também compilamos uma matriz de similaridade filogenética através do índice *philosor* utilizando a função *philosor* do pacote *picante* (Kembel et al., 2010). Este índice calcula a distância filogenética entre duas comunidades através dos comprimentos de ramos compartilhado entre elas. Uma vez compilada a matriz de similaridade filogenética nós aplicamos o correlograma de Mantel (Legendre & Legendre, 2012) para avaliar a correlação espacial na similaridade da composição filogenética. Adicionalmente, nós calculamos correlogramas utilizando a mesma rede de vizinhança (*Minimum Spanning Tree*) utilizada para calcular os PCNMs, para analisar os padrões espaciais de cada uma das variáveis

ambientais e de cada um dos gradientes filogenéticos (*PCPS*) individualmente. Para identificar as variáveis ambientais relacionadas às variáveis espaciais, nós realizamos uma regressão linear entre cada *PCNM* (variáveis explicativas) em função das variáveis ambientais (variáveis de preditivas; Borcard et al., 2004).

Com o objetivo de avaliar a influência independente de cada uma das variáveis ambientais nas relações filogenéticas da metacomunidade, utilizamos a função '*PCPS.sig*' do pacote *PCPS* (Debastiani, 2015), que implementa o procedimento de GLM (modelos lineares generalizados) ajustado à distribuição Gaussiana (Nelder & Wedderburn, 1972). A significância do modelo é obtida através de dois modelos nulos, com diferentes procedimentos de permutação. O primeiro procedimento aleatoriza as unidades amostrais (*site shuffle*) em relação as variáveis ambientais e o segundo aleatoriza os terminais (*taxa shuffle*) em toda a árvore filogenética. O primeiro modelo nulo (*site shuffle*) avalia se a variável ambiental está influenciando a distribuição dos clados de espécies em um conjunto de comunidades locais. Caso exista um efeito da variável ambiental e essa relação seja significativa, essa influência pode ou não depender da relação filogenética das espécies que co-ocorrem, o que nos leva ao segundo modelo nulo, condicionado após a validade do primeiro. O segundo modelo nulo avalia se a influência do gradiente de ambiental na distribuição das espécies nas comunidades locais depende da proximidade filogenética entre elas. Desta forma, utilizando este procedimento é possível avaliar a influência de variáveis ambientais na composição de espécies e, não obstante, se este efeito depende ou não das relações filogenéticas entre as espécies (ver Duarte *et al.*, 2016). Esta abordagem nos permite evidenciar quais nós filogenéticos (clados de espécies) estão mais fortemente associados a cada variável ambiental (Duarte et al., 2016).

4. RESULTADOS

Foram registradas 56 espécies de cinco famílias de anfíbios nos 81 corpos d'água amostrados em paisagem de campos naturais associados a Mata Atlântica. Mais de metade das espécies (N=35, 62%) pertencem à família Hylidae, seguida por Leptodactylidae (N=11, 19%), Bufonidae (N=6, 11%), Odontophrynidae (N=3, 5%) e Microhylidae (N=2, 3%) (Apêndice 8).

A análise de Coordenadas Principais na Matriz de Composição ponderada pela filogenia gerou 80 *PCPSs*. Para representar a variação filogenética através da utilização dos *PCPSs* como variáveis resposta, nós optamos por incluir somente os eixos *PCPS* que representaram mais que 5% de variação filogenética total (ver Duarte, 2011). A inclusão de *PCPSs* com frações de variação filogenética muito diluídas, que apresentam baixos autovalores, torna difícil a interpretação das relações entre os clados e das relações entre as variáveis ambientais (Duarte, 2011). Dessa forma, somente os cinco primeiros *PCPSs* foram submetidos à análise de partição da variância, uma vez que a maior parte da variação filogenética ($\cong 64\%$) foi concentrada nestes cinco eixos ortogonais.

O procedimento de seleção por *forward* das variáveis espaciais levando em consideração o valor de alfa de 0,05, selecionou 4 *PCNMs* que explicam de forma significativa a variação na matriz de composição filogenética (Figuras 2 e 3). Os *PCNMs* 1 e 2 podem ser classificados como variáveis de ampla escala espacial (Figura 2A–B), e os *PCNMs* 12 e 15 representam variáveis de escala fina ou local (Figura 3A–B). Os *PCNMs* 1 e 2 apresentaram autocorrelação espacial positiva e significativa (*I* de Moran = 0,43 e 0,37, respectivamente), enquanto os *PCNMs* 12 e 15 apresentaram autocorrelação espacial negativa (*I* de Moran = -0,021 e -0,02, respectivamente).

Das variáveis ambientais significativamente associadas com a composição filogenética, a aplicação deste mesmo procedimento selecionou três variáveis relacionadas ao subconjunto das variáveis preditoras de paisagem (CAM500m, CAM1000m e ANT250m) e duas relacionadas ao subconjunto de variáveis locais

(HVI e HID). O conjunto de variáveis preditoras explicou 27% da variação na estrutura filogenética das comunidades de anfíbios (Figura 4; Tabela 5), revelando que variáveis locais, da paisagem e variáveis espaciais influenciaram a variação da estrutura filogenética regional. O componente espacial puro (W) explicou 8 % ($R^2_{adj} = 0,08$; $p < 0,001$) e o componente local puro (L), que corresponde ao efeito das variáveis HID e HVI, explicou 6% ($R^2_{adj} = 0,06$; $p < 0,001$) da variação filogenética. O componente que corresponde a paisagem estruturada espacialmente (PE) explicou 5% da variação filogenética. O componente da paisagem puro (P), que corresponde ao efeito das variáveis CAM500, CAM1000 e ANT250, explicou 4% ($R^2_{adj} = 0,04$; $p < 0,001$) da variação filogenética, e o componente local estruturado na paisagem (LP) explicou 3% da variação filogenética. O componente compartilhado entre variáveis locais, variáveis da paisagem (LPE) e espaço explicou 1% da variação na estrutura filogenética (Figura 4; Tabela 5).

A composição filogenética foi negativamente correlacionada com o espaço na primeira classe distância (entre 0,04 e 28,80 km; Tabela 6). Isso significa que corpos d'água abaixo do limite da primeira classe de distância são similares em sua composição filogenética. Nossos resultados sugerem que este padrão ocorre devido as variáveis ambientais de paisagem, que influenciam a estrutura filogenética, estarem espacialmente estruturadas a curtas distâncias (Tabela 6; Figura 5–6). As variáveis locais HVI e HID não apresentaram relação com nenhuma das variáveis espaciais, ou seja, não estão associadas a nenhuma escala espacial, corroborando com os resultados evidenciados pelo componente local espacialmente estruturado da partição da variância. Esse resultado reforça que a estrutura filogenética da metacomunidade de anfíbios de campos Naturais é fortemente influenciada pela dependência espacial (i.e., componentes espaço e paisagem espacialmente estruturada).

A proporção de campos em um raio de 500m (CAM500m) e de 1000 m (CAM100m) do corpo d'água foram negativamente correlacionadas com os eixos *PCNM1* e *PCNM2*, contemplando uma estrutura espacial em ampla escala (Tabela 7). O eixo *PCNM1* diferenciou os corpos d'água amostrados na parte Oeste (W) daqueles da parte Leste (E) (Figura 2A) e o eixo *PCNM2* diferenciou os corpos d'água da região Norte daqueles da região Sul (Figura 2B). Isto indica que existe um gradiente espacial relacionado à proporção de campos na paisagem, que aumenta em direção a região Leste e ao Sul (Figura 7). A proporção de área antropizada na paisagem (ANT250) foi positivamente correlacionada com o eixo *PCNM2* (Tabela 7), indicando que existe um gradiente espacial representando um aumento na proporção de alteração antrópica nessa paisagem em direção Norte. Foi possível observar que a autocorrelação espacial associada com a maior proporção de campos na paisagem (CAM500m) principalmente na região sul (sudeste e sudoeste; Figura 8), enquanto que a variável alteração antrópica (ANT250m) é menos acentuada na região sul, aumentando em direção aos corpos d'água da região centro-leste e norte (Figura 9).

A proporção de campos na paisagem em um raio de 500m do corpo d'água (CAM500m) também apresentou estrutura espacial significativa em escala local (*PCNM12*; Tabela 7). Esse eixo corresponde a uma estrutura de autocorrelação espacial negativa, indicando que existe um gradiente espacial em escala local que se caracteriza pela ocorrência de corpos d'água bastante diferentes entre si em relação a este atributo da paisagem e que os corpos d'água tendem a estar próximos. Nesta dinâmica espacial, diferenças locais em neste atributo da paisagem são bastante acentuadas e corpos d'água vizinhos apresentam valores contrastantes. Essa estrutura espacial em escala local é evidenciada principalmente nas regiões Centro-Leste (E) e Nordeste (NE) (Figura 8).

Através dos eixos de ordenação canônica da RDA e da análise de associação entre eixos *PCPS* e preditores ambientais via modelo nulo (*site shuffle* e *taxa shuffle*) foi possível evidenciar quais variáveis ambientais são significativamente relacionadas com cada gradiente filogenético representados pelos *PCPS*. Os

dois primeiros eixos da RDA correspondem a 90% da variância total entre as variáveis ambientais (Tabela 8). O primeiro eixo canônico (RDA1: 66%) foi positivamente correlacionado com a proporção de área antropizada na paisagem (ANT250m) e com a heterogeneidade da vegetação no corpo d'água (HVI), e negativamente correlacionado com a proporção de campos em um raio de 500 m do corpo d'água (CAM500m) e com o hidroperíodo (HID). Este eixo representa um gradiente que varia de corpos d'água com hidroperíodos longos e pouca heterogeneidade de vegetação em seu interior à corpos d'água com hidroperíodos curtos (efêmeros e temporários) mas com grande heterogeneidade de vegetação em seu interior (Figuras 10 e 11). O segundo eixo canônico (RDA2: 24%) foi positivamente correlacionado com a proporção de campos em um raio de 500m (CAM500m) e 1.000 metros (CAM1000m) do corpo d'água, e negativamente correlacionado com a proporção de área alterada por influência antrópica em um raio de 250 m do corpo d'água (ANT250m), com a heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água (HVI) e com o hidroperíodo (HID) (Figura 10 e 11). Este eixo representa um gradiente ambiental que varia de áreas abertas de campos naturais à áreas degradadas por influência antrópica. Nós verificamos que as variáveis hidroperíodo (HID) e áreas alteradas por influência antrópica em um raio de 250 m do corpo d'água (ANT250m) foram importantes estruturadores filogenéticos, que influenciaram positivamente (ANT250m) e negativamente (HID) a variação filogenética contemplada pelo primeiro *PCPS1*, sendo este gradiente filogenético associado ao clado Microhylidae (Figuras 12A–B, 13). Já a variável hidroperíodo também foi um importante estruturador filogenético, influenciando de forma positiva principalmente a variação filogenética contemplada no *PCPS2*, que corresponde à ocorrência dos hilídeos do clado *Hypsiboas* (Figura 12C). Isso significa que poças com hidroperíodo mais longo influenciam de forma determinante a estrutura filogenética desta metacomunidade, principalmente pela sua forte associação com as espécies do clado *Hypsiboas* (Figura 14). Nós também encontramos uma relação significativa e positiva entre a variação filogenética contemplada pelo *PCPS5*, associada aos hilídeos do clado *Dendropsophus* com a heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água (HVI) e uma relação negativa entre maior proporção de campos nativos em um raio de 1000 m do corpo d'água com as linhagens representadas por este clado (Figura 12D–E, 15). Isso significa que a influência destes gradientes ambientais na composição de espécies depende da relação filogenética, principalmente pela forte associação com alguns clados (Figura 13)

5. DISCUSSÃO

A forte associação de alguns clados a determinados gradientes ambientais corroboram com nossa expectativa de que características dos corpos d'água e da paisagem atuam como filtro filogenético influenciando a estrutura filogenética da metacomunidade. Nós evidenciamos, que a composição filogenética dos anfíbios dos campos associados ao bioma Mata Atlântica foi significativamente explicada por duas variáveis ambientais estruturais dos corpos d'água (HVI e HID) e duas associadas as características da paisagem de entorno (ANT250m e CAM1000m). É importante destacar, que o gradientes associados a composição da paisagem, como a extensão de campos nativos nas adjacências dos corpos d'água (CAM1000m) e áreas antropizadas são espacialmente estruturados. Adicionalmente, o espaço puro teve um papel fundamental na distribuição da composição filogenética. Padrões espaciais na distribuição das comunidades podem ser relacionados com características intrínsecas das espécies, tais como limitação por dispersão, ou características extrínsecas as espécies, quando as espécies respondem a gradientes ambientais espacialmente estruturados (Fortin & Dale, 2005). Desta forma, processos determinísticos baseados no nicho ou processos neutros baseados na limitação por dispersão podem gerar uma estrutura de autocorrelação e padrões espaciais similares (Smith & Lundholm, 2010). Recentemente, trabalhos sugerem que filtros espaciais

que contemplam um padrão de autocorrelação em escalas mais amplas, estariam associados gradientes ambientais não mensurados, enquanto filtros espaciais que detectam uma estrutura de autocorrelação espacial em escala fina, seriam decorrentes da limitação por dispersão das espécies (Gilbert & Lechowicz, 2004; Jones et al., 2006). Em nosso estudo observamos uma dinâmica espacial onde a composição filogenética apresenta uma estrutura espacial em escalas amplas e finas. Ademais, foi possível observar que os filtros espaciais estão correlacionados as variáveis ambientais de forma significativa em ambas as escalas (amplas e finas). Isto significa que o ambiente apresenta forte estrutura espacial tanto em escala ampla ou regional quanto em escalas finas ou locais entre corpos d'água próximos. Neste sentido, a influência de filtros espaciais (PCNMS) sobre a estrutura filogenética de anfíbios está mais relacionada aos gradientes ambientais do que a limitação por dispersão pelas linhagens filogenéticas. Nossos resultados sugerem que processos determinísticos baseados no nicho das espécies, exerçam maior influência na estrutura espacial da composição filogenética do que processos espaciais relacionados a limitação por dispersão (Hubbel, 2001).

Os anfíbios são organismos considerados com baixa vagilidade (Smith & Green, 2005) e sua dispersão geralmente está restrita as adjacências de corpo d'água ou á corpos d'água próximos (Semlitsch, 2008). Ao evidenciamos uma estrutura espacial em escala fina, é sensato considerar tanto limitação por dispersão ou comportamento filopátrico acentuado. No entanto, uma vez que os filtros espaciais em escalas finas estão relacionados de forma significativa com variáveis ambientais da paisagem (ANT250m e CAM 500m), isso sugere que autocorrelação espacial em escala fina também possa ocorrer de forma determinística concomitante com limitação por dispersão. O cenário contemplado em nosso sistema ecológico é constituído por uma paisagem mosaico bastante heterogênea, na qual evidenciamos que algumas características da paisagem adjacente aos corpos d'água apresentam valores muito contrastantes entre corpos d'água vizinhos. Neste contexto, características da paisagem adjacente (i.e. composição da paisagem) podem atuar como barreiras físicas, mesmo em escalas finas (i.e. entre corpos da água próximos), restringindo a distribuição de alguns clados gerando um padrão de autocorrelação espacial em escala local. Uma vez que processos determinísticos baseados em nicho podem estar subjacentes a limitação por dispersão, especialmente quando associados a componentes ambientais espacialmente heterogêneos (Chesson, 2000) padrões espaciais em escalas finas podem ser gerados ao passo que as espécies respondem aos gradientes ambientais autocorrelacionados espacialmente nesta escala (Legendre, 1993).

Adicionalmente, nós verificamos que a influência dos variáveis ambientais na distribuição dos clados filogenéticos na metacomunidade dos anfíbios dos campos naturais associados ao bioma Mata Atlântica foram concentrados em determinados nós específicos. Foi possível observar também que clados ricos em espécies em nosso *pool* regional, como os hilídeos, apresentaram diferentes nós relacionados a diferentes gradientes ambientais. Nós detectamos que as linhagens do clado *Hypsiboas* foram positivamente associados a corpos d'água com hidroperíodos mais longos. Enquanto as linhagens do clado dos *Dendropsophus* foram positivamente associados a heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água, além de serem negativamente afetados por maior cobertura de campo nativo em um raio de 1000 metros nas adjacências do corpo d'água.

Diversos são os relatos na literatura das espécies do grupo *Hypsiboas* associados a corpos d'água permanentes (i.e. *Hypsiboas faber*, Brassaloti 2010; *H. prasinus*, Conte & Rossa-Feres, 2007; *H. pulchellus*, Kwet et al., 2004; *H. leptolineatus*, Hiert & Moura, 2010; *H. albopunctatus*, Aquino et al., 2010). O hidroperíodo de uma poça (disponibilidade de água ao longo do tempo) é um fator chave na determinação das espécies de anfíbios que irão ocupar um corpo d'água (Skelly et al., 1999; Werner et al., 2007). Sabe-se que esta variável influencia tanto durante a seleção do habitat pelo adulto, como também, no crescimento e

desenvolvimento das larvas (Skelly et al., 2002; Schiesari, 2006; Stoler & Relyea, 2010). Corpos d'água com hidroperíodo prolongados apresentam menor risco de dessecação e favorecem processos de colonização (Beja & Alcazar, 2003). Ademais, poças que apresentam hidroperíodo longos geralmente são maiores em extensão e mais heterogêneas, pois podem promover o estabelecimento de grande quantidade de plantas que influenciam de forma determinante a presença de diferentes espécies de hílídeos. Por exemplo, nosso estudo evidenciou que pequenos hílídeos do clado *Dendropsophus* são associados de forma significativa a maior heterogeneidade da vegetação nos corpos d'água. Sabe-se que estas espécies de hílídeos vocalizam empoleirados na vegetação e que corpos d'água com maior complexidade de vegetação proporcionam não somente uma maior variedade, como maior número de sítios de vocalização, amplexo e oviposição favorecendo a ocorrência destas espécies durante os eventos de reprodução (Silva et al., 2012; Gonçalves et al., 2015). Ainda em relação aos *Dendropsophus*, houve uma associação negativa deste clado em relação a maior cobertura de campos naturais em uma escala de 1.000 metros a partir do corpo d'água. Estes são os menores hílídeos presentes em nosso *pool* regional. Sabe-se que ambientes de campos apresentam variação extremas de temperatura e umidade (MMA, 2009) possivelmente constituindo uma barreira física associada a capacidade de dispersão e tolerância fisiológica destes pequenos hílídeos.

Não obstante, nós evidenciamos que as espécies do clado Microhylidae (i.e. *Elachistocleis bicolor* e *Chiasmocleis leucosticta*) foram positivamente associadas a áreas abertas que sofreram algum tipo de influência antrópica e negativamente relacionados a ambientes com hidroperíodos prolongados. Similarmente, Brum et al., (2014) avaliando o impacto do uso de solo em escala continental, também encontrou relação positiva entre a ocorrência do clado Microhylidae com área sobre influência antrópica. Em geral, as espécies do clado Microhylidae são oportunistas e apresentam padrão reprodutivo explosivo (*sensu* Wells 1977; Kwet & Di Bernardo, 1998, 1999; Rodrigues et al., 2003) e frequentemente são registradas vocalizando em ambientes alterados (Conte, 2010). Ao que parece existe uma relação entre filogenia e traços de história de vida que sugere a que grupo apresente poucas exigências de hábitat e, que suas espécies congêneras provavelmente compartilhem grande plasticidade ambiental.

Através de nossos resultados foi possível observar filtragem ambiental ao longo das relações filogenéticas entre as espécies que co-ocorrem, sendo verificada a influência de diferentes gradientes ambientais em determinados clados. Isto quer dizer, espécies estreitamente relacionadas tendem responder de forma semelhante aos gradientes ambientais, correspondendo a filtragem filogenética pelas características dos habitat e da paisagem na distribuição geográfica das linhagens de anfíbios (ver Brum et al., 2014). Estudos que investigaram relações entre gradientes ambientais e espaciais na estruturação filogenética dos anfíbios podem ser encontrados na literatura, contudo, em sua maioria são direcionados para escalas macroecológicas (Duarte et al, 2014; Silva et al., 2014; Brum et al., 2014). Análises em escalas espaciais amplas são extremamente úteis em um sistema hierárquico de tomada de decisões, pois permitem identificar regiões potencialmente importantes (Brum et al., 2014). No entanto, a complementaridade de escalas é imprescindível (Diniz-Filho et al., 2009). Assim, quando regiões importantes são identificadas, trabalhos em escalas mais regionais e locais com a utilização de dados mais detalhados permitem melhores avaliações sobre padrões de viabilidade populacionais, fragmentação de habitats e manutenção da diversidade (Diniz-Filho et al., 2009).

