

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 15/03/2018.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JÚLIO DE MESQUITA FILHO"

FERNANDA SIMIONI

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

São José do Rio Preto

2016

FERNANDA SIMIONI

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

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

Orientador: Prof^a. Dr^a. Denise de Cerqueira Rossa-
Feres

Co-orientador: Prof^a. Dr^a. Christine Strüssmann

São José do Rio Preto

2016

Simioni, Fernanda.

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

50 f. : il., tabs.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa-Feres

Coorientador: Christine Strüssmann

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

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

CDU – 577.4

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

FERNANDA SIMIONI

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

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

Orientador: Prof^a. Dr^a. Denise de Cerqueira Rossa-
Feres

Co-orientador: Prof^a. Dr^a. Christine Strüssmann

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dr^a Denise de Cerqueira Rossa-Feres
UNESP – São José do Rio Preto
Orientador

Prof^a. Dr^a Camila Chiamenti Both
UFSM – Santa Maria

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

São José do Rio Preto

15 de março de 2016

AGRADECIMENTOS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

A todos o meu muito obrigada!

RESUMO

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

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

ABSTRACT

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

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

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Mapa do Pantanal com as três sub-regiões amostradas em destaque.....	14
Figura 2 - Algumas das poças amostradas no Pantanal.	16
Figura 3 - Curva de acumulação de espécies para cada sub-região do Pantanal amostrada.....	16
Figura 4 - Esquema representando a análise de estrutura de metacomunidade com suas 14 possíveis classificações (modificado de Presley et al., 2010).	21
Figura 5 - Análise de Componentes Principais com 10 variáveis ambientais das 75 poças amostradas na bacia de inundação do Pantanal.....	25
Figura 6 - Resultados da Análise de Redundância Parcial mostrando a relação das variáveis ambientais com composição de espécies de anuros no Pantanal	26
Figura 7 - Influência relativa dos processos estruturando as metacomunidades de girinos na sub-região de (A) Miranda-Abobral e (B) em escala ampla.....	28
Figura 8- Ordenação da ocorrência das espécies por poça em cada sub-região e em escala ampla.....	33
Figura 9 - Visão aérea da região amostrada no Pantanal de Miranda-Abobral nos períodos de seca e cheia	40

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Espécies registradas em cada uma das sub-regiões do Pantanal amostradas neste estudo.	23
Tabela 2 - Influência de variáveis ambientais e espaciais na composição de espécies em comunidades de girinos das três regiões amostradas isoladamente e em conjunto.....	26
Tabela 3 - Variáveis ambientais e preditores espaciais (PCNM) retidas pelo método <i>Forward Selection</i> e utilizadas na partição da variância.	29
Tabela 4 - Resultado da análise de estrutura de metacomunidades em escala restrita e em escala ampla.....	31
Tabela 5 - Variáveis ambientais formando o gradiente estruturando as metacomunidades em escala restrita e ampla.....	32

SUMÁRIO

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

1. INTRODUÇÃO

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

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

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, A. P.; DE JESUS RODRIGUES, D.; GAREY, M. V.; MENIN, M. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche-based and neutral processes. **Hydrobiologia**, v. 745, n. 1, p. 123-135, 2015.
- ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, n. 1, p. 32-46, 2001.
- AZEVEDO-RAMOS, C.; MAGNUSSON, W. E.; BAYLISS, P. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in central Amazonia. **Copeia**, p. 22-33, 1999.
- BARTON, P. S.; CUNNINGHAM, S. A.; MANNING, A. D.; GIBB, H.; LINDENMAYER, D. B.; DIDHAM, R. K. The spatial scaling of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n. 6, p. 639-647, 2013.
- BAZZO, J. C.; FREITAS, D. A. F.; SILVA, M. L. N.; CARDOS, E. L.; SANTOS, S. A. Aspectos geofísicos e ambientais do pantanal da Nhecolândia. **Revista de Geografia (Recife)**, v. 29, n. 1, p. 141-161, 2012.
- BEJA, P.; ALCAZAR, R. Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. **Biological Conservation**, v. 114, n. 3, p. 317-326, 2003.
- BELL, G. Neutral macroecology. **Science**, v. 293, n. 5539, p. 2413-2418, 2001.
- BLANCHET, F. G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2623-2632, 2008.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. **Ecological Modelling**, v. 153, n. 1, p. 51-68, 2002.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 1045-1055, 1992.
- BOTH, C.; CECHIN, S. Z.; MELO, A. S.; HARTZ, S. M. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? **Austral ecology**, v. 36, n. 5, p. 530-536, 2011.
- BOTH, C.; SOLÉ, M.; DOS SANTOS, T. G.; CECHIN, S. Z. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 624, n. 1, p. 125-138, 2009.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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