Entre os vertebrados, os anfíbios são o grupo com o maior número de espécies ameaçadas (IUCN, 2008). Não obstante, os principais fatores responsáveis por declínios em suas populações são taxonomicamente e geograficamente estruturados (Corey & Waite, 2008; Purvis, 2000). Estudos que contemplam diferentes aspectos ecológicos, como ecologia filogenética de comunidades, aumentam nosso entendimento sobre as regras de montagem das comunidades locais, além de auxiliar na determinação do

estado de vulnerabilidade destes organismos frente aos impactos nos diferentes contextos regionais. Um maior entendimento a nível local e regional nos leva a traçar diretrizes mais efetivas e políticas de conservação mais adequadas e contemplativas, maximizando assim a conservação desse grupo de organismos em escalas mais amplas (Buckley & Jetz, 2007). Nosso estudo é pioneiro no aspecto de mensurar diversos elementos específicos de cobertura e uso de solo e características locais dos corpos d'água simultaneamente ao contexto espacial dos corpos d'água em relação a variação filogenética de metacomunidades de anfíbios em um contexto regional (campos naturais do bioma Mata Atlântica). Acreditamos que a identificação dos principais gradientes filogenéticos associados a filtros ambientais de cobertura e uso de solo da paisagem, além do contexto estrutural dos corpos d'água, representam um importante passo para uma melhor compreensão dos processos de estruturação de metacomunidades de anfíbios neotropicais e fundamentais no direcionamento de políticas de conservação. Nossos resultados ressaltam o papel da paisagem e dos corpos d'água demonstrando que mecanismos ecológicos podem influenciar a distribuição de clados filogenéticos e coexistência de linhagens distintas.

6. REFERÊNCIAS

- Aquino, L., Bastos, R., Kwet, A., Reichle, S., Silvano, D., Azevedo-Ramos, C., Scott, N. & Baldo, D. (2010): *Hypsiboas albopunctatus*. The IUCN Red List of Threatened Species: e.T55378A11287129. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T55378A11287129>.
- Beja, P. & Alcazar, R. (2003): Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: An evaluation using amphibians. *Biological Conservation* 114: 317–326.
- Blanchet, F.G., Legendre, P. & Borcard, D. (2008): Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89: 2623–2632.
- Borcard D. & Legendre P. (2002): All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbor matrices. *Ecological Modelling* 153: 51–68.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992): Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. & Tuomisto, H. (2004): Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85: 1826–1832.
- Brassaloti, R.A, Rossa-Feres, D.C. & Bertoluci, J. (2010): Anurofauna da Floresta Estacional Semidecidual da Estação Ecológica dos Caetetus, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 10: 275-292.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S. & Bradshaw, C. J. A. (2008): Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 453–460.
- Brum, F.T., Gonçalves¹, L.O., Cappelatti, L., Carlucci, M.B., Debastiani, V.J., Salenguel, E.V., Seger, G.D.S., Both, C., Bernardo-Silva, J.S., Loyola, R.D. & Duarte L.S. (2013): Land Use Explains the Distribution of Threatened New World Amphibians Better than Climate. *PLoS ONE* 8(4): e60742. doi:10.1371/journal.pone.0060742.
- 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.
- Burnham, K.K.P. & Anderson, D.R.D. (2002): *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (2nd ed). Springer, New York.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. & Kembel, S.W. (2009): The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715.

- Chesson, P., (2000): Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- 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.
- Conte, C.E. (2010): Diversidade de Anfíbios da Floresta com Araucária. Tese de doutorado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto, SP.
- Conte, C.E., Rossa-Feres, D.C. (2006): Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia: Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 162–175.
- Conte, C.E. & Rossa-Feres, D.C. (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.
- Corey, S.J. & Waite, T.A. (2008): Phylogenetic autocorrelation of extinction threat in globally imperilled amphibians. *Diversity and Distributions* 14: 614–629.
- Cruz, G.C.F. (2007): Alguns aspectos do clima dos Campos Gerais. In: Patrimônio Natural dos Campos Gerais do Paraná (eds M. S. Melo., R. S. Moro & G. B. Guimarães) pp 59–72. UEPG, Ponta Grossa.
- Dray, S., (2009): packfor: Forward Selection with Permutation (Canoco p. 46). R package version 0.0-7/r58. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.
- Dray S, Legendre P, Peres-Neto, P.R. (2006): Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483–493.
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Cáceres, M., Dufour, A.B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J. & Wagner, H.H. (2012): Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82: 257–275.
- Debastiani, V.J. (2015): PCPS: Principal Coordinates of Phylogenetic Structure. R package version 1.0.2. <http://CRAN.R-project.org/package=PCPS>.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003): Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography* 12: 53–64.
- Diniz-Filho, J.A.F., Terribile, L.C., Oliveira, G. & Rangel, T.F.L.V.B. (2009): Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade* 5: 5–16.
- Duarte, L.S. (2011): Phylogenetic habitat filtering influences forest nucleation in grasslands. *Oikos* 120:208–215.
- Duarte, L.D.S., Both, C., Debastiani, V.J., Carlucci, M.B., Gonçalves, L.O., Cappelatti, L., Seger, G. D.S., Bastazini, V.A.G., Brum, F.T., Salengue, E.V. & Bernardo-Silva, J.S. (2014): Climate effects on amphibian distributions depend on phylogenetic resolution and the biogeographical history of taxa. *Global Ecology and Biogeography* 23: 213–222.
- Duarte, L.S., Pietro, P.V., Pillar, V.D. (2012): Assessing spatial and environmental drivers of phylogenetic assembly in Brazilian Araucaria forests. *Ecography* 35: 001–009.
- Duarte, L.S., Debastiani, V.J., Freitas, A.V.L., Pillar, V.D. (2016): Dissecting phylogenetic fuzzy weighting: theory and application in metacommunity phylogenetics. *Methods in Ecology and Evolution* 1–10.
- ESRI. (2011) ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute. Redlands CA.

- Furrer, R., Nychka, D. & Sain, S. (2011): fields: Tools for Spatial Data. R package version 6.6. <http://CRAN.R-project.org/package=fields>.
- Gaston K. J. (2000): Pattern and Process in Macroecology. Oxford, Blackwell.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2004): Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 7651-7656.
- Haddad, C.F.B. (2008): Anfíbios: uma análise da Lista Brasileira de Anfíbios Ameaçados de Extinção. In Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção (A.B.M. Machado, G.M. Drummond, & A.P. Paglia, eds.), pp. 287-324. Ministério do Meio Ambiente, Brasília e Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Hawkins, B.A. (2012): Eight (and a half) deadly sins of spatial analysis. *Journal of Biogeography* 39: 1–9.
- Hiert, C., Moura, M.O. (2010): Abiotic correlates of temporal variation of *Hypsiboas leptolineatus* (Amphibia: Hylidae). *Zoologia* 27: 703-708.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., & Webb, C.O. (2010): Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Kozak, K.H. & Wiens, J.J. (2012): Phylogeny, ecology, and the origins of climate richness relationships. *Ecology* 93: 167–18.
- Kwet, A., Aquino, L., Lavilla, E., di Tada, I. (2004): *Hypsiboas pulchellus*. IUCN Red List de Threatened Species. Version 2009.1. <http://www.iucnredlist.org/>
- Landeiro, V.L., Magnusson, W.E., Melo, A.S., Espírito-Santo, H.M.V. & Bini, L.M. (2011): Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshwater Biology* 56: 1184–1192.
- Leibold, M.A., Economo, E.P. & Peres-Neto, P. (2010): Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters* 13: 1290–1299.
- Legendre P. (1993): Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659–73.
- Legendre, P. & Anderson, M.J. (1999) Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. *Ecological Monographs* 69: 1–24.
- Legendre, P., Borcard, D., Blanchet, G. & Dray, S. (2010): PCNM: PCNM Spatial Eigenfunction and Principal Coordinate Analyses. R package version 2.1/r82. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012): Numerical Ecology, 3rd ed. Elsevier, Oxford.
- Martins, F.M. (2011): Historical biogeography of the Brazilian Atlantic forest and the Carnaval Moritz model of Pleistocene refugia: what do phylogeographical studies tell us? *Biological Journal of Linnean Society* 104: 499–509.
- MMA - Ministério do Meio Ambiente (2009): Campos sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade. Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, Brasília.
- Nelder, J.A. & Wedderburn, R.W.M. (1972): Generalized Linear Models. *Journal of the Royal Statistical Society Series A* 135: 370–384.
- Nimer, E. (1990): Clima. In: Geografia do Brasil: Região Sul (ed. IBGE), pp. 151-187. IBGE, Rio de Janeiro.
- Peixoto, F.P., Braga, P.H.P., Cianciaruso, M.V., Diniz-Filho, J.A.F. & Brito, D. (2013): Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *Journal of Biogeography* 41: 762-772.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D. (2006): Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614–2625.

- Pianka, E. R. (1966): Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Pillar, V. & Duarte, L.D.S. (2010): A framework for Metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters* 13:587-596.
- Prado, V.H.M. & Rossa-Feres, D.C. (2014): Multiple determinants of Anuran richness and occurrence in an agricultural region in southeastern Brazil. *Environmental Management* 53: 823-837.
- Purvis, A. (2000): Nonrandom extinction and the loss of evolutionary history. *Science* 288: 328-330.
- Pyron, R.A. (2014): Biogeographic analysis of amphibians reveals both ancient continental vicariance and recent oceanic dispersal. *Systematic Biology* 63: 779-797.
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. (2011): A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz Filho, J.A.F., Bini, L.M. (2006). Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecology and Biogeography* 15: 321-327.
- Ricklefs, R.E. (2004): A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (1993): Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.
- Scott JR., N.J., Woodward, B.D. (1994): Surveys at breeding sites. In: *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians* (eds. W.R. Heyer., M.A. Donnelly., R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek. & M.S. Foster), p. 84-92. Washington, Smithsonian Institution Press.
- Semlitsch, R.D., 2008: Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *Journal of Wildlife Management* 72: 260-267.
- Silva, F.R, Almeida-Neto, M., Arena, M.V.N. (2014): Amphibian Beta Diversity in the Brazilian Atlantic Forest: Contrasting the Roles of Historical Events and Contemporary Conditions at Different Spatial Scales. *PLoS ONE* 9(10):e109642.
- Silva, F.R., Candeira, C.P. & Rossa-Feres, D.C. (2012a): Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity Conservation* 21: 1411-1424.
- Silvano, D.L., Segalla, M.V. (2005): Conservation of Brazilian Amphibians. *Conservation Biology* 3: 653-658.
- Smith, M.A., & Green, D.M. (2005): Dispersal and the metapopulation in amphibian and paradigm ecology: are all amphibian conservation populations metapopulations ? *Ecography* 28: 110-128.
- Smith, T.W. & Lundholm, J.T. (2010): Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography* 33: 648-55.
- Skelly, D.K., Werner, E.E. & Cortwright, S.A. (1999): Long-term distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology* 80: 2326-2337.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A, Young, B.E, Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L. & Waller, R.W. (2004): Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306: 1783-1786.
- Vélez, E., Chomenko, L., Schaffer, W. & Madeira, M. (2009): Um panorama sobre as iniciativas de conservação dos Campos Sulinos. In: *Campos Sulinos - conservação e uso sustentável da biodiversidade* (eds. V. P. Pillar, S.C. Müller, Z. M. S. Castilhos, A.V.A. Jacques) pp.356 - 379. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.

- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003): Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 273-309.
- Werner, E.E., Skelly, D.K., Relyea, R.A. & Yurewicz, K.L. (2007): Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116: 1697–1712.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010): A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.

Tabelas

Tabela 1 - Variáveis locais de heterogeneidade estrutural dos corpos d'água: ARE= área do corpo d'água (m²) ; PRO = Profundidade do corpo d'água (cm); HID = hidroperíodo(1 - efêmero, 2- semipermanente, 3- permanente); HVM = número de tipos de estratos de vegetação nas margens; PVI = porcentagem de vegetação emergente no interior do corpo d'água; HVI = número de tipos de vegetação no interior do corpo d'água; BRO= número de fitotelmatas terrestres e epífitas presentes nos corpos d'água; COB = porcentagem de cobertura de dossel.

Corpos d'água	ARE	PRO	HID	HVM	PVI	HVI	BRO	COB
APAS01	2952	200	3	5	30	3	135	30.58
APAS02	6050	200	3	3	40	3	0	0.16
APAS03	984	200	3	3	60	3	0	0.16
APAS04	1200	200	3	5	85	4	432	59.7
APAS05	77	8	2	4	80	3	182	97.92
APAS06	560	200	3	5	0	1	140	58.4
APAS07	43	66	3	2	0	1	0	0.16
APAS08	105	22	1	2	100	3	0	0.16
APAS09	7900	200	3	5	10	3	162	13.68
APAS10	282	55	2	3	100	4	372	0.16
APAS11	440	9	1	2	100	2	0	0.16
APAS12	3698	40	1	3	95	3	5	0.16
APAS13	527	32	2	2	100	3	0	0.16
FLOP01	332	200	3	4	60	3	0	0.16
FLOP02	238	200	2	5	95	3	0	7.44
FLOP03	332	95	3	5	100	3	0	25.38
FLOP04	1740	35	3	5	60	4	0	85.96
FLOP05	540	178	3	5	100	4	0	7.7
FLOP06	3794	200	3	5	30	3	0	0.16
FLOP07	788	105	3	2	35	3	0	0.16
FLOP08	259	70	3	3	15	2	46	0.16
PEGU01	342	34	3	3	0	1	0	0.16
PEGU02	155	29	1	3	35	2	0	0.16
PEGU03	135	44	3	3	40	3	70	0.16
PEGU04	79	41	1	4	15	2	0	11.86
PEGU05	196	22	2	3	80	3	0	0.16
PEGU07	241	33	1	3	80	3	9	0.16
PEGU08	939	15	2	3	90	4	15	0.16
PEGU09	1024	170	2	4	70	3	0	7.96
PEGU10	60	79	3	3	20	2	17	0.16
PEGU11	86	21	1	3	85	3	20	0.16
PEVV01	239	15	3	3	85	3	170	0.16
PEVV02	1205	71	2	4	95	3	0	29
PEVV03	114	80	3	2	100	2	0	94.28
PEVV04	2268	153	3	5	85	4	5	38
PEVV05	492	200	3	2	0	1	0	0.16
PEVV06	1051	200	3	3	20	2	514	0.16
PEVV07	214	193	3	5	15	2	142	5.36
PEVV08	18934	75	3	5	95	5	5	40
PNCG01	529	30	3	4	10	3	0	0.16

Tabela 1: continua

Tabela 1: continuação

Corpos d'água	ARE	PRO	HID	HVM	PVI	HVI	BRO	COB
PNCG02	1124	200	3	3	15	3	764	0.16
PNCG03	1067	77	2	3	10	3	0	0.16
PNCG04	8995	20	1	2	35	2	0	0.16
PNCG05	360	107	3	2	0	1	0	0.16
PNCG06	197	41	3	3	100	3	8	0.16
PNCG07	540	55	1	5	70	4	56	52.16
PNCG08	176	33	2	4	70	3	0	17.58
PNCG09	2037	44	1	5	70	4	0	70.36
PNCG11	857	34	1	4	45	2	7	0.16
PNCG12	148	60	3	5	95	5	20	21.22
PNCG13	165	138	3	5	45	4	12	22.78
PNCG14	893	168	3	3	0	1	7	76.6
PNCG15	3864	87	3	4	90	4	0	7.44
RVSC01	1471	81	3	2	60	3	0	0.16
RVSC02	357	38	1	2	65	3	0	0.16
RVSC03	381	200	3	2	20	3	78	0.16
RVSC04	3803	75	3	3	80	3	41	0.16
RVSC05	3307	200	3	4	15	3	50	6.92
RVSC06	2329	65	3	3	70	3	0	0.16
RVSC07	2522	84	2	2	100	3	0	0.16
RVSC08	2563	61	3	2	60	3	0	0.16
RVSC09	3461	42	3	2	30	3	0	0.16
RVSC10	2293	85	2	4	10	1	0	0.16
RVSC14	2089	14	2	4	100	4	82	17.06
RVSC18	2723	200	3	3	0	1	29	5.1
FLOI01	256	32	1	5	100	3	0	12.64
FLOI02	528	150	2	5	85	3	0	9.26
FLOI03	2084	180	2	4	100	4	0	32.14
FLOI04	64	24	1	3	95	3	0	96.62
FLOI05	168	200	3	5	20	3	0	89.34
FLOI06	2166	170	2	5	100	4	0	0.16
FLOI07	9072	200	3	5	45	4	3	32.4
FLOI08	6720	166	2	4	98	3	0	17.32
FERG01	1504	150	1	5	100	5	86	10
FERG02	641	25	2	3	80	4	0	0.16
FERG03	54	180	1	5	0	1	20	91.68
FERG08	729	69	3	5	15	2	0	4.32
FERG09	1052	200	3	5	100	3	32	38.9
FERG10	670	200	3	2	0	1	0	0.16
FERG11	2770	166	3	3	65	3	8	0.16
FERG12	1090	86	3	4	30	3	0	0.16

Tabela 2 - Variáveis de composição (m²) e configuração da paisagem (índices) mensuradas em buffers de 250 metros de raio a partir de cada um dos 81 corpos d'água amostrados: FOR = Floresta nativa; CAM = Campos naturais; CUL = cultivo (i.e., soja, trigo); ANT = áreas alteradas por influência antrópica (deflorestamento, assentamento humano, atividades rurais e extrativistas, estradas); AGU = água; REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); Índices: NDVI = *proxy* de produtividade primária da paisagem (“*Normalized Difference Vegetation Index*”); STD = *proxy* de heterogeneidade da paisagem (desvio do NDVI)

Corpo d'água	FOR250	CAM250	CUL250	ANT250	AGU250	REF250	NDVI250	STD250
APAS01	96747	99492	0	0	0	0	0.42	0.05
APAS02	51222	145011	0	0	0	0	0.43	0.06
APAS03	47596	148637	0	0	0	0	0.45	0.02
APAS04	66326	129911	0	0	0	0	0.44	0.03
APAS05	141803	37567	0	0	16884	0	0.43	0.13
APAS06	116279	43929	0	0	36046	0	0.27	0.24
APAS07	153476	42775	0	0	0	0	0.47	0.05
APAS08	153476	42775	0	0	0	0	0.46	0.03
APAS09	152208	44048	0	0	0	0	0.47	0.05
APAS10	85554	107497	0	3184	0	0	0.42	0.04
APAS11	123878	24942	0	47413	0	0	0.4	0.05
APAS12	111439	84798	0	0	0	0	0.42	0.02
APAS13	24169	156944	0	15124	0	0	0.38	0.11
FLOP01	40756	96177	53949	0	5268	0	0.46	0.08
FLOP02	63990	47339	84821	0	0	0	0.42	0.09
FLOP03	150494	5092	70	40494	0	0	0.44	0.09
FLOP04	65693	0	29919	0	0	100534	0.41	0.06
FLOP05	173143	0	10949	0	0	12055	0.45	0.04
FLOP06	28171	81639	81071	0	5268	0	0.46	0.12
FLOP07	62846	16119	117185	0	0	0	0.47	0.05
FLOP08	35652	87604	67625	0	5268	0	0.49	0.07
PEGU01	44894	135904	15320	0	0	0	0.38	0.08
PEGU02	6876	102539	86703	0	0	0	0.42	0.11
PEGU03	0	58609	137508	0	0	0	0.42	0.08
PEGU04	77561	118558	0	0	0	0	0.36	0.08
PEGU05	43059	153060	0	0	0	0	0.32	0.07
PEGU07	94455	96807	4858	0	0	0	0.41	0.06
PEGU08	21256	157223	17641	0	0	0	0.36	0.06
PEGU09	0	110568	62333	0	0	23217	0.39	0.04
PEGU10	0	16589	172449	0	0	7080	0.4	0.07
PEGU11	61080	64192	70847	0	0	0	0.43	0.06
PEVV01	31086	165053	0	0	0	0	0.38	0.05
PEVV02	90687	105450	0	0	0	0	0.43	0.03
PEVV03	74305	121833	0	0	0	0	0.4	0.05
PEVV04	173032	23105	0	0	0	0	0.41	0.05
PEVV05	13944	170593	0	11605	0	0	0.34	0.05
PEVV06	0	196142	0	0	0	0	0.31	0.02
PEVV07	81178	114964	0	0	0	0	0.41	0.05
PEVV08	131644	64606	0	0	0	0	0.4	0.05
PNCG01	76971	96259	16861	0	6056	0	0.39	0.07
PNCG02	9116	150261	24093	0	12677	0	0.39	0.11
PNCG03	0	83585	112561	0	0	0	0.5	0.11

Tabela 2: continua

Tabela 2: continua

Corpo d'água	FOR250	CAM250	CUL250	ANT250	AGU250	REF250	NDVI250	STD250
PNCG04	0	39856	156292	0	0	0	0.55	0.07
PNCG05	0	25957	170189	0	0	0	0.55	0.04
PNCG06	125354	11	70778	0	0	0	0.48	0.08
PNCG07	196143	0	0	0	0	0	0.48	0.01
PNCG08	124873	71271	0	0	0	0	0.44	0.03
PNCG09	152517	24757	17550	0	1323	0	0.48	0.05
PNCG11	117613	73155	0	0	5379	0	0.46	0.04
PNCG12	102141	30196	10529	36020	17264	0	0.42	0.08
PNCG13	168689	0	0	18878	1514	7069	0.44	0.04
PNCG14	99864	89392	0	0	6892	0	0.43	0.06
PNCG15	59238	22932	25474	88500	0	0	0.41	0.07
RVSC01	0	189273	6825	0	0	0	0.33	0.05
RVSC02	0	179035	17063	0	0	0	0.33	0.04
RVSC03	0	170597	25501	0	0	0	0.32	0.04
RVSC04	0	144928	51174	0	0	0	0.35	0.09
RVSC05	129708	66399	0	0	0	0	0.33	0.04
RVSC06	40471	155637	0	0	0	0	0.31	0.06
RVSC07	4007	192102	0	0	0	0	0.31	0.06
RVSC08	0	189733	6379	0	0	0	0.31	0.06
RVSC09	21579	174530	0	0	0	0	0.29	0.03
RVSC10	0	180231	14338	0	0	1932	0.25	0.05
RVSC14	132649	63464	0	0	0	0	0.33	0.03
RVSC18	88599	14742	92751	0	0	7	0.4	0.07
FLOI01	110382	85712	0	0	0	0	0.43	0.03
FLOI02	187194	8899	0	0	0	0	0.4	0.05
FLOI03	196092	0	0	0	0	0	0.42	0.03
FLOI04	196093	0	0	0	0	0	0.44	0.04
FLOI05	196093	0	0	0	0	0	0.43	0.03
FLOI06	172608	22619	0	867	0	0	0.42	0.03
FLOI07	150568	45525	0	0	0	0	0.4	0.03
FLOI08	115802	0	0	80291	0	0	0.4	0.05
FERG01	180192	0	0	16038	0	0	0.45	0.02
FERG02	26960	0	169272	0	0	0	0.42	0.09
FERG03	163797	0	32434	0	0	0	0.46	0.03
FERG08	196230	0	0	0	0	0	0.42	0.04
FERG09	190812	0	5418	0	0	0	0.44	0.05
FERG10	178604	0	17496	131	0	0	0.44	0.05
FERG11	153108	0	32184	10939	0	0	0.42	0.08
FERG12	149217	17579	14834	14600	0	0	0.43	0.07

Tabela 3 - Variáveis de composição (m²) e configuração da paisagem (índices) mensuradas em buffers de 500 metros de raio a partir de cada um dos 81 corpos d'água amostrados: FOR = Floresta nativa; CAM = Campos naturais; CUL = cultivo (i.e., soja, trigo); ANT = áreas alteradas por influência antrópica (deflorestamento, assentamento humano, atividades rurais e extrativistas, estradas); AGU = água; REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); Índices: NDVI = *proxy* de produtividade primária da paisagem (“*Normalized Difference Vegetation Index*”); STD = *proxy* de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI).

Corpo d'água	FOR500	CAM500	CUL500	ANT500	AGU500	REF500	NDVI500	STD500
APAS01	504075	281063	0	0	0	0	0.43	0.04
APAS02	462096	323042	0	0	0	0	0.43	0.02
APAS03	462658	322480	0	0	0	0	0.42	0.02
APAS04	263111	511297	0	10746	0	0	0.43	0.05
APAS05	600670	108403	0	0	76149	0	0.42	0.14
APAS06	566778	125787	0	0	92657	0	0.35	0.19
APAS07	742435	42775	0	0	0	0	0.46	0.04
APAS08	742435	42775	0	0	0	0	0.48	0.03
APAS09	634613	150614	0	0	0	0	0.48	0.04
APAS10	386406	347698	0	51038	0	0	0.42	0.07
APAS11	402413	136109	0	246612	0	0	0.4	0.06
APAS12	322657	449273	0	13225	0	0	0.43	0.05
APAS13	137888	595952	0	51310	0	0	0.39	0.12
FLOP01	59724	174720	545093	0	5268	0	0.46	0.1
FLOP02	104851	133821	546133	0	0	0	0.42	0.1
FLOP03	531020	107938	63691	73578	2164	6410	0.46	0.06
FLOP04	144162	0	92275	16710	0	531643	0.42	0.06
FLOP05	666279	0	53691	0	0	64825	0.45	0.05
FLOP06	48963	191668	538904	0	5268	0	0.46	0.13
FLOP07	128118	103070	553617	0	0	0	0.48	0.05
FLOP08	49097	186394	544044	0	5268	0	0.59	0.04
PEGU01	126308	495388	162981	0	0	0	0.4	0.11
PEGU02	113473	296637	374565	0	0	0	0.43	0.11
PEGU03	52005	203993	528677	0	0	0	0.47	0.06
PEGU04	162281	535387	87014	0	0	0	0.36	0.08
PEGU05	150203	608813	25667	0	0	0	0.32	0.07
PEGU07	224996	394832	164856	0	0	0	0.42	0.08
PEGU08	129582	519245	135856	0	0	0	0.38	0.09
PEGU09	727	295769	423325	0	0	64858	0.4	0.06
PEGU10	14984	196961	508479	0	0	64255	0.38	0.04
PEGU11	283124	339348	162210	0	0	0	0.44	0.1
PEVV01	96806	687957	0	0	0	0	0.37	0.05
PEVV02	244303	540453	0	0	0	0	0.41	0.05
PEVV03	185761	598993	0	0	0	0	0.41	0.05
PEVV04	565862	218888	0	0	0	0	0.41	0.06
PEVV05	146268	626898	0	11605	0	0	0.35	0.05
PEVV06	0	784772	0	0	0	0	0.32	0.03
PEVV07	339005	445766	0	0	0	0	0.42	0.06
PEVV08	361570	423430	0	0	0	0	0.41	0.05
PNCG01	197726	327650	246743	0	12677	0	0.41	0.09
PNCG02	219373	386591	166155	0	12677	0	0.45	0.08

Tabela 3: continua

Tabela 3: continuação

Corpo d'água	FOR500	CAM500	CUL500	ANT500	AGU500	REF500	NDVI500	STD500
PNCG03	72989	187825	523977	0	0	0	0.51	0.11
PNCG04	78265	157586	548942	0	0	0	0.57	0.06
PNCG05	156927	131009	496854	0	0	0	0.5	0.09
PNCG06	432673	39962	312141	0	0	0	0.49	0.07
PNCG07	784777	0	0	0	0	0	0.47	0.03
PNCG08	579295	199631	0	5854	0	0	0.44	0.04
PNCG09	535907	56184	170036	0	22661	0	0.49	0.08
PNCG11	363107	276018	0	0	40094	103655	0.42	0.1
PNCG12	268435	130653	244615	104628	36473	0	0.47	0.09
PNCG13	553061	8816	0	117254	12068	93608	0.45	0.04
PNCG14	455626	318086	0	0	11032	53	0.47	0.04
PNCG15	495731	95100	104039	89911	0	0	0.44	0.05
RVSC01	0	690782	93817	0	0	0	0.33	0.05
RVSC02	0	686674	97924	0	0	0	0.33	0.05
RVSC03	14341	631883	138374	0	0	0	0.32	0.08
RVSC04	0	666783	117829	0	0	0	0.31	0.07
RVSC05	150062	601687	0	0	0	32885	0.31	0.05
RVSC06	149543	607254	27837	0	0	0	0.3	0.04
RVSC07	54693	729948	0	0	0	0	0.3	0.04
RVSC08	19027	650494	115134	0	0	0	0.3	0.05
RVSC09	230162	528953	25527	0	0	0	0.29	0.04
RVSC10	0	631150	109884	0	0	44533	0.24	0.06
RVSC14	486219	298434	0	0	0	0	0.32	0.03
RVSC18	170525	348249	265819	0	0	7	0.37	0.07
FLOI01	355720	428861	0	0	0	0	0.42	0.03
FLOI02	751168	33406	0	0	0	0	0.41	0.04
FLOI03	747826	36748	0	0	0	0	0.41	0.03
FLOI04	784578	0	0	0	0	0	0.44	0.04
FLOI05	784577	0	0	0	0	0	0.43	0.03
FLOI06	721717	22619	0	40242	0	0	0.42	0.03
FLOI07	698348	22619	0	63612	0	0	0.4	0.02
FLOI08	610927	173652	0	0	0	0	0.4	0.05
FERG01	720327	0	0	64795	0	0	0.45	0.03
FERG02	232631	0	552500	0	0	0	0.42	0.09
FERG03	599506	0	185621	0	0	0	0.43	0.06
FERG08	622247	15071	147801	7	0	0	0.44	0.04
FERG09	699576	15646	58680	11223	0	0	0.43	0.06
FERG10	632160	74293	44241	34433	0	0	0.43	0.08
FERG11	602075	94646	44241	44164	0	0	0.45	0.06
FERG12	546101	148891	44241	45892	0	0	0.49	0.05

Tabela 4 - Variáveis de composição (m²) e configuração da paisagem (índices e distância) mensuradas em buffers de 1000 metros de raio a partir de cada um dos 81 corpos d'água amostrados: FOR = Floresta nativa; CAM = Campos naturais; CUL = cultivo (i.e., soja, trigo); ANT = áreas alteradas por influência antrópica (deflorestamento, assentamento humano, atividades rurais e extrativistas, estradas); AGU = água; REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); Índices: NDVI = *proxy* de produtividade primária da paisagem ("*Normalized Difference Vegetation Index*"); STD = *proxy* de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI); DPP = distância (metros) até o corpo d'água mais próximo; DFG = distância (metros) até o fragmento florestal mais próximo.

Corpo d'água	FOR1000	CAM1000	CUL1000	ANT1000	AGU1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	DPP	DFG
APAS01	2014416	1022827	103723	0	0	0	0.42	0.04	40	10
APAS02	2091211	1026423	21345	0	0	0	0.42	0.04	27	65
APAS03	2148632	961785	30339	0	0	0	0.4	0.05	30	110
APAS04	1542058	1567028	0	31944	0	0	0.43	0.05	200	0
APAS05	2601301	336108	0	0	203893	0	0.44	0.12	65	0
APAS06	2576419	360990	0	0	203893	0	0.47	0.04	51	0
APAS07	3031474	109780	0	0	0	0	0.47	0.04	70	45
APAS08	3024256	116997	0	0	0	0	0.48	0.02	70	40
APAS09	2610597	530724	0	0	0	0	0.48	0.04	91	10
APAS10	1422020	1622859	0	96102	0	0	0.42	0.07	304	30
APAS11	1919786	367600	34651	822981	0	0	0.4	0.07	447	120
APAS12	1686665	1428588	0	25776	0	0	0.44	0.03	67	10
APAS13	1429320	1619707	0	91988	0	0	0.41	0.1	136	168
FLOP01	270285	729078	2134998	0	5268	0	0.45	0.11	126	30
FLOP02	465874	471958	2196531	0	5268	0	0.45	0.13	80	0
FLOP03	1940097	374506	305474	84479	2164	432856	0.46	0.05	431	0
FLOP04	729632	63645	685212	78125	2422	1580537	0.45	0.08	800	20
FLOP05	3138720	0	0	0	0	0	0.44	0.06	127	0
FLOP06	2969537	50151	42159	76879	0	0	0.49	0.07	10	15
FLOP07	2962121	22629	46781	107196	0	0	0.48	0.15	80	40
FLOP08	2629232	0	277728	231767	0	0	0.62	0.03	10	10
PEGU01	655565	1575760	907793	0	0	0	0.42	0.12	330	78
PEGU02	448463	1370258	1320392	0	0	0	0.43	0.1	75	200
PEGU03	218419	1317265	1603426	0	0	0	0.47	0.12	91	350
PEGU04	811229	2024946	302966	0	0	0	0.37	0.09	270	5
PEGU05	1051726	1775382	286067	0	25969	0	0.47	0.08	270	50
PEGU07	947321	1669293	522529	0	0	0	0.4	0.08	630	25
PEGU08	494355	1733650	873077	0	0	0	0.39	0.09	630	96
PEGU09	145664	1415163	1467305	0	0	110998	0.37	0.05	30	83
PEGU10	218256	1414313	1402789	0	0	103771	0.37	0.07	240	80
PEGU11	627314	1932527	579295	0	0	0	0.44	0.12	235	33
PEVV01	840691	2298773	0	0	0	0	0.37	0.05	1264	79
PEVV02	853095	2200528	0	82419	0	0	0.38	0.05	95	0
PEVV03	1464979	1674450	0	0	0	0	0.42	0.05	90	50
PEVV04	1861876	1089194	0	189117	10225	0	0.39	0.06	77	0
PEVV05	1002996	2124893	0	11605	0	0	0.37	0.07	653	366
PEVV06	777122	2350773	0	11605	0	0	0.39	0.07	27	542
PEVV07	1176706	1962788	0	0	0	0	0.41	0.05	44	0
PEVV8	1743014	1331674	0	0	0	65312	0.42	0.05	90	50
PNCG01	672361	1210158	1147077	0	12677	97324	0.44	0.09	219	28
PNCG02	643088	1192358	1251220	0	12677	40253	0.49	0.09	219	215

Tabela 4: continua

Tabela 4: continuação

Corpo d'água	FOR1000	CAM1000	CUL1000	ANT1000	AGU1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	DPP	DFG
PNCG03	671053	489636	1966528	0	12364	0	0.53	0.08	110	140
PNCG04	318796	652510	2155601	0	12677	0	0.52	0.07	160	300
PNCG05	669954	716927	1752693	0	0	0	0.44	0.11	930	100
PNCG06	1545304	79124	1331631	158248	0	0	0.49	0.08	734	55
PNCG07	2787140	77233	275145	0	0	0	0.47	0.03	734	0
PNCG08	2289912	514811	141473	193339	0	0	0.46	0.05	215	30
PNCG09	2418779	342423	340416	0	37952	0	0.48	0.06	40	0
PNCG11	1584240	952529	117754	13831	55524	415715	0.45	0.06	33	27
PNCG12	1899457	310086	652943	223212	40544	12302	0.47	0.07	44	0
PNCG13	2161695	158248	110156	231534	31422	446585	0.46	0.04	60	0
PNCG14	1987121	694220	19060	108368	36432	294401	0.45	0.05	125	0
PNCG15	2500457	428215	120951	89911	0	0	0.44	0.04	141	50
RVSC01	179050	2649964	309785	0	0	7	0.32	0.06	70	186
RVSC02	155113	2651166	332520	0	0	7	0.31	0.06	87	216
RVSC03	154727	2588339	395732	0	0	7	0.32	0.05	80	280
RVSC04	156789	2554842	407260	19968	0	0	0.3	0.07	70	370
RVSC05	297905	2029525	239519	0	0	572002	0.31	0.05	230	0
RVSC06	254803	2228281	406869	0	0	248994	0.3	0.04	80	150
RVSC07	195324	2572169	0	0	8581	362901	0.3	0.04	171	90
RVSC08	397081	2457681	282965	1297	0	0	0.29	0.05	60	426
RVSC09	463827	2255042	393485	26632	9733	0	0.29	0.05	180	170
RVSC10	89783	2094252	640019	0	8123	308190	0.26	0.07	420	710
RVSC14	726720	2415800	0	0	0	0	0.3	0.04	144	0
RVSC18	295250	2344267	499286	0	0	7	0.35	0.06	181	0
FLOI01	2268909	864501	5326	0	0	0	0.42	0.03	2520	20
FLOI02	3011351	127360	0	0	0	0	0.42	0.04	662	0
FLOI03	2870065	268644	0	0	0	0	0.41	0.04	662	0
FLOI04	2884992	0	253733	0	0	0	0.43	0.05	1134	0
FLOI05	3138720	0	0	0	0	0	0.42	0.03	1134	0
FLOI06	2969537	50151	42159	76879	0	0	0.42	0.04	360	0
FLOI07	2962121	22629	46781	107196	0	0	0.42	0.04	350	85
FLOI08	2629232	0	277728	231767	0	0	0.43	0.06	290	50
FERG01	2498131	142123	398534	102112	0	0	0.45	0.05	620	0
FERG02	1642826	433225	1066640	0	0	0	0.43	0.08	529	81
FERG03	2093405	144420	803917	100586	0	0	0.44	0.04	280	0
FERG08	1905595	335524	791106	108694	0	0	0.48	0.05	114	7
FERG09	2078388	310349	641491	110687	0	0	0.47	0.05	70	15
FERG10	1954600	344269	731358	110687	0	0	0.52	0.07	70	17
FERG11	1946232	336746	747248	110687	0	0	0.49	0.09	100	20
FERG12	1796508	355685	882158	106561	0	0	0.48	0.1	129	49

Tabela 5 - Resultados da partição de variância através de análise de redundância parcial (RDAP) para a composição de espécies ponderada pela filogenia em comunidades de anfíbios dos campos da mata atlântica. E = filtros espaciais, P = variáveis de paisagem, L= variáveis locais dos corpos d'água.

Componentes de variação	R	F	P
P L+E	0.03886	3.9117	0.001
L P+E	0.05835	2.3103	0.025
E P+L	0.08486	3.1752	0.001
$L \cap P$	0.02713	-	-
$L \cap E$	-0.00336	-	-
$P \cap E$	0.05444	-	-
$P \cap L \cap E$	0.00825	-	-
Resíduo	0.73147	-	-

Tabela 6 - Resultados do teste de Moran's *I* para 10 classes de distância. Valores em negrito apresentaram valor de $p < 0,05$. Siglas: HID = hidroperíodo, HVI = número de tipos de vegetação no interior do corpo d'água, CAM500 = cobertura de campos naturais em um raio de 500 metros; CAM1000 = cobertura de campos naturais em um raio de 1000 metros, ANT250 = área alterada por influência antrópica em um raio de 250 metros; A composição filogenética está representada pelos gradientes filogenéticos PCPS: PCPS1 = gradiente que contempla 30 % da variação filogenética desta metacomunidade; PCPS2 = contempla 15 % da variação filogenética; PCPS3 = contempla 7% da variação filogenética; PCPS 4 = contempla 6% da variação filogenética; PCPS5 contempla 5% da variação filogenética.

Classes de distância (Km)	ANT250	CAM500	CAM1000	HID	HVI	PCPS1	PCPS2	PCPS3	PCPS4	PCPS5
0.04 - 28.80	0.27	0.36	0.33	0.02	0.07	0.05	0.40	-0.08	0.33	0.28
28.80 - 57.56	0.03	0.17	0.16	0.08	0.11	-0.10	0.15	0.03	0.19	0.03
57.56 - 86.32	-0.10	0.12	0.11	-0.05	-0.03	0.02	0.11	0.03	0.17	0.16
86.32 - 115.07	0.02	-0.10	0.21	-0.02	-0.12	0.10	0.24	-0.11	-0.01	0.02
115.07 - 143.83	0.19	-0.15	-0.11	-0.05	-0.15	0.22	0.11	-0.08	0.09	-0.10
143.83 - 172.59	0.11	-0.10	-0.17	-0.04	-0.03	0.20	-0.19	0.05	0.12	-0.16
172.59 - 201.35	-0.03	-0.14	-0.29	-0.14	-0.15	-0.13	-0.15	0.02	0.24	-0.11
201.35 - 230.11	-0.08	-0.13	-0.26	-0.22	0.04	-0.02	-0.09	-0.05	0.14	-0.10
230.11 - 258.87	-0.09	-0.03	-0.26	-0.05	-0.07	0.02	-0.16	0.07	0.14	-0.19
258.87 - 287.63	-0.03	0.00	-0.20	-0.10	-0.26	0.06	-0.26	-0.02	0.25	-0.06

Tabela 7 - Coeficientes de regressão padronizados para as variáveis ambientais usados para prever cada variável espacial no modelo linear.

	PCNM1	PCNM2	PCNM12	PCNM15
HID	-19.310	-8.529	-0.016	0.000002
HVI	18.400	6.215	0.010	0.000029
ANT(250m)	-25.270	40.200	-0.013	0.000037
CAM(500m)	-12.480	-41.000	-0.024	0.000001
CAM(1000m)	-59.480	-27.880	-0.004	0.000012

Tabela 8 - Correlações (*loadings*) das variáveis locais e de paisagem com os dois primeiros eixos RDA

	RDA1	RDA2
ANT250	0.48447	-0.3872
CAM500	-0.39534	0.4002
CAM1000	-0.02638	0.6115
HVI	0.44028	-0.4761
HID	-0.69352	-0.546

Tabela 9 – Modelos lineares generalizados ajustados por máxima verossimilhança e distribuição de Gaussiana através da ferramenta *pcps.sig* do pacote PCPS. Siglas: HID = hidroperíodo, HVI = número de tipos de vegetação no interior do corpo d'água, CAM500 = cobertura de campos naturais em um raio de 500 metros; CAM1000 = cobertura de campos naturais em um raio de 1000 metros, ANT250 = área alterada por influência antrópica em um raio de 250 metros; A composição filogenética está representada pelos gradientes filogenéticos obtidos através da análise de coordenadas principais da estrutura filogenética PCPS: PCPS1 = gradiente que contempla 30 % da variação filogenética desta metacomunidade; PCPS2 = gradiente filogenético que contempla 15 % da variação filogenética; PCPS3 = gradiente filogenético que contempla 7% da variação filogenética; PCPS 4 = gradiente filogenético que contempla 6% da variação filogenética; PCPS5 = gradiente filogenético que contempla 5% da variação filogenética. Dados estão padronizados em média zero e desvio padrão 1 pela função *standardize* do pacote *vegan*. Em negrito modelos com $P < 0,05$.

PCPS1	Estimado	AIC	F (obs)	P (site shuffle)	P (taxa shuffle)	R ²
PCPS1 ~ HID	-2.88E-02	-151	7.737035	0.00990099	0.05940594	0.088184
PCPS1 ~ HVI	2.58E-02	-149	6.056397	0.03960396	0.07920792	0.070377
PCPS1 ~ CAM500	-2.62E-02	-150	6.262036	0.01980198	0.2178218	0.072593
PCPS1~ CAM1000	3.56E-03	-144	0.107307	0.7425743	0.7821782	0.00134
PCPS1~ ANT250	3.65E-02	-156	13.19205	0.00990099	0.01980198	0.141558
PCPS2						
PCPS2 ~ HID	2.17E-02	-208	8.930135	0.01980198	0.04950495	0.100417
PCPS2 ~ HVI	2.79E-04	-200	0.001319	0.980198	0.990099	1.65E-05
PCPS2 ~ CAM500	-7.20E-03	-201	0.889204	0.3663366	0.5940594	0.010993
PCPS2 ~ CAM1000	-1.21E-02	-202	2.545717	0.0990099	0.2871287	0.03084
PCPS2~ ANT250	9.22E-03	-201	1.470292	0.2079208	0.4059406	0.018047
PCPS3						
PCPS3 ~ HID	2.64E-03	-267	0.271779	0.6039604	0.6237624	0.003386
PCPS3 ~ HVI	7.56E-03	-269	2.282549	0.1287129	0.2178218	0.02774
PCPS3 ~ CAM500	-3.25E-03	-267	0.411943	0.5643564	0.7128713	0.005123
PCPS3 ~ CAM1000	-6.98E-03	-269	1.936731	0.1881188	0.3663366	0.023637
PCPS3~ ANT250	1.25E-03	-267	0.060484	0.7722772	0.7524752	0.000755
PCPS4						
PCPS4 ~ HID	-9.99E-18	-277	0.08133	0.7524752	0.8217822	0.001016
PCPS4 ~ HVI	-3.24E-03	-277	0.462887	0.6534653	0.5346535	0.005753
PCPS4 ~ CAM500	-1.35E-03	-277	0.079795	0.6930693	0.9108911	0.000996
PCPS4 ~ CAM1000	3.37E-03	-277	0.500224	0.5346535	0.5841584	0.006214
PCPS4~ ANT250	-7.89E-03	-279	2.828523	0.1485149	0.1485149	0.034149
PCPS5						
PCPS5 ~ HID	8.91E-04	-290	0.040911	0.9009901	0.8712871	0.000511
PCPS5 ~ HVI	1.51E-02	-302	13.67989	0.00990099	0.00990099	0.146028
PCPS5 ~ CAM500	-7.55E-03	-293	3.050748	0.06930693	0.2673267	0.036734
PCPS5 ~ CAM1000	-1.08E-02	-296	6.439857	0.02970297	0.05940594	0.074501
PCPS5~ ANT250	-2.21E-03	-290	0.251821	0.6039604	0.6435644	0.003138

Figuras

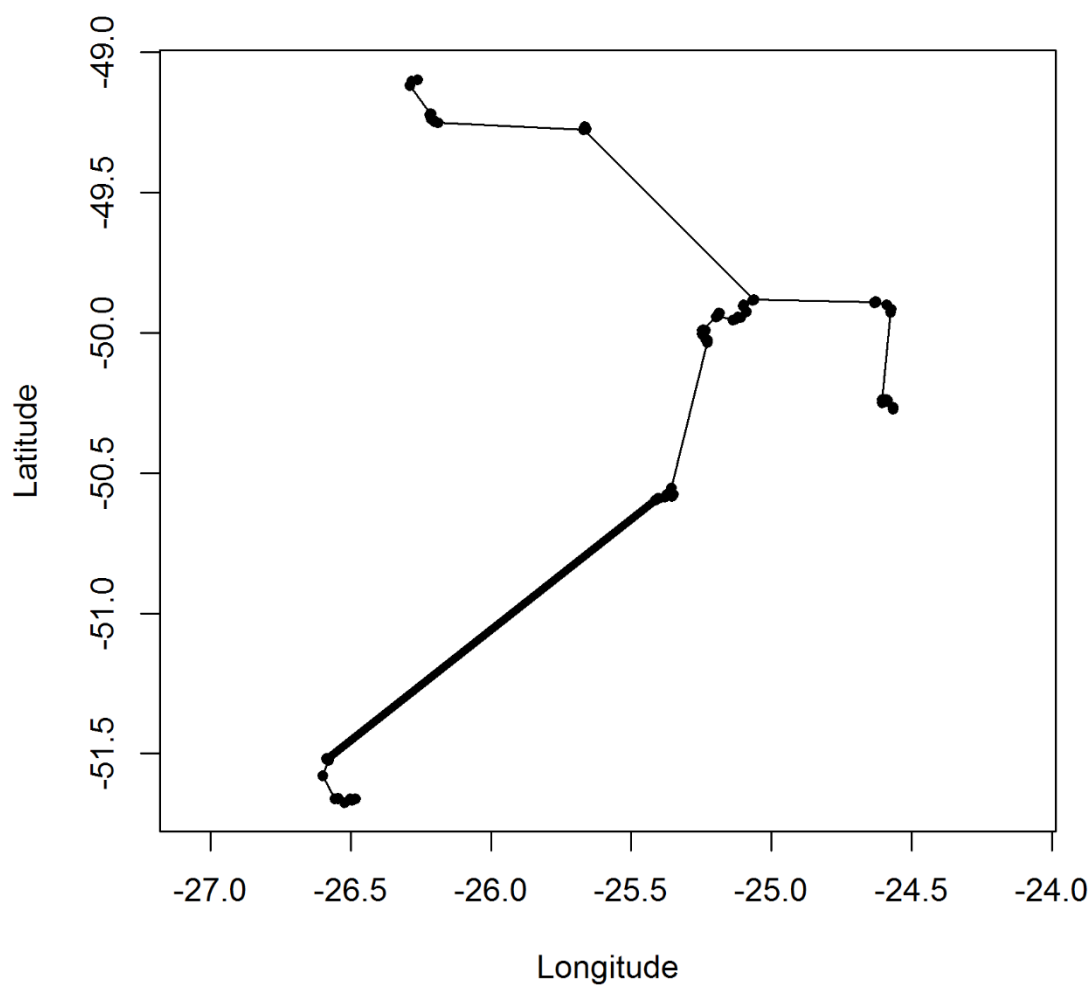


Figura 1 - Rede de vizinhança (“*Minimum Spanning Tree*”) utilizada para gerar os *PCNMs*, que correspondem aos autovetores espaciais que descrevem o espaço e sua variação em múltiplas escalas. A linha em negrito corresponde a maior distância (“*threshold*”, 131 km) conectando dois habitats entre todos os habitats amostrados.

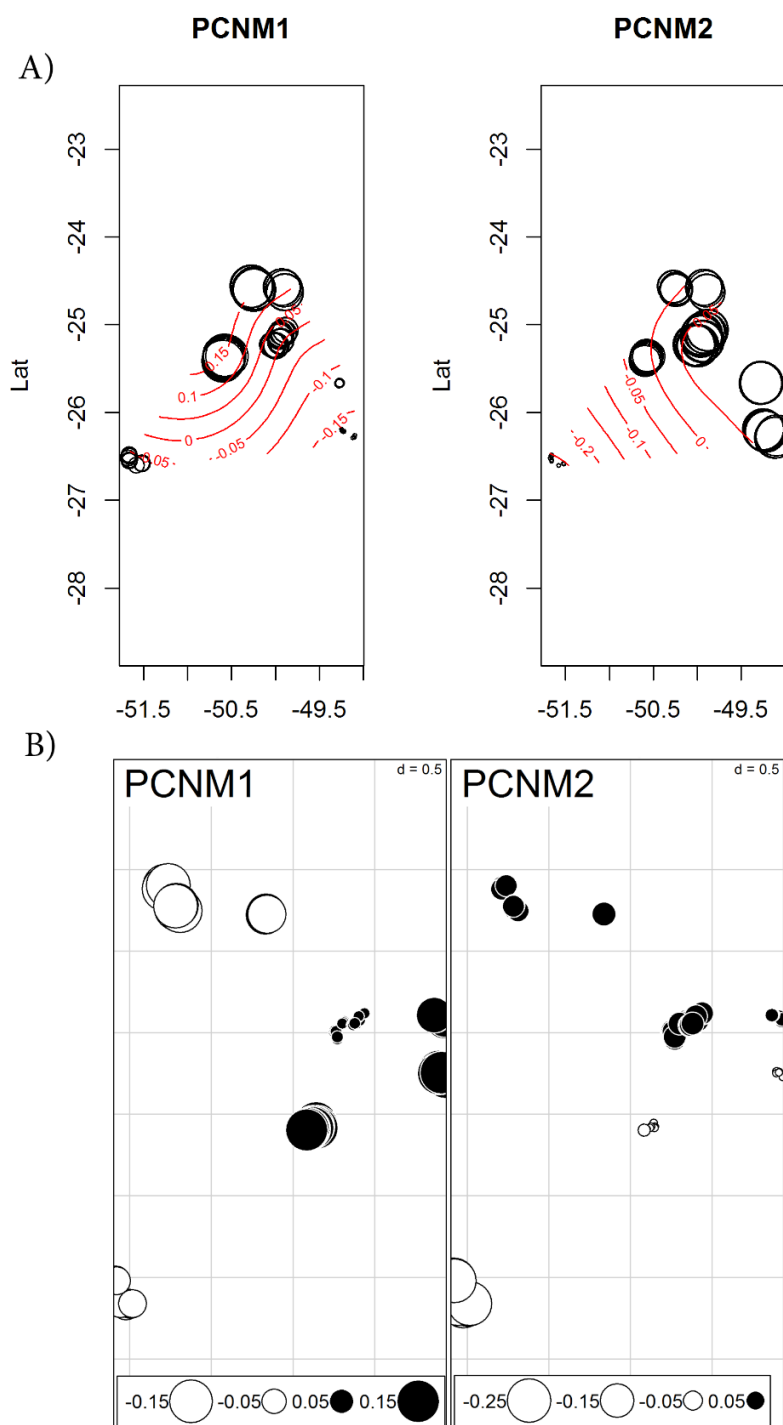


Figura 2 - Autovetores espaciais obtidos por Análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM). (A) Biplot demonstrando o gradiente espacial representado pelos PCNMs 1 e 2. Isolinhas representam a superfície ajustada dos scores dos corpos d'água em cada PCNM pela função *ordisurf* pacote R *vegan*; (B) Estrutura de autocorrelação espacial do PCNM1 em escala ampla, indicando um gradiente de transição entre os corpos d'água da região leste (E) e os da região oeste (W). Estrutura de autocorrelação espacial do PCNM2 em escala ampla, indicando um gradiente de transição entre os corpos d'água da região norte (N) e os da região Sul (S). Os valores representam os scores dos corpos d'água em cada PCNM. Círculos pretos representam scores positivos e os círculos vazios representam os scores negativos.

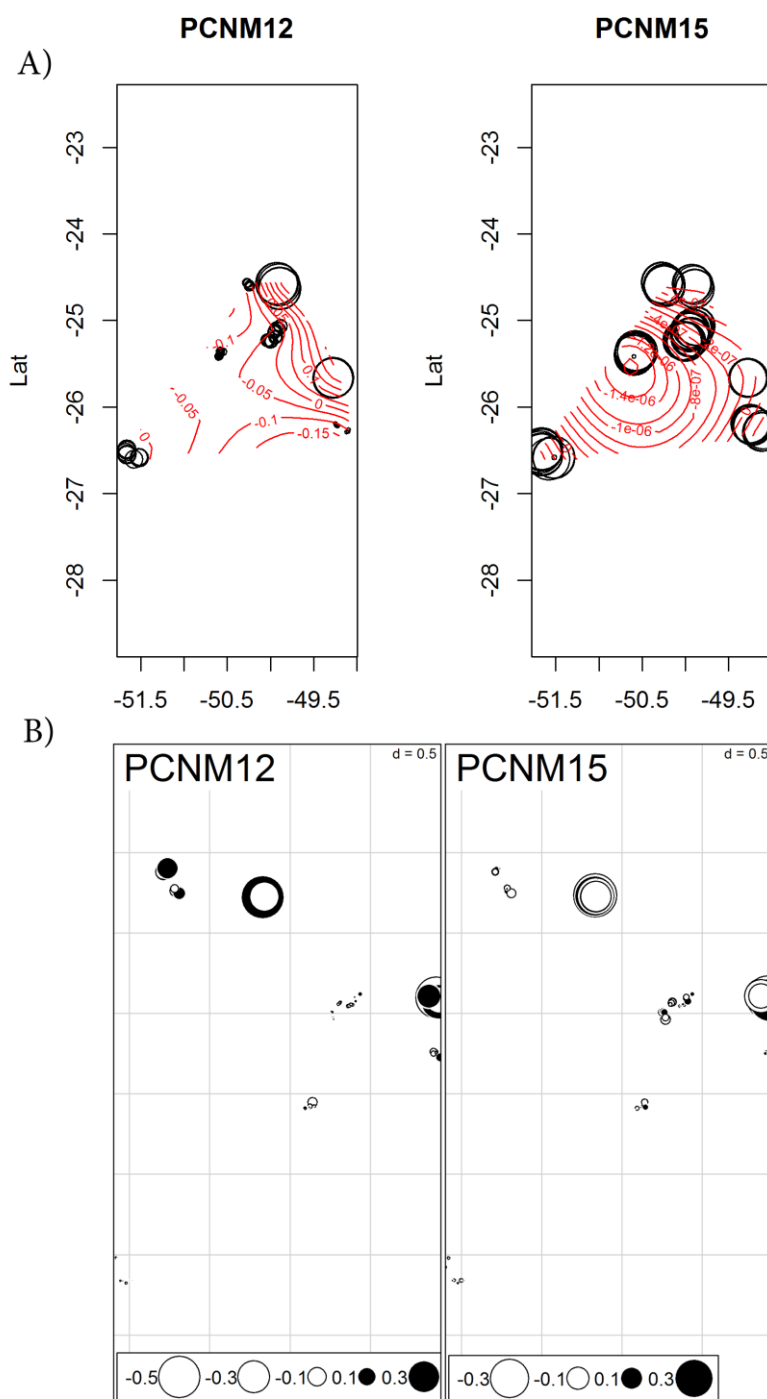


Figura 3 - Autovetores espaciais obtidos por Análise de Coordenadas Principais de Matrizes de Vizinhas (PCNM). (A) Biplot demonstrando o gradiente espacial representados pelos eixos PCNM 12 e 15. Isolinhas representam a superfície ajustada dos scores dos corpos d'água em cada PCNM pela função *ordisurf* pacote R *vegan*; (B) Estrutura de autocorrelação espacial negativa do PCNM 12 em escala local, mais acentuada em direção leste (E). Estrutura de autocorrelação espacial negativa do PCNM 15 em escala local, mais acentuada em direção a região norte (N). Círculos pretos representam scores positivos e os círculos vazios representam os scores negativos.

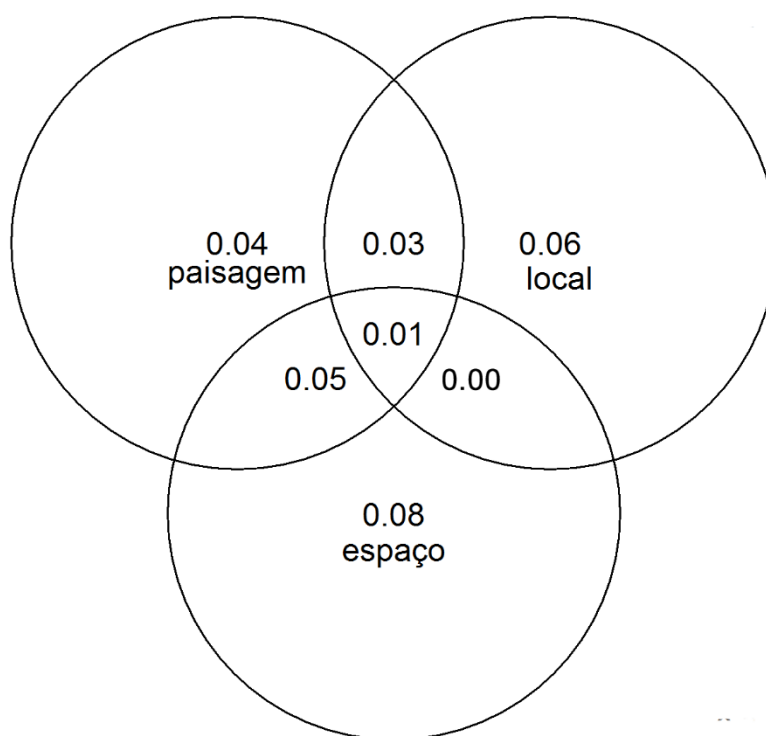


Figura 4 - Resultados da partição de variância por Análise de Redundância Parcial, demonstrando os componentes puros e compartilhados dos subconjuntos de variáveis preditoras do espaço, variáveis estruturais locais dos corpos d'água, variáveis da paisagem de entorno na composição filogenética das metacomunidade de anfíbios de Campos naturais associados a Mata Atlântica. Os Valores indicados representam o valor R^2 ajustado.

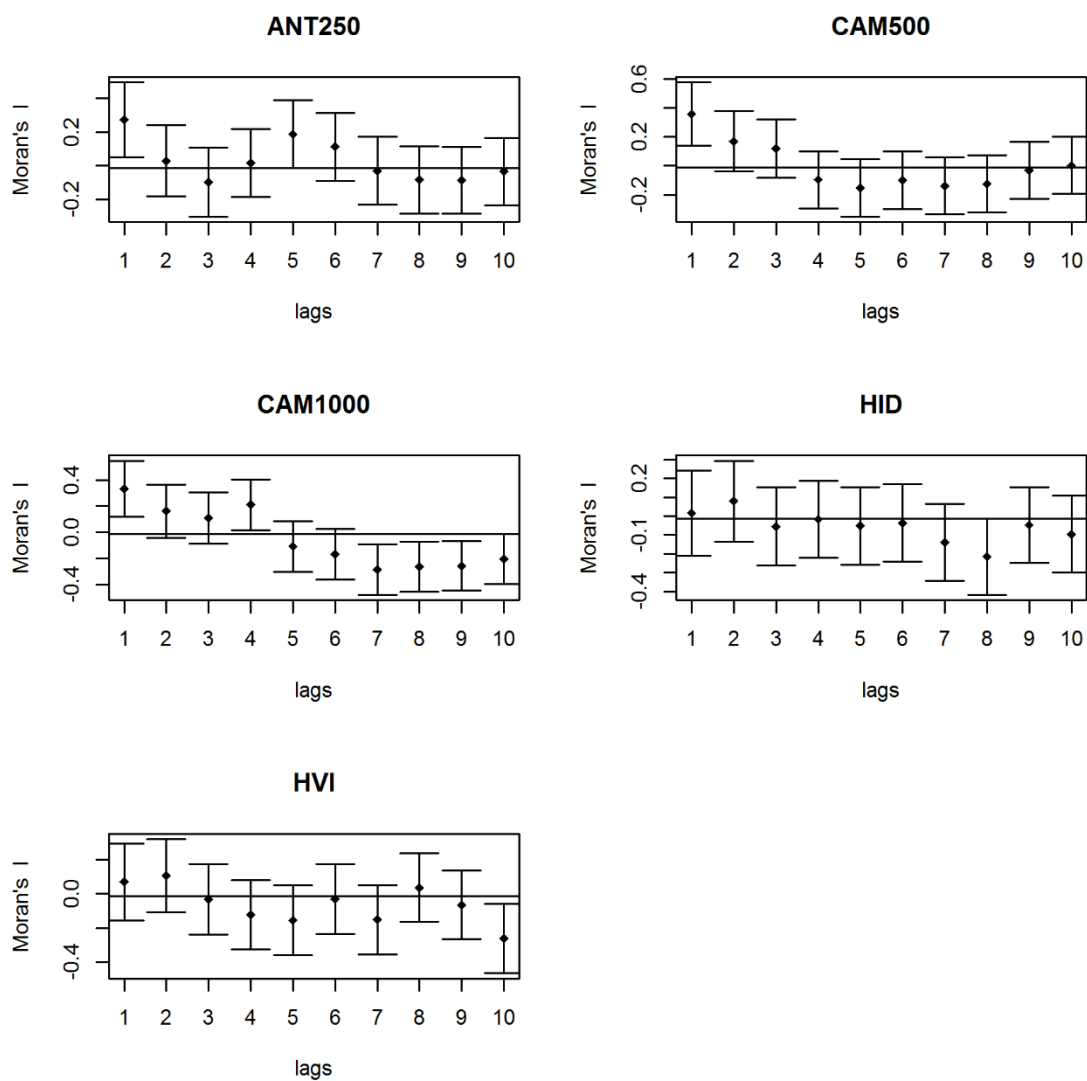


Figura 5 - Correlogramas espaciais calculados por Moran's I para 10 classes de distância para os gradientes filogenéticos (*PCPS*). Lags correspondem às classes de distância. As barras representam o dobro da raiz quadrada da variância de Moran's I .

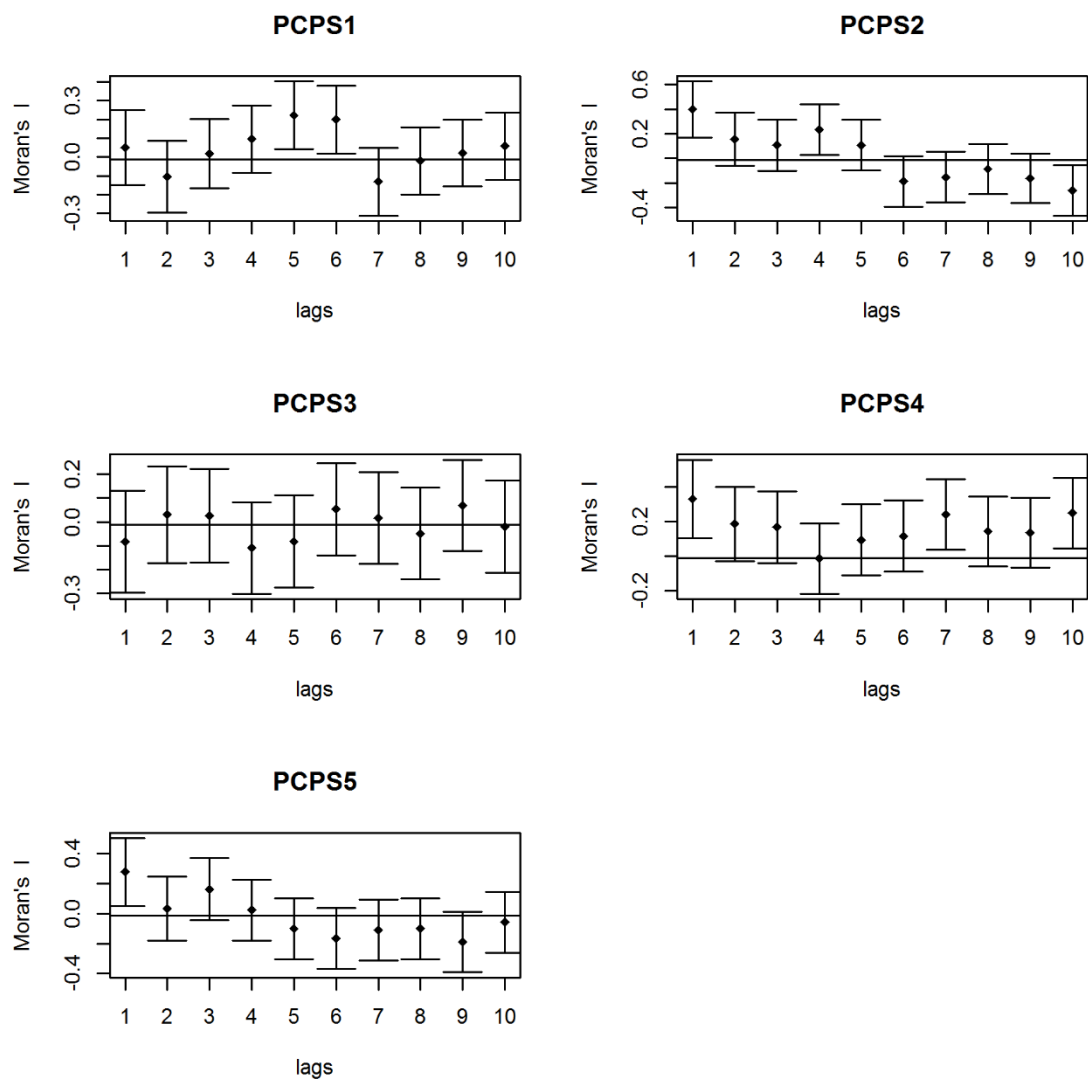


Figura 6 - Correlogramas espaciais calculados por Moran's I para 10 classes de distância para os gradientes filogenéticos (PCPS). Lags correspondem às classes de distância. As barras representam o dobro da raiz quadrada da variância de Moran's I .

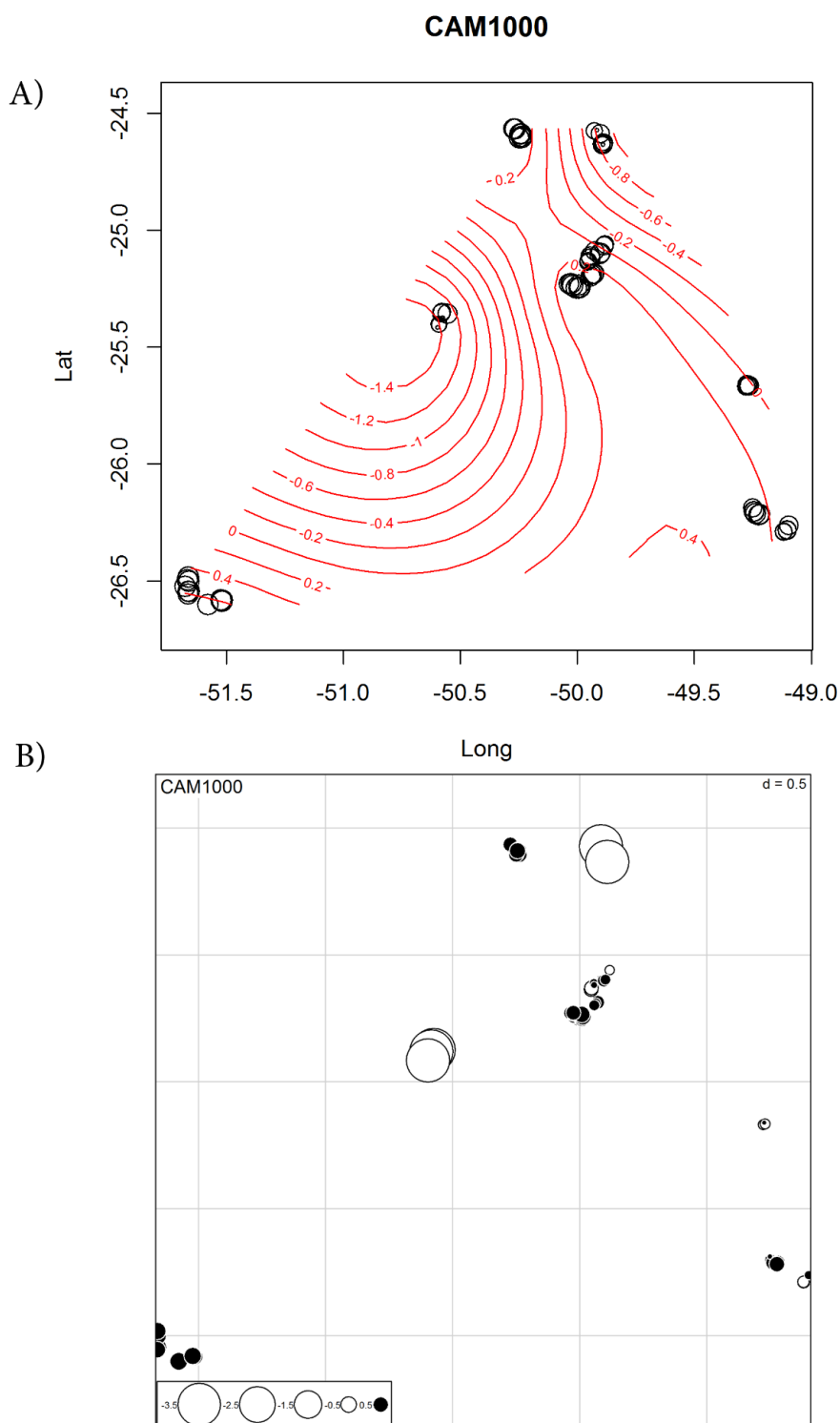


Figura 7 - Estrutura espacial da variável cobertura de campo nativo em um raio de 1.000 m (CAM1000). (A) Biplot demonstrando a direção do gradiente espacial, indicando que os valores desta variável aumentam da região Oeste (sudoeste) – em direção a região Leste (centro-leste e sudeste). Isolinhas representam a superfície ajustada dos *scores* da variável em cada corpos d'água pela função *ordisurf* pacote R *vegan*; B) Biplot evidenciando a estrutura de autocorrelação espacial deste atributo da paisagem no espaço. Círculos pretos representam *scores* positivos e os círculos vazios representam os *scores* negativos.

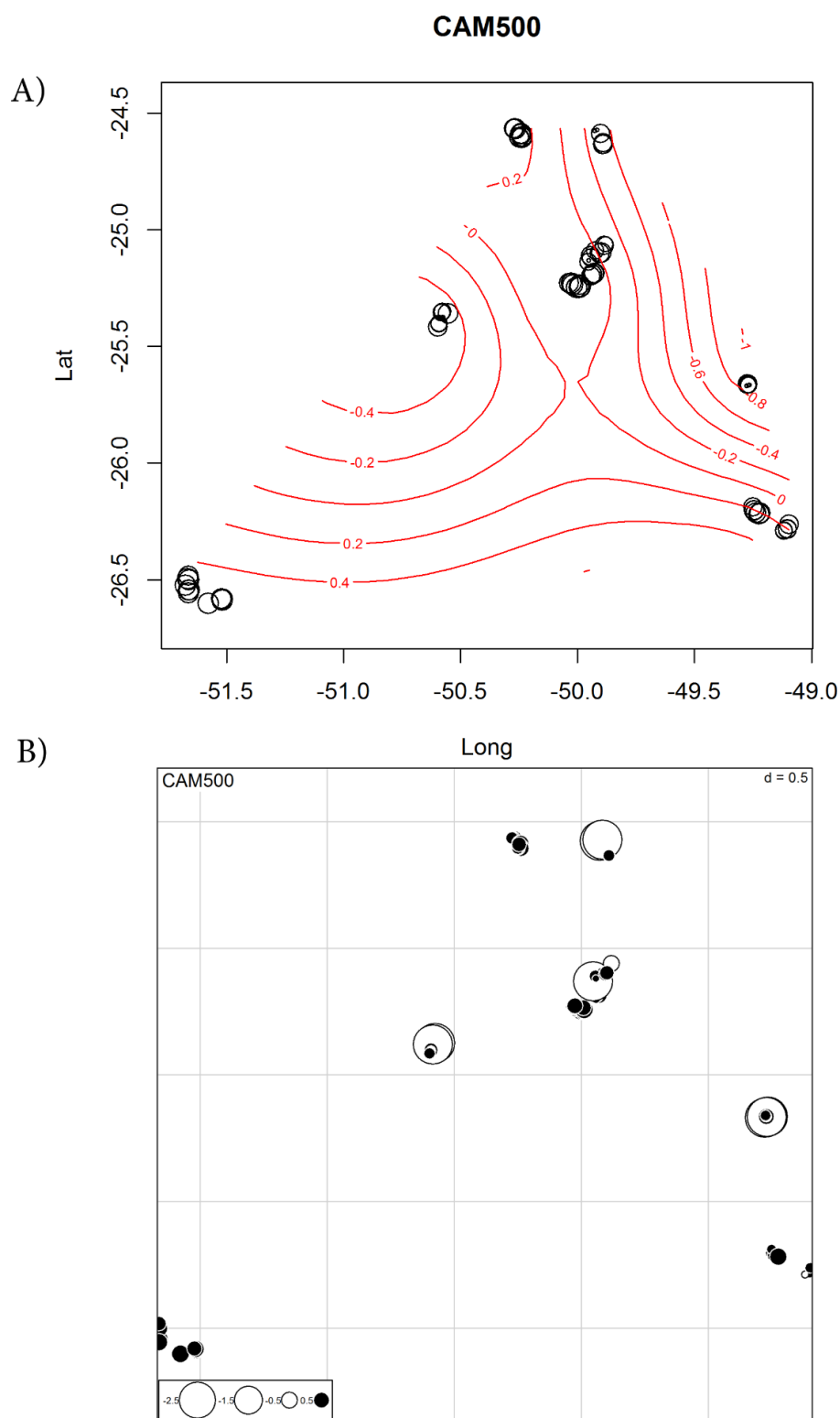


Figura 8 - Estrutura espacial da variável cobertura de campo nativo em um raio de 500 m (CAM500m). (A) Biplot demonstrando a direção do gradiente espacial, indicando que os valores desta variável aumentam em direção a região Sul (sudeste e sudoeste). Isolinhas representam a superfície ajustada dos *scores* da variável em cada corpo d'água pela função *ordisurf* pacote R *vegan*; B) Biplot evidenciando a estrutura de autocorrelação espacial deste atributo da paisagem no espaço. Círculos pretos representam *scores* positivos e os círculos vazios representam os *scores* negativos.

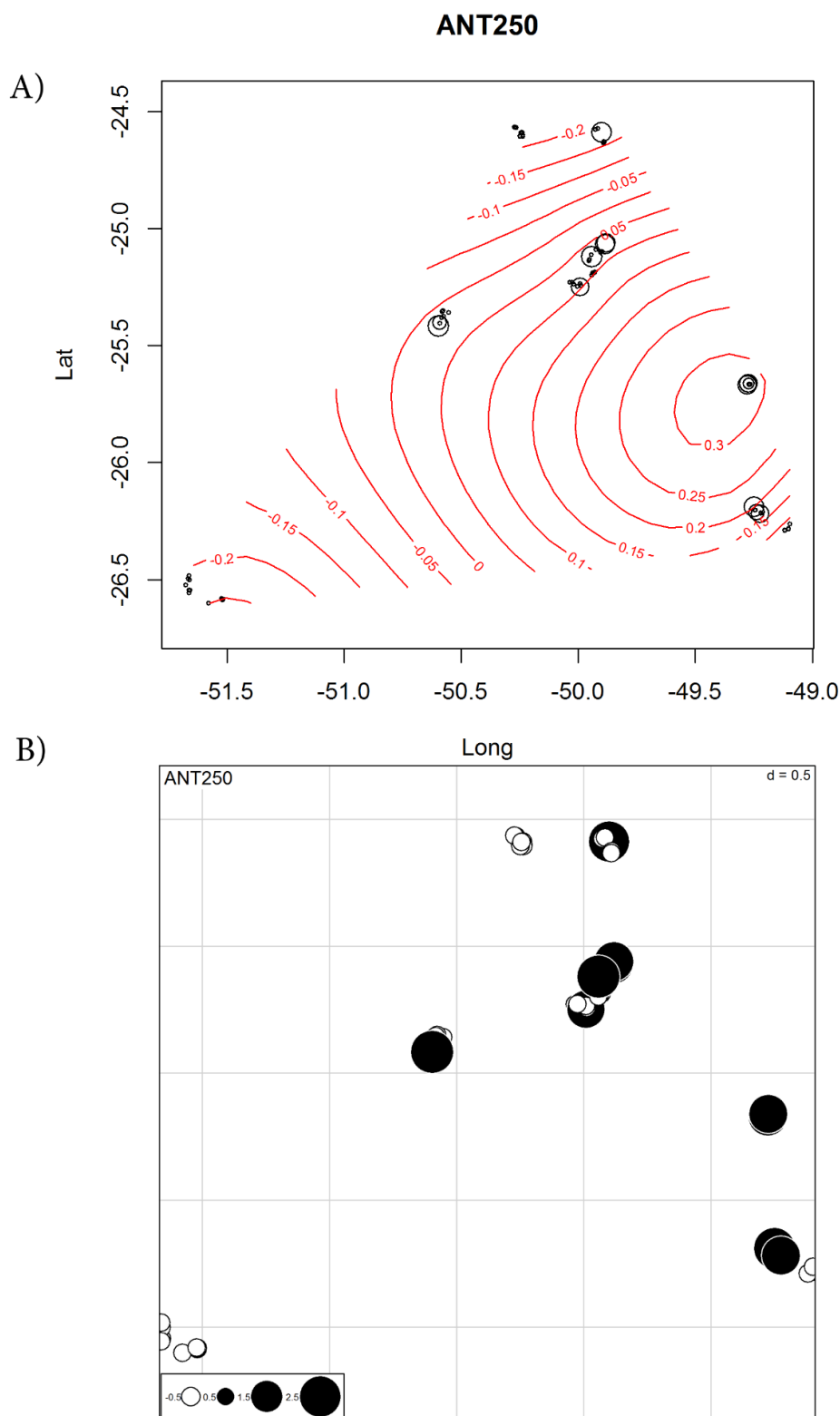


Figura 9 – Estrutura espacial da variável área alterada por influência antrópica em um raio de 250 m (ANT250m). (A) Biplot demonstrando a direção do gradiente espacial, indicando que os valores desta variável aumentam em direção a região Norte (N). Isolinhas representam a superfície ajustada dos scores da variável em cada sítio pela função ordisurf pacote R vegan; B) Biplot evidenciando a estrutura de autocorrelação espacial deste atributo da paisagem no espaço. Círculos pretos representam scores positivos e os círculos vazios representam os scores negativos.

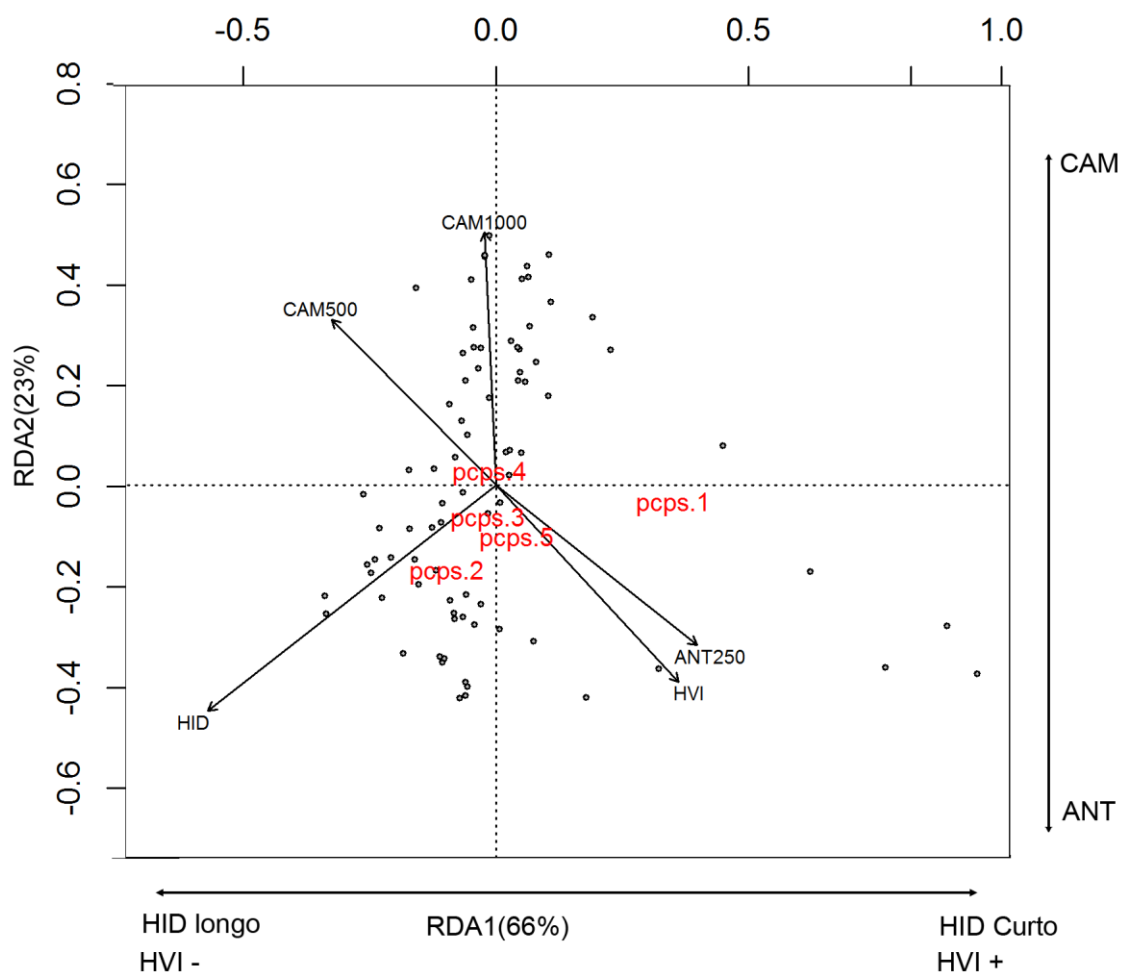


Figura 10 - Biplot resultante da Análise de Redundância (RDA) para composição filogenética da metacomunidade de anfíbios de 81 corpos d'água em paisagem de campos naturais associados a Mata Atlântica. As setas correspondem as variáveis ambientais: (HID) hidroperíodo, (HVI) heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água, (ANT250), Área alterada por influência antrópica em um raio de 250 m a partir do corpo da água, (CAM500) cobertura de campos naturais em um raio de 500 m, (CAM1000) cobertura de campos naturais em um raio de 1.000 m. A composição filogenética está representada pelos gradientes filogenéticos obtidos através da análise de coordenadas principais da estrutura filogenética (PCPS): PCPS1 = gradiente filogenético que contempla 30% da variação filogenética desta metacomunidade; PCPS2 = gradiente filogenético que contempla 15% da variação filogenética; PCPS3 = gradiente filogenético que contempla 7% da variação filogenética; PCPS 4 = gradiente filogenético que contempla 6% da variação filogenética; PCPS5 = gradiente filogenético que contempla 5% da variação filogenética

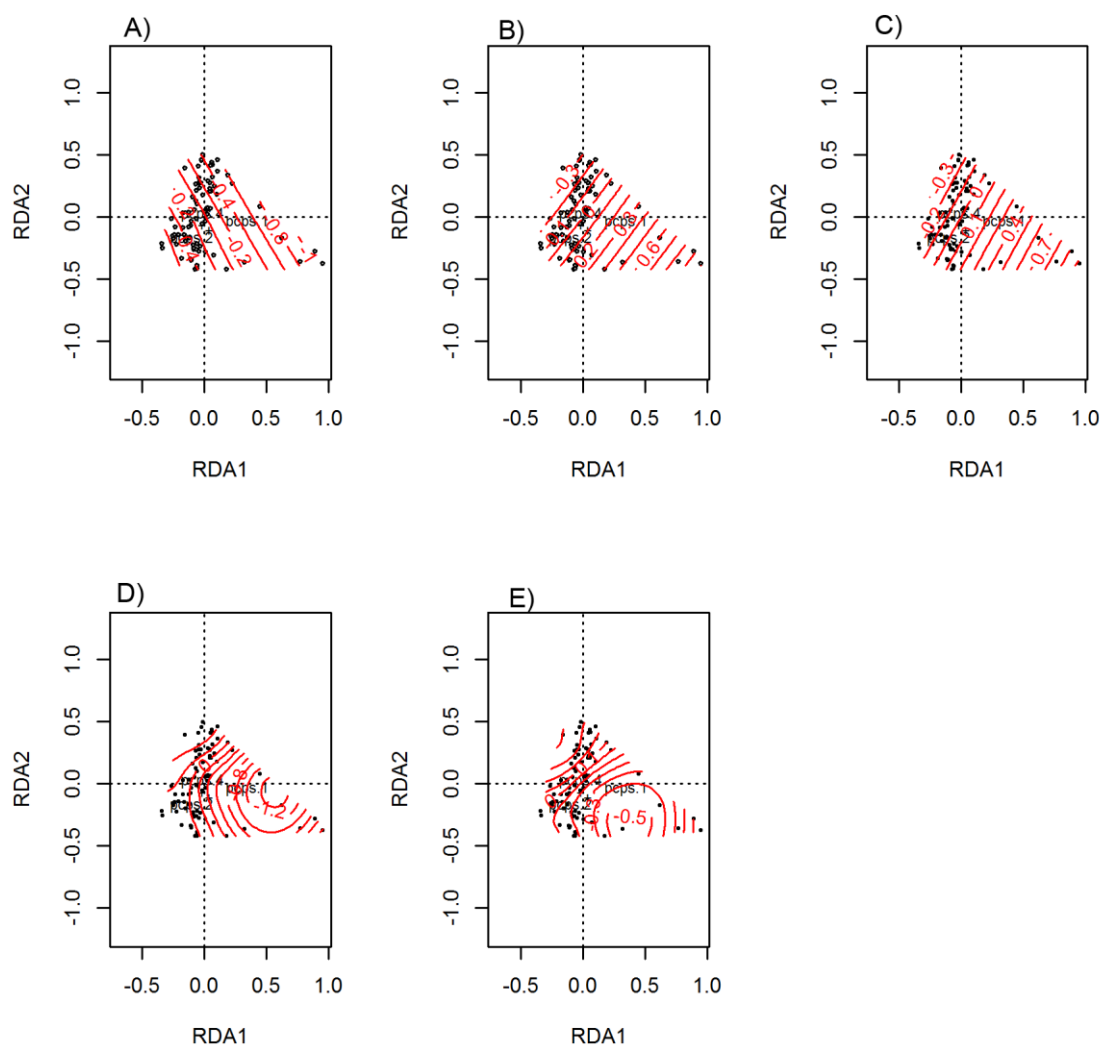


Figura 11 - Biplot da análise de redundância refletindo influência do gradiente de (A) hidroperíodo, (B) heterogeneidade da vegetação no interior dos corpos d'água, (C) área antropizada em um raio de 250m, (D) cobertura de campos naturais em um raio de 500m e (E) cobertura de campos naturais em um raio de 1.000m metros na estrutura filogenética (*PCPS*) da metacomunidade de anfíbios em paisagem de campos associados a Mata Atlântica. Isolinhas representam a superfície ajustada para cada variável ambiental, obtidas pela função *ordisurf* no pacote R *vegan*.

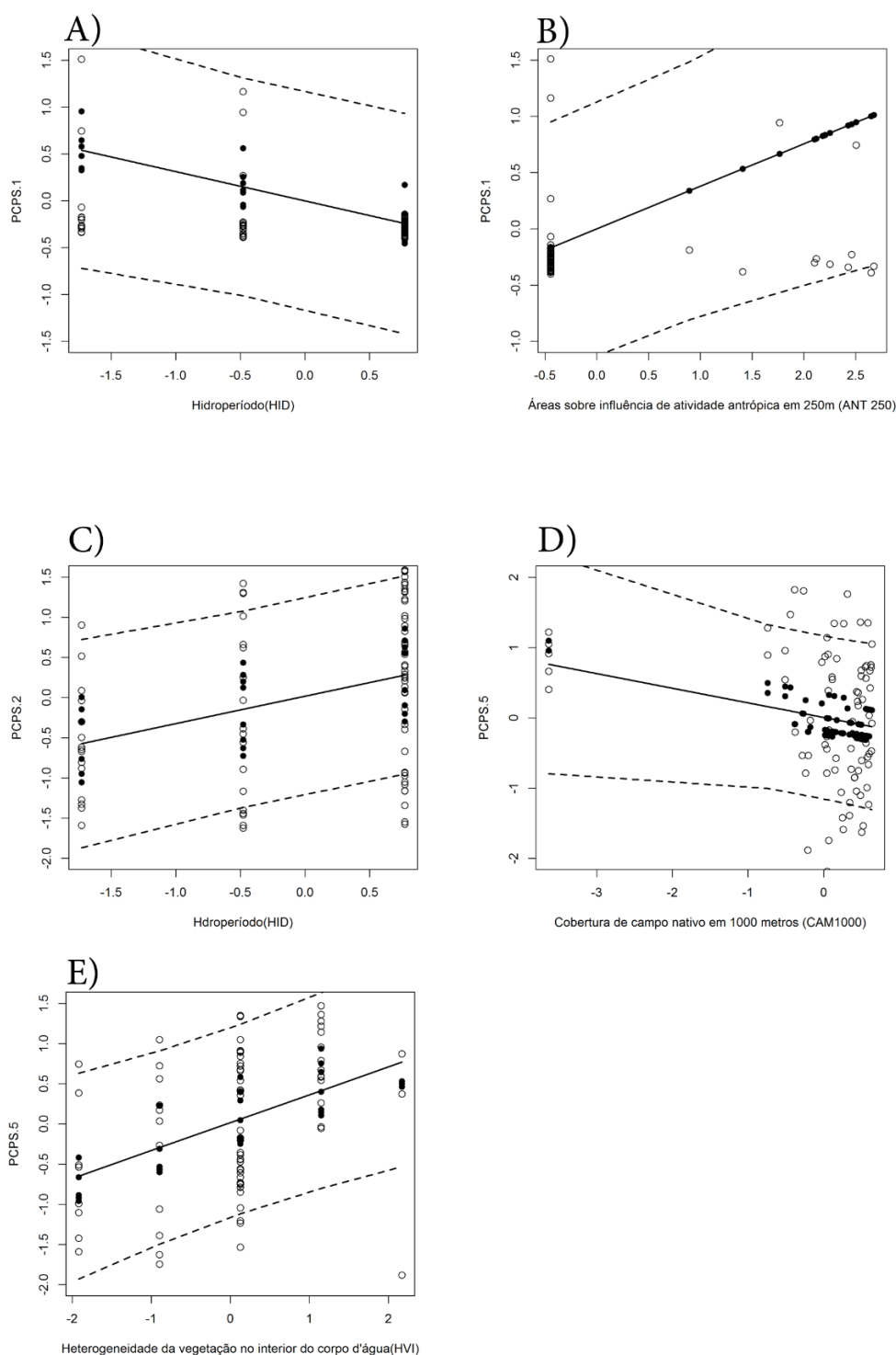


Figura 12- Relação entre gradientes filogenéticos (eixos PCPS de variação filogenética) com variáveis ambientais, ajustados por modelos lineares generalizados (GLM). Gradiente filogenético PCPS1 em função do (A) hidroperíodo e (B) da área alterada por influência antrópica (ANT250m). Gradiente filogenético PCPS2 em função do (C) hidroperíodo (HID). Gradiente filogenético PCPS 5 em função da (D) cobertura de Campo nativo em um raio de 1.000 m (CAM1000m) do corpo d'água, e da (E) heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água (HVI). Os dados estão padronizados em média zero e desvio padrão 1. A linha circunscrita mostra um ajuste do modelo GLM para os dados, com o erro padrão em linha pontilhada. Círculos abertos são valores observados; círculos fechados os valores preditos pelos modelos.

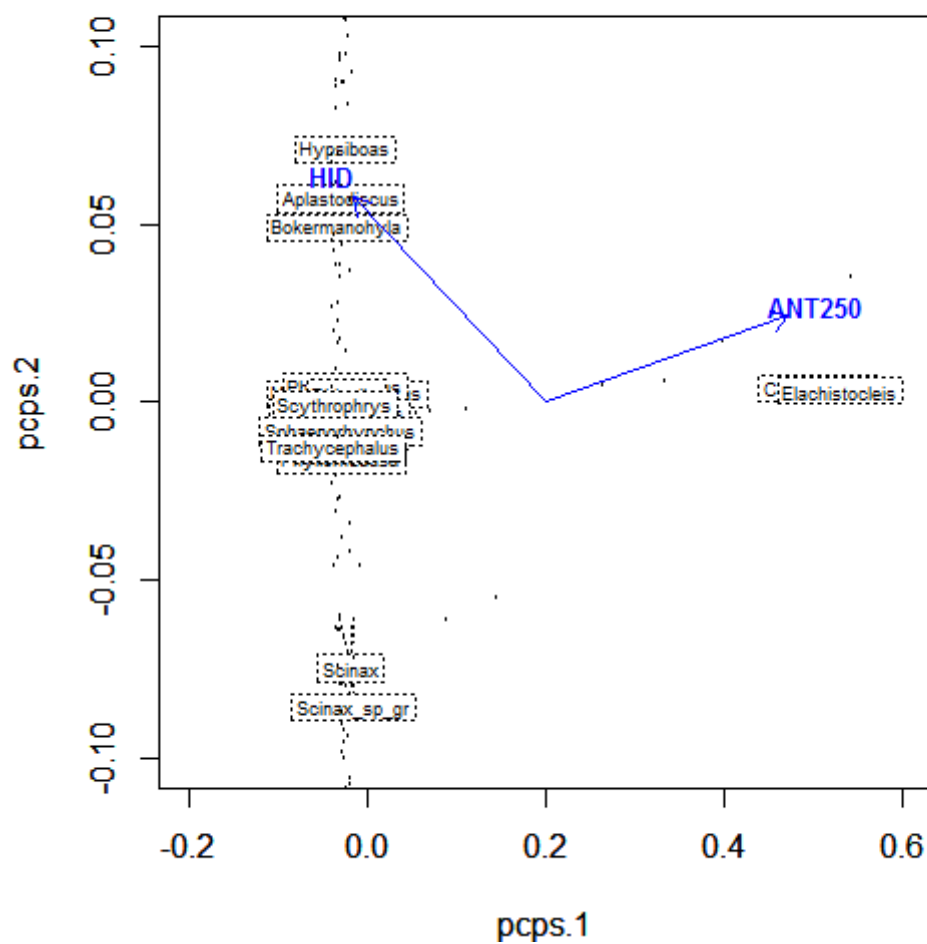


Figura 13 – Biplot demonstrando a correlação entre as linhagens de anfíbios contempladas pelos eixos de estrutura filogenética PCPS 1 e 2 com as variáveis hidroperíodo e área antropizada em um raio de 250m (setas azuis).

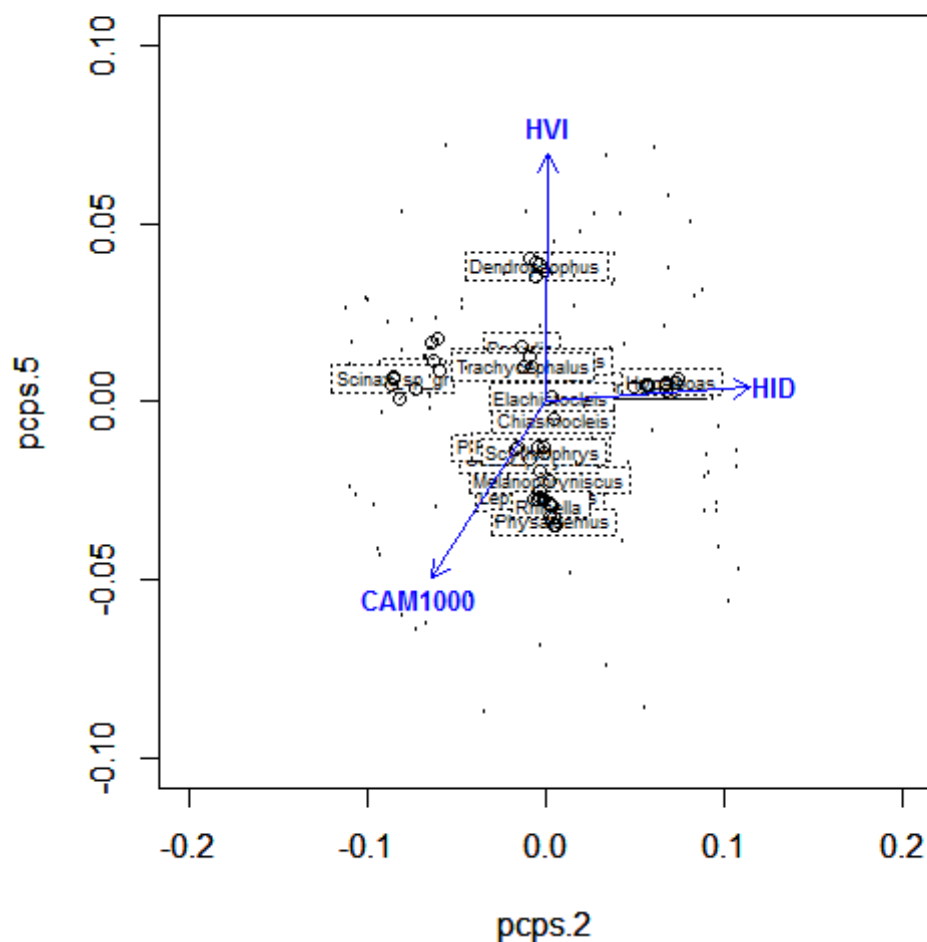
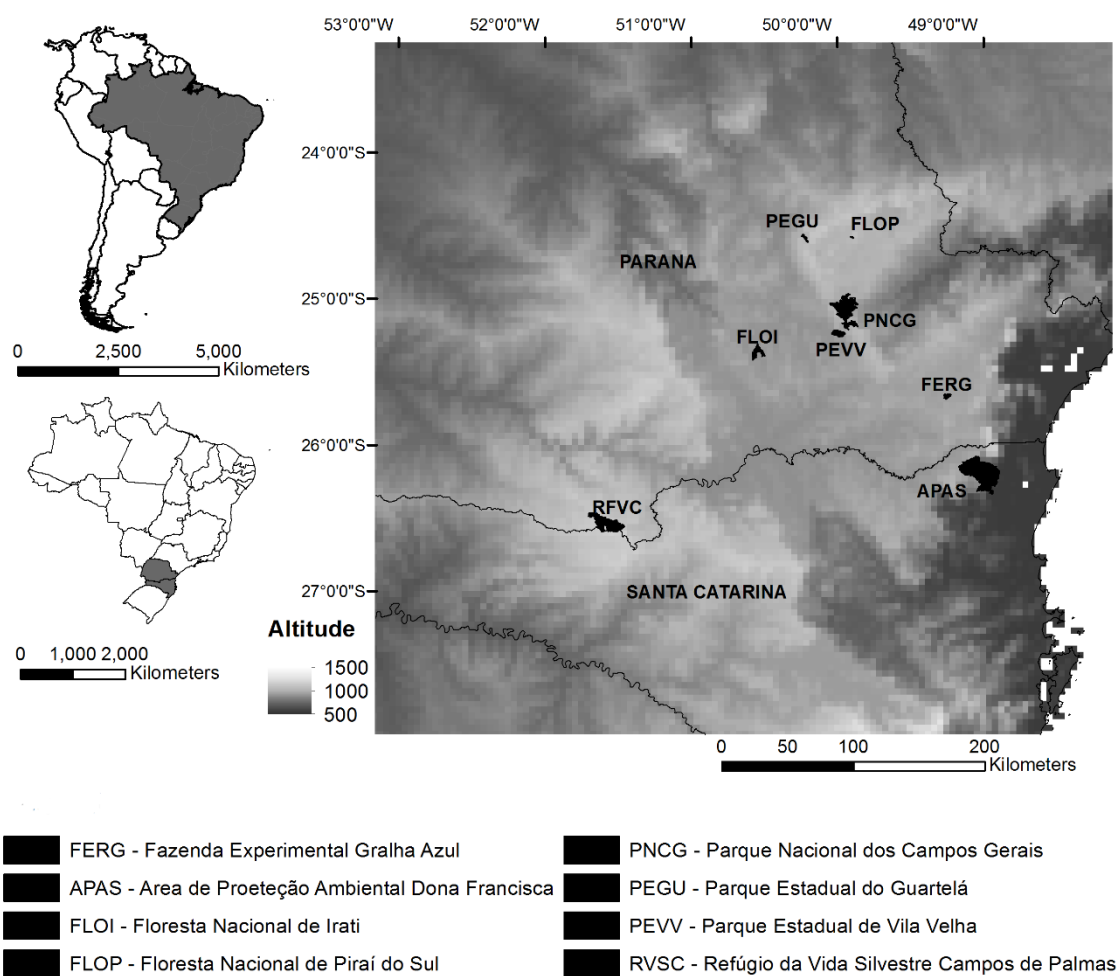


Figura 14 - Biplot demonstrando a correlação entre as linhagens de anfíbios contempladas pelos eixos de estrutura filogenética *PCPS* 2 e 5 com as variáveis hidroperíodo, heterogeneidade de vegetação no interior do corpo d'água e cobertura de campos naturais em um raio de 1.000 m (setas azuis).

APÊNDICES



Apêndice 1 - Mapa com a localização das áreas amostradas.

Apêndice 2 - Variáveis locais de heterogeneidade estrutural dos corpos d'água: ARE= área do corpo d'água (m²); PRO = profundidade do corpo d'água (cm); HID = hidroperíodo (1-efêmero, 2-semipermanente, 3-permanente); HVM = número de tipos de estratos de vegetação nas margens; PVI = porcentagem de vegetação emergente no interior do corpo d'água; HVI = número de tipos de vegetação no interior do corpo d'água; BRO = número de fitotelmatas terrestres e epífitas presentes nos corpos d'água; COB = porcentagem de cobertura de dossel; DPP = distância até a poça mais próxima; DFG = distância ao fragmento florestal mais próximo.

Corpo d'água	ARE	PRO	HID	HVM	PVI	HVI	BRO	COB	DPP	DFG
APAS01	2952	200	3	5	30	3	135	30.58	40	10
APAS02	6050	200	3	3	40	3	0	0.16	27	65
APAS03	984	200	3	3	60	3	0	0.16	30	110
APAS04	1200	200	3	5	85	4	432	59.7	200	0
APAS05	77	8	2	4	80	3	182	97.92	65	0
APAS06	560	200	3	5	0	1	140	58.4	51	0
APAS07	43	66	3	2	0	1	0	0.16	70	45
APAS08	105	22	1	2	100	3	0	0.16	70	40
APAS09	7900	200	3	5	10	3	162	13.68	91	10
APAS10	282	55	2	3	100	4	372	0.16	304	30
APAS11	440	9	1	2	100	2	0	0.16	447	120
APAS12	3698	40	1	3	95	3	5	0.16	67	10
APAS13	527	32	2	2	100	3	0	0.16	136	168
FLOP01	332	200	3	4	60	3	0	0.16	126	30
FLOP02	238	200	2	5	95	3	0	7.44	80	0
FLOP03	332	95	3	5	100	3	0	25.38	431	0
FLOP04	1740	35	3	5	60	4	0	85.96	800	20
FLOP05	540	178	3	5	100	4	0	7.7	127	0
FLOP06	3794	200	3	5	30	3	0	0.16	10	15
FLOP07	788	105	3	2	35	3	0	0.16	80	40
FLOP08	259	70	3	3	15	2	46	0.16	10	10
PEGU01	342	34	3	3	0	1	0	0.16	330	78
PEGU02	155	29	1	3	35	2	0	0.16	75	200
PEGU03	135	44	3	3	40	3	70	0.16	91	350
PEGU04	79	41	1	4	15	2	0	11.86	270	5
PEGU05	196	22	2	3	80	3	0	0.16	270	50
PEGU07	241	33	1	3	80	3	9	0.16	630	25
PEGU08	939	15	2	3	90	4	15	0.16	630	96
PEGU09	1024	170	2	4	70	3	0	7.96	30	83
PEGU10	60	79	3	3	20	2	17	0.16	240	80
PEGU11	86	21	1	3	85	3	20	0.16	235	33
PEVV01	239	15	3	3	85	3	170	0.16	1264	79
PEVV02	1205	71	2	4	95	3	0	29	95	0
PEVV03	114	80	3	2	100	2	0	94.28	90	50
PEVV04	2268	153	3	5	85	4	5	38	77	0
PEVV05	492	200	3	2	0	1	0	0.16	653	366
PEVV06	1051	200	3	3	20	2	514	0.16	27	542
PEVV07	214	193	3	5	15	2	142	5.36	44	0
PEVV08	18934	75	3	5	95	5	5	40	90	50

Apêndice 2: continua

Apêndice 2: continuação

Corpo d'água	ARE	PRO	HID	HVM	PVI	HVI	BRO	COB	110	140
PNCG01	529	30	3	4	10	3	0	0.16	160	300
PNCG02	1124	200	3	3	15	3	764	0.16	930	100
PNCG03	1067	77	2	3	10	3	0	0.16	734	55
PNCG04	8995	20	1	2	35	2	0	0.16	734	0
PNCG05	360	107	3	2	0	1	0	0.16	215	30
PNCG06	197	41	3	3	100	3	8	0.16	40	0
PNCG07	540	55	1	5	70	4	56	52.16	33	27
PNCG08	176	33	2	4	70	3	0	17.58	44	0
PNCG09	2037	44	1	5	70	4	0	70.36	60	0
PNCG11	857	34	1	4	45	2	7	0.16	125	0
PNCG12	148	60	3	5	95	5	20	21.22	141	50
PNCG13	165	138	3	5	45	4	12	22.78	70	186
PNCG14	893	168	3	3	0	1	7	76.6	87	216
PNCG15	3864	87	3	4	90	4	0	7.44	80	280
RFVS01	1471	81	3	2	60	3	0	0.16	70	370
RFVS02	357	38	1	2	65	3	0	0.16	230	0
RFVS03	381	200	3	2	20	3	78	0.16	80	150
RFVS04	3803	75	3	3	80	3	41	0.16	171	90
RFVS05	3307	200	3	4	15	3	50	6.92	60	426
RFVS06	2329	65	3	3	70	3	0	0.16	180	170
RFVS07	2522	84	2	2	100	3	0	0.16	420	710
RFVS08	2563	61	3	2	60	3	0	0.16	144	0
RFVS09	3461	42	3	2	30	3	0	0.16	181	0
RFVS10	2293	85	2	4	10	1	0	0.16	2520	20
RFVS14	2089	14	2	4	100	4	82	17.06	662	0
RFVS18	2723	200	3	3	0	1	29	5.1	662	0
FLOI01	256	32	1	5	100	3	0	12.64	1134	0
FLOI02	528	150	2	5	85	3	0	9.26	1134	0
FLOI03	2084	180	2	4	100	4	0	32.14	360	0
FLOI04	64	24	1	3	95	3	0	96.62	350	85
FLOI05	168	200	3	5	20	3	0	89.34	290	50
FLOI06	2166	170	2	5	100	4	0	0.16	620	0
FLOI07	9072	200	3	5	45	4	3	32.4	529	81
FLOI08	6720	166	2	4	98	3	0	17.32	280	0
FERG01	1504	150	1	5	100	5	86	10	114	7
FERG02	641	25	2	3	80	4	0	0.16	70	15
FERG03	54	180	1	5	0	1	20	91.68	70	17
FERG08	729	69	3	5	15	2	0	4.32	100	20
FERG09	1052	200	3	5	100	3	32	38.9	129	49
FERG10	670	200	3	2	0	1	0	0.16	DPP	DFG
FERG11	2770	166	3	3	65	3	8	0.16	40	10
FERG12	1090	86	3	4	30	3	0	0.16	27	65

Apêndice 3 - Variáveis de composição (m²) e configuração da paisagem (índices) mensuradas em buffers de 250 metros de raio a partir de cada um dos 81 corpos d'água amostrados. FOR = floresta nativa; CAM = campos naturais; CUL = cultivo (i.e., soja, milho); ANT = áreas alteradas por influência antrópica (deflorestamento, assentamento humano, construções rurais e entorno, estradas); AGU = água; REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); HUM = efeito humano. Índices: NDVI = *proxy* de produtividade primária da paisagem ("*Normalized Difference Vegetation Index*"); STD = *proxy* de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI); EC = equitabilidade entre campos e florestas.

Corpo d'água	FOR250	CAM250	CUL250	ANT250	AGU250	REF250	NDVI250	STD250	HUM250	EC250
APAS01	96747	99492	0	0	0	0	0.42	0.05	0	1
APAS02	51222	145011	0	0	0	0	0.43	0.06	0	0.83
APAS03	47596	148637	0	0	0	0	0.45	0.02	0	0.8
APAS04	66326	129911	0	0	0	0	0.44	0.03	0	0.92
APAS05	141803	37567	0	0	16884	0	0.43	0.13	0	0.74
APAS06	116279	43929	0	0	36046	0	0.27	0.24	0	0.85
APAS07	153476	42775	0	0	0	0	0.47	0.05	0	0.76
APAS08	153476	42775	0	0	0	0	0.46	0.03	0	0.76
APAS09	152208	44048	0	0	0	0	0.47	0.05	0	0.77
APAS10	85554	107497	0	3184	0	0	0.42	0.04	3184	0.99
APAS11	123878	24942	0	47413	0	0	0.4	0.05	47413	0.65
APAS12	111439	84798	0	0	0	0	0.42	0.02	0	0.99
APAS13	24169	156944	0	15124	0	0	0.38	0.11	15124	0.57
FLOP01	40756	96177	53949	0	5268	0	0.46	0.08	53949	0.88
FLOP02	63990	47339	84821	0	0	0	0.42	0.09	84821	0.98
FLOP03	150494	5092	70	40494	0	0	0.44	0.09	40564	0.21
FLOP04	65693	0	29919	0	0	100534	0.41	0.06	130453	0
FLOP05	173143	0	10949	0	0	12055	0.45	0.04	23004	0
FLOP06	28171	81639	81071	0	5268	0	0.46	0.12	81071	0.82
FLOP07	62846	16119	117185	0	0	0	0.47	0.05	117185	0.73
FLOP08	35652	87604	67625	0	5268	0	0.49	0.07	67625	0.87
PEGU01	44894	135904	15320	0	0	0	0.38	0.08	15320	0.81
PEGU02	6876	102539	86703	0	0	0	0.42	0.11	86703	0.34
PEGU03	0	58609	137508	0	0	0	0.42	0.08	137508	0
PEGU04	77561	118558	0	0	0	0	0.36	0.08	0	0.97
PEGU05	43059	153060	0	0	0	0	0.32	0.07	0	0.76
PEGU07	94455	96807	4858	0	0	0	0.41	0.06	4858	1
PEGU08	21256	157223	17641	0	0	0	0.36	0.06	17641	0.53
PEGU09	0	110568	62333	0	0	23217	0.39	0.04	85550	0
PEGU10	0	16589	172449	0	0	7080	0.4	0.07	179529	0
PEGU11	61080	64192	70847	0	0	0	0.43	0.06	70847	1
PEVV01	31086	165053	0	0	0	0	0.38	0.05	0	0.63
PEVV02	90687	105450	0	0	0	0	0.43	0.03	0	1
PEVV03	74305	121833	0	0	0	0	0.4	0.05	0	0.96
PEVV04	173032	23105	0	0	0	0	0.41	0.05	0	0.52
PEVV05	13944	170593	0	11605	0	0	0.34	0.05	11605	0.39
PEVV06	0	196142	0	0	0	0	0.31	0.02	0	0
PEVV07	81178	114964	0	0	0	0	0.41	0.05	0	0.98
PEVV08	131644	64606	0	0	0	0	0.4	0.05	0	0.91
PNCG01	76971	96259	16861	0	6056	0	0.39	0.07	16861	0.99
PNCG02	9116	150261	24093	0	12677	0	0.39	0.11	24093	0.32
PNCG03	0	83585	112561	0	0	0	0.5	0.11	112561	0

Apêndice 3: continua

Apêndice 3: continuação

Corpo d'água	FOR250	CAM250	CUL250	ANT250	AGU250	REF250	NDVI250	STD250	HUM250	EC250
PNCG04	0	39856	156292	0	0	0	0.55	0.07	156292	0
PNCG05	0	25957	170189	0	0	0	0.55	0.04	170189	0
PNCG06	125354	11	70778	0	0	0	0.48	0.08	70778	0
PNCG07	196143	0	0	0	0	0	0.48	0.01	0	0
PNCG08	124873	71271	0	0	0	0	0.44	0.03	0	0.95
PNCG09	152517	24757	17550	0	1323	0	0.48	0.05	17550	0.58
PNCG11	117613	73155	0	0	5379	0	0.46	0.04	0	0.96
PNCG12	102141	30196	10529	36020	17264	0	0.42	0.08	46549	0.77
PNCG13	168689	0	0	18878	1514	7069	0.44	0.04	25947	0
PNCG14	99864	89392	0	0	6892	0	0.43	0.06	0	1
PNCG15	59238	22932	25474	88500	0	0	0.41	0.07	113974	0.85
RFVS01	0	189273	6825	0	0	0	0.33	0.05	6825	0
RFVS02	0	179035	17063	0	0	0	0.33	0.04	17063	0
RFVS03	0	170597	25501	0	0	0	0.32	0.04	25501	0
RFVS04	0	144928	51174	0	0	0	0.35	0.09	51174	0
RFVS05	129708	66399	0	0	0	0	0.33	0.04	0	0.92
RFVS06	40471	155637	0	0	0	0	0.31	0.06	0	0.73
RFVS07	4007	192102	0	0	0	0	0.31	0.06	0	0.14
RFVS08	0	189733	6379	0	0	0	0.31	0.06	6379	0
RFVS09	21579	174530	0	0	0	0	0.29	0.03	0	0.5
RFVS10	0	180231	14338	0	0	1932	0.25	0.05	16270	0
RFVS14	132649	63464	0	0	0	0	0.33	0.03	0	0.91
RFVS18	88599	14742	92751	0	0	7	0.4	0.07	92758	0.59
FLOI01	110382	85712	0	0	0	0	0.43	0.03	0	0.99
FLOI02	187194	8899	0	0	0	0	0.4	0.05	0	0.27
FLOI03	196092	0	0	0	0	0	0.42	0.03	0	0
FLOI04	196093	0	0	0	0	0	0.44	0.04	0	0
FLOI05	196093	0	0	0	0	0	0.43	0.03	0	0
FLOI06	172608	22619	0	867	0	0	0.42	0.03	867	0.52
FLOI07	150568	45525	0	0	0	0	0.4	0.03	0	0.78
FLOI08	115802	0	0	80291	0	0	0.4	0.05	80291	0
FERG01	180192	0	0	16038	0	0	0.45	0.02	16038	0
FERG02	26960	0	169272	0	0	0	0.42	0.09	169272	0
FERG03	163797	0	32434	0	0	0	0.46	0.03	32434	0
FERG08	196230	0	0	0	0	0	0.42	0.04	0	0
FERG09	190812	0	5418	0	0	0	0.44	0.05	5418	0
FERG10	178604	0	17496	131	0	0	0.44	0.05	17627	0
FERG11	153108	0	32184	10939	0	0	0.42	0.08	43123	0
FERG12	149217	17579	14834	14600	0	0	0.43	0.07	29434	0.49

Apêndice 4 - Variáveis de composição (m²) e configuração da paisagem (índices) mensuradas em buffers de 500 metros de raio a partir de cada um dos 81 corpos d'água amostrados. Para informações sobre as siglas, ver Apêndice 3: FOR = floresta nativa; CAM = campos naturais; CUL = cultivo (i.e., soja, trigo); ANT = áreas alteradas por influência antrópica (deflorestamento, assentamento humano, construções rurais e entorno, estradas); AGU = água; REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); HUM = efeito humano. Índices: NDVI = *proxy* de produtividade primária da paisagem ("*Normalized Difference Vegetation Index*"); STD = *proxy* de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI); EC = equitabilidade entre campos e florestas.

Corpo d'água	FOR500	CAM500	CUL500	ANT500	AGU500	REF500	NDVI500	STD500	HUM500	EC500
APAS01	504075	281063	0	0	0	0	0.43	0.04	0	0.94
APAS02	462096	323042	0	0	0	0	0.43	0.02	0	0.98
APAS03	462658	322480	0	0	0	0	0.42	0.02	0	0.98
APAS04	263111	511297	0	10746	0	0	0.43	0.05	10746	0.92
APAS05	600670	108403	0	0	76149	0	0.42	0.14	0	0.62
APAS06	566778	125787	0	0	92657	0	0.35	0.19	0	0.68
APAS07	742435	42775	0	0	0	0	0.46	0.04	0	0.31
APAS08	742435	42775	0	0	0	0	0.48	0.03	0	0.31
APAS09	634613	150614	0	0	0	0	0.48	0.04	0	0.71
APAS10	386406	347698	0	51038	0	0	0.42	0.07	51038	1
APAS11	402413	136109	0	246612	0	0	0.4	0.06	246612	0.82
APAS12	322657	449273	0	13225	0	0	0.43	0.05	13225	0.98
APAS13	137888	595952	0	51310	0	0	0.39	0.12	51310	0.7
FLOP01	59724	174720	545093	0	5268	0	0.46	0.1	545093	0.82
FLOP02	104851	133821	546133	0	0	0	0.42	0.1	546133	0.99
FLOP03	531020	107938	63691	73578	2164	6410	0.46	0.06	143679	0.66
FLOP04	144162	0	92275	16710	0	531643	0.42	0.06	640628	0
FLOP05	666279	0	53691	0	0	64825	0.45	0.05	118516	0
FLOP06	48963	191668	538904	0	5268	0	0.46	0.13	538904	0.73
FLOP07	128118	103070	553617	0	0	0	0.48	0.05	553617	0.99
FLOP08	49097	186394	544044	0	5268	0	0.59	0.04	544044	0.74
PEGU01	126308	495388	162981	0	0	0	0.4	0.11	162981	0.73
PEGU02	113473	296637	374565	0	0	0	0.43	0.11	374565	0.85
PEGU03	52005	203993	528677	0	0	0	0.47	0.06	528677	0.73
PEGU04	162281	535387	87014	0	0	0	0.36	0.08	87014	0.78
PEGU05	150203	608813	25667	0	0	0	0.32	0.07	25667	0.72
PEGU07	224996	394832	164856	0	0	0	0.42	0.08	164856	0.95
PEGU08	129582	519245	135856	0	0	0	0.38	0.09	135856	0.72
PEGU09	727	295769	423325	0	0	64858	0.4	0.06	488183	0.02
PEGU10	14984	196961	508479	0	0	64255	0.38	0.04	572734	0.37
PEGU11	283124	339348	162210	0	0	0	0.44	0.1	162210	0.99
PEVV01	96806	687957	0	0	0	0	0.37	0.05	0	0.54
PEVV02	244303	540453	0	0	0	0	0.41	0.05	0	0.89
PEVV03	185761	598993	0	0	0	0	0.41	0.05	0	0.79
PEVV04	565862	218888	0	0	0	0	0.41	0.06	0	0.85
PEVV05	146268	626898	0	11605	0	0	0.35	0.05	11605	0.7
PEVV06	0	784772	0	0	0	0	0.32	0.03	0	0
PEVV07	339005	445766	0	0	0	0	0.42	0.06	0	0.99
PEVV08	361570	423430	0	0	0	0	0.41	0.05	0	1
PNCG01	197726	327650	246743	0	12677	0	0.41	0.09	246743	0.96
PNCG02	219373	386591	166155	0	12677	0	0.45	0.08	166155	0.94

Apêndice 4: continua

Apêndice 4: continuação

Corpo d'água	FOR500	CAM500	CUL500	ANT500	AGU500	REF500	NDVI500	STD500	HUM500	EC500
PNCG03	72989	187825	523977	0	0	0	0.51	0.11	523977	0.86
PNCG04	78265	157586	548942	0	0	0	0.57	0.06	548942	0.92
PNCG05	156927	131009	496854	0	0	0	0.5	0.09	496854	0.99
PNCG06	432673	39962	312141	0	0	0	0.49	0.07	312141	0.42
PNCG07	784777	0	0	0	0	0	0.47	0.03	0	0
PNCG08	579295	199631	0	5854	0	0	0.44	0.04	5854	0.82
PNCG09	535907	56184	170036	0	22661	0	0.49	0.08	170036	0.45
PNCG11	363107	276018	0	0	40094	103655	0.42	0.1	103655	0.99
PNCG12	268435	130653	244615	104628	36473	0	0.47	0.09	349243	0.91
PNCG13	553061	8816	0	117254	12068	93608	0.45	0.04	210862	0.12
PNCG14	455626	318086	0	0	11032	53	0.47	0.04	53	0.98
PNCG15	495731	95100	104039	89911	0	0	0.44	0.05	193950	0.64
RFVS01	0	690782	93817	0	0	0	0.33	0.05	93817	0
RFVS02	0	686674	97924	0	0	0	0.33	0.05	97924	0
RFVS03	14341	631883	138374	0	0	0	0.32	0.08	138374	0.15
RFVS04	0	666783	117829	0	0	0	0.31	0.07	117829	0
RFVS05	150062	601687	0	0	0	32885	0.31	0.05	32885	0.72
RFVS06	149543	607254	27837	0	0	0	0.3	0.04	27837	0.72
RFVS07	54693	729948	0	0	0	0	0.3	0.04	0	0.36
RFVS08	19027	650494	115134	0	0	0	0.3	0.05	115134	0.19
RFVS09	230162	528953	25527	0	0	0	0.29	0.04	25527	0.89
RFVS10	0	631150	109884	0	0	44533	0.24	0.06	154417	0
RFVS14	486219	298434	0	0	0	0	0.32	0.03	0	0.96
RFVS18	170525	348249	265819	0	0	7	0.37	0.07	265826	0.91
FLOI01	355720	428861	0	0	0	0	0.42	0.03	0	0.99
FLOI02	751168	33406	0	0	0	0	0.41	0.04	0	0.25
FLOI03	747826	36748	0	0	0	0	0.41	0.03	0	0.27
FLOI04	784578	0	0	0	0	0	0.44	0.04	0	0
FLOI05	784577	0	0	0	0	0	0.43	0.03	0	0
FLOI06	721717	22619	0	40242	0	0	0.42	0.03	40242	0.2
FLOI07	698348	22619	0	63612	0	0	0.4	0.02	63612	0.2
FLOI08	610927	173652	0	0	0	0	0.4	0.05	0	0.76
FERG01	720327	0	0	64795	0	0	0.45	0.03	64795	0
FERG02	232631	0	552500	0	0	0	0.42	0.09	552500	0
FERG03	599506	0	185621	0	0	0	0.43	0.06	185621	0
FERG08	622247	15071	147801	7	0	0	0.44	0.04	147808	0.16
FERG09	699576	15646	58680	11223	0	0	0.43	0.06	69903	0.15
FERG10	632160	74293	44241	34433	0	0	0.43	0.08	78674	0.49
FERG11	602075	94646	44241	44164	0	0	0.45	0.06	88405	0.57
FERG12	546101	148891	44241	45892	0	0	0.49	0.05	90133	0.75

Apêndice 5 - Variáveis de composição (m²) e configuração da paisagem (índices e distância) mensuradas em buffers de 1000 metros de raio a partir de cada um dos 81 corpos d'água amostrados: FOR = floresta nativa; CAM = campos naturais; CUL = cultivo (i.e., soja, trigo); ANT = áreas alteradas por influência antrópica (deflorestamento, assentamento humano, construções rurais e entorno, estradas); AGU = água; REF = reflorestamento com exótica (i.e., *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*); HUM = efeito humano. Índices: NDVI = *proxy* de produtividade primária da paisagem (“*Normalized Difference Vegetation Index*”); STD = *proxy* de heterogeneidade da paisagem (desvio padrão do NDVI); DPP = distância (metros) até o corpo d'água mais próximo; EC = equitabilidade entre campos e florestas..

Corpo d'água	FOR1000	CAM1000	CUL1000	ANT1000	AGU1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	HUM1000	EC1000
APAS01	2014416	1022827	103723	0	0	0	0.42	0.04	103723	0.92
APAS02	2091211	1026423	21345	0	0	0	0.42	0.04	21345	0.91
APAS03	2148632	961785	30339	0	0	0	0.4	0.05	30339	0.89
APAS04	1542058	1567028	0	31944	0	0	0.43	0.05	31944	1
APAS05	2601301	336108	0	0	203893	0	0.44	0.12	0	0.51
APAS06	2576419	360990	0	0	203893	0	0.47	0.04	0	0.54
APAS07	3031474	109780	0	0	0	0	0.47	0.04	0	0.22
APAS08	3024256	116997	0	0	0	0	0.48	0.02	0	0.23
APAS09	2610597	530724	0	0	0	0	0.48	0.04	0	0.66
APAS10	1422020	1622859	0	96102	0	0	0.42	0.07	96102	1
APAS11	1919786	367600	34651	822981	0	0	0.4	0.07	857632	0.64
APAS12	1686665	1428588	0	25776	0	0	0.44	0.03	25776	1
APAS13	1429320	1619707	0	91988	0	0	0.41	0.1	91988	1
FLOP01	270285	729078	2134998	0	5268	0	0.45	0.11	2134998	0.84
FLOP02	465874	471958	2196531	0	5268	0	0.45	0.13	2196531	1
FLOP03	1940097	374506	305474	84479	2164	432856	0.46	0.05	822809	0.64
FLOP04	729632	63645	685212	78125	2422	1580537	0.45	0.08	2343874	0.4
FLOP05	3138720	0	0	0	0	0	0.44	0.06	0	0
FLOP06	2969537	50151	42159	76879	0	0	0.49	0.07	119038	0.12
FLOP07	2962121	22629	46781	107196	0	0	0.48	0.15	153977	0.06
FLOP08	2629232	0	277728	231767	0	0	0.62	0.03	509495	0
PEGU01	655565	1575760	907793	0	0	0	0.42	0.12	907793	0.87

Apêndice 5: continua

Apêndice 5: continua

Corpo d'água	FOR1000	CAM1000	CUL1000	ANT1000	AGU1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	HUM1000	EC1000
PEGU02	448463	1370258	1320392	0	0	0	0.43	0.1	1320392	0.81
PEGU03	218419	1317265	1603426	0	0	0	0.47	0.12	1603426	0.59
PEGU04	811229	2024946	302966	0	0	0	0.37	0.09	302966	0.86
PEGU05	1051726	1775382	286067	0	25969	0	0.47	0.08	286067	0.95
PEGU07	947321	1669293	522529	0	0	0	0.4	0.08	522529	0.94
PEGU08	494355	1733650	873077	0	0	0	0.39	0.09	873077	0.76
PEGU09	145664	1415163	1467305	0	0	110998	0.37	0.05	1578303	0.45
PEGU10	218256	1414313	1402789	0	0	103771	0.37	0.07	1506560	0.57
PEGU11	627314	1932527	579295	0	0	0	0.44	0.12	579295	0.8
PEVV01	840691	2298773	0	0	0	0	0.37	0.05	0	0.84
PEVV02	853095	2200528	0	82419	0	0	0.38	0.05	82419	0.85
PEVV03	1464979	1674450	0	0	0	0	0.42	0.05	0	1
PEVV04	1861876	1089194	0	189117	10225	0	0.39	0.06	189117	0.95
PEVV05	1002996	2124893	0	11605	0	0	0.37	0.07	11605	0.91
PEVV06	777122	2350773	0	11605	0	0	0.39	0.07	11605	0.81
PEVV07	1176706	1962788	0	0	0	0	0.41	0.05	0	0.95
PEVV8	1743014	1331674	0	0	0	65312	0.42	0.05	65312	0.99
PNCG01	672361	1210158	1147077	0	12677	97324	0.44	0.09	1244401	0.94
PNCG02	643088	1192358	1251220	0	12677	40253	0.49	0.09	1291473	0.93
PNCG03	671053	489636	1966528	0	12364	0	0.53	0.08	1966528	0.98
PNCG04	318796	652510	2155601	0	12677	0	0.52	0.07	2155601	0.91
PNCG05	669954	716927	1752693	0	0	0	0.44	0.11	1752693	1
PNCG06	1545304	79124	1331631	158248	0	0	0.49	0.08	1489879	0.28
PNCG07	2787140	77233	275145	0	0	0	0.47	0.03	275145	0.18
PNCG08	2289912	514811	141473	193339	0	0	0.46	0.05	334812	0.69
PNCG09	2418779	342423	340416	0	37952	0	0.48	0.06	340416	0.54

Apêndice 5: continua

Apêndice 5: continua

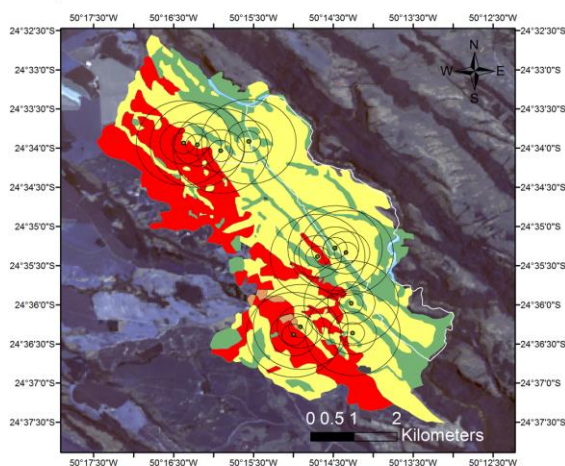
Corpo d'água	FOR1000	CAM1000	CUL1000	ANT1000	AGU1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	HUM1000	EC1000
PNCG11	1584240	952529	117754	13831	55524	415715	0.45	0.06	547300	0.95
PNCG12	1899457	310086	652943	223212	40544	12302	0.47	0.07	888457	0.59
PNCG13	2161695	158248	110156	231534	31422	446585	0.46	0.04	788275	0.36
PNCG14	1987121	694220	19060	108368	36432	294401	0.45	0.05	421829	0.83
PNCG15	2500457	428215	120951	89911	0	0	0.44	0.04	210862	0.6
RFVS01	179050	2649964	309785	0	0	7	0.32	0.06	309792	0.34
RFVS02	155113	2651166	332520	0	0	7	0.31	0.06	332527	0.31
RFVS03	154727	2588339	395732	0	0	7	0.32	0.05	395739	0.31
RFVS04	156789	2554842	407260	19968	0	0	0.3	0.07	427228	0.32
RFVS05	297905	2029525	239519	0	0	572002	0.31	0.05	811521	0.55
RFVS06	254803	2228281	406869	0	0	248994	0.3	0.04	655863	0.48
RFVS07	195324	2572169	0	0	8581	362901	0.3	0.04	362901	0.37
RFVS08	397081	2457681	282965	1297	0	0	0.29	0.05	284262	0.58
RFVS09	463827	2255042	393485	26632	9733	0	0.29	0.05	420117	0.66
RFVS10	89783	2094252	640019	0	8123	308190	0.26	0.07	948209	0.25
RFVS14	726720	2415800	0	0	0	0	0.3	0.04	0	0.78
RFVS18	295250	2344267	499286	0	0	7	0.35	0.06	499293	0.51
FLOI01	2268909	864501	5326	0	0	0	0.42	0.03	5326	0.85
FLOI02	3011351	127360	0	0	0	0	0.42	0.04	0	0.24
FLOI03	2870065	268644	0	0	0	0	0.41	0.04	0	0.42
FLOI04	2884992	0	253733	0	0	0	0.43	0.05	253733	0
FLOI05	3138720	0	0	0	0	0	0.42	0.03	0	0
FLOI06	2969537	50151	42159	76879	0	0	0.42	0.04	119038	0.12
FLOI07	2962121	22629	46781	107196	0	0	0.42	0.04	153977	0.06
FLOI08	2629232	0	277728	231767	0	0	0.43	0.06	509495	0
FERG01	2498131	142123	398534	102112	0	0	0.45	0.05	500646	0.3

Apêndice 5: continua

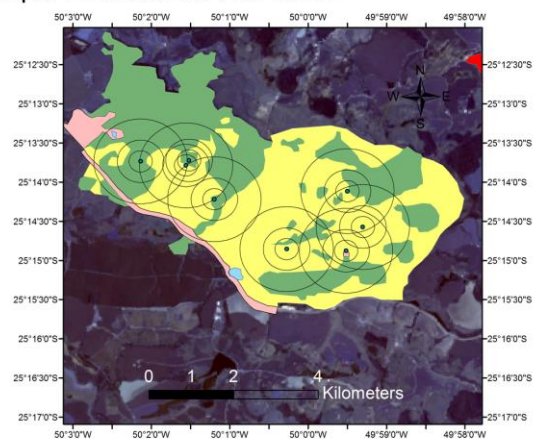
Apêndice 5: continuação

Corpo d'água	FOR1000	CAM1000	CUL1000	ANT1000	AGU1000	REF1000	NDVI1000	STD1000	HUM1000	EC1000
FERG02	1642826	433225	1066640	0	0	0	0.43	0.08	1066640	0.74
FERG03	2093405	144420	803917	100586	0	0	0.44	0.04	904503	0.35
FERG08	1905595	335524	791106	108694	0	0	0.48	0.05	899800	0.61
FERG09	2078388	310349	641491	110687	0	0	0.47	0.05	752178	0.56
FERG10	1954600	344269	731358	110687	0	0	0.52	0.07	842045	0.61
FERG11	1946232	336746	747248	110687	0	0	0.49	0.09	857935	0.6
FERG12	1796508	355685	882158	106561	0	0	0.48	0.1	988719	0.65

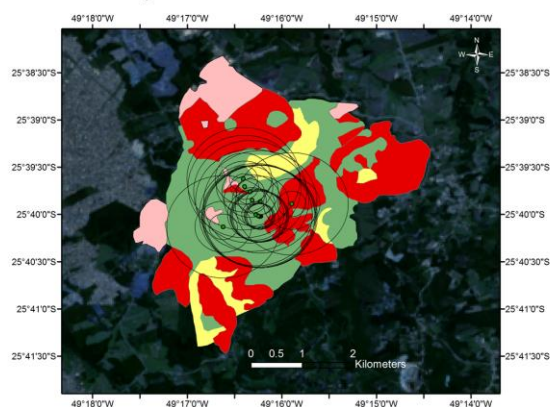
A) Parque Estadual do Gurtelá



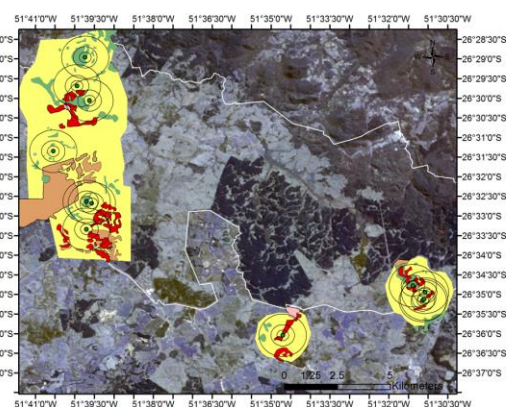
B) Parque Estadual de Vila Velha



D) Fazenda Experimental Gralha Azul

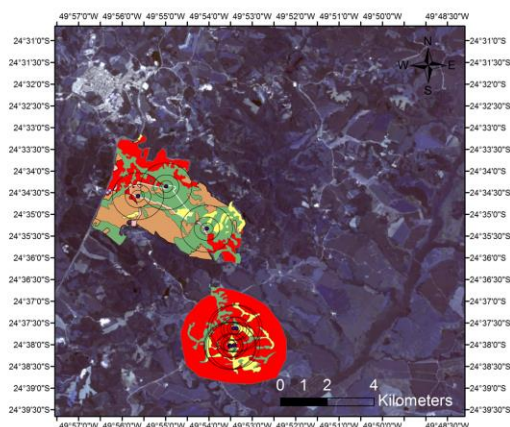


E) Refúgio da Vida Silvestre Campos de PalmaS

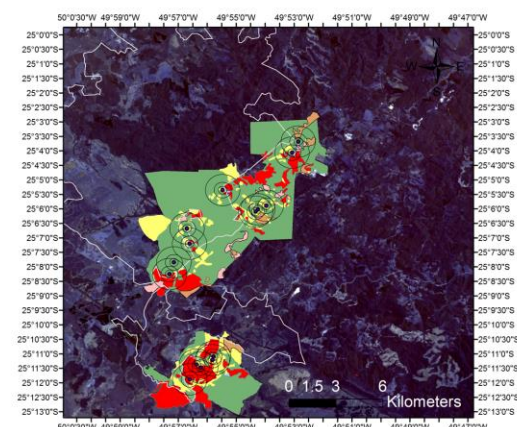


Apêndice 6 – Mapa de classificação de cobertura e uso de solo através de buffers com raios de 250, 500 e 1000 metros a partir de cada corpo d'água.

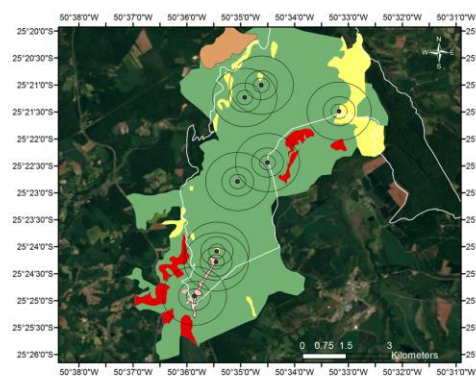
A) Floresta Nacional de Pirai do Sul



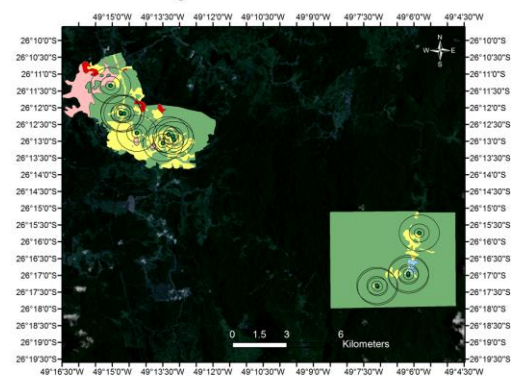
B) Parque Nacional dos Campos Gerais



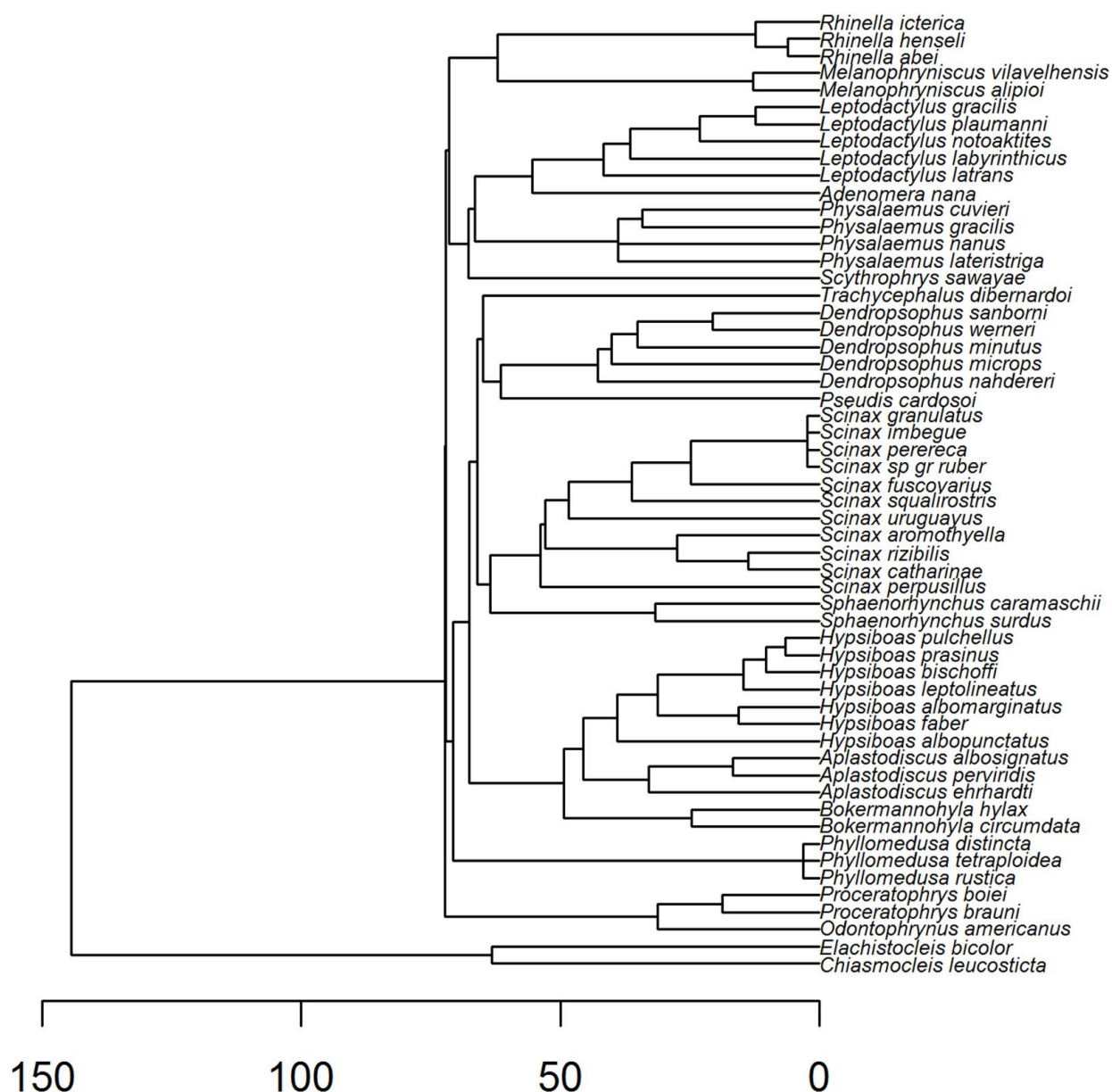
C) Floresta Nacional de Irati



D) Área de Preservação Ambiental Dona Francisca



Apêndice 7 – Mapa de classificação de cobertura e uso de solo através de buffers com raios de 250, 500 e 1000 metros a partir de cada corpo d'água.



Apêndice 8 – Filogenia das espécies de anfíbios com ocorrência nos campos naturais associados à Mata Atlântica com estimativa de tempo de divergência em milhões de anos. Filogenia adaptada de Pyron (2014).

4. Considerações finais

1. Nós registramos 63 espécies de anfíbios distribuídos nas áreas mais representativas de campos naturais associados a Mata Atlântica no Estado do Paraná, destas 20 espécies foram preferencialmente campícolas, 19 preferencialmente florestais e 21 generalistas em relação ao uso de habitat.
2. Ampliamos a distribuição de duas espécies de *Melanophryniscus*, registradas até então somente nas localidades tipos.
3. Através deste estudo, nós evidenciamos qual escala e características da paisagem (i.e., uso e cobertura de solo), além das características estruturais dos habitats utilizados para reprodução dos anfíbios estão associadas a maior riqueza de espécies, abundância de indivíduos e história evolutiva acumulada ao longo da metacomunidade regional.
4. Interessantemente, nós evidenciamos uma maior diversidade filogenética associada à ocorrência de distúrbio antrópico em uma escala de 250 metros. Esta relação se deu pela presença de espécies de microhilídeos nestes ambientes e pela presença de espécies generalistas e de ampla distribuição que colonizam áreas impactadas, aumentando a riqueza de espécies e consequentemente levando a um aumento na diversidade filogenética.
5. Nós evidenciamos que a composição filogenética dos anfíbios dos campos naturais do bioma Mata Atlântica foi significativamente explicada por duas variáveis ambientais estruturais dos corpos d'água (heterogeneidade de vegetação e hidroperíodo) e duas associadas as características da paisagem de entorno (áreas antropizadas e campos nativos). É importante destacar, que o gradientes associados a composição da paisagem, como a extensão de campos nativos nas adjacências dos corpos d'água e áreas antropizadas são espacialmente estruturados.
6. Nossos resultados sugerem que a influência de filtros espaciais *PCNMS* sobre a estrutura filogenética de anfíbios está mais relacionada aos gradientes ambientais do que a limitação por dispersão pelas linhagens filogenéticas. Assim, processos espaciais através de dinâmicas neutras, parecem exercer uma influência menor do que processos determinísticos relacionados ao nicho na distribuição de clados filogenéticos dos anfíbios dos campos naturais da Mata Atlântica.