

PADRÕES DE DIVERSIDADE E ESTRUTURA DE
TAXOCENOSSES DE ANFÍBIOS ANUROS: ANÁLISE EM MULTI-
ESCALA ESPACIAL

FAUSTO NOMURA

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho”,
Campus de Rio Claro, para a obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Área de Concentração: Zoologia)

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
maio de 2008

PADRÕES DE DIVERSIDADE E ESTRUTURA DE
TAXOCENOSSES DE ANFÍBIOS ANUROS: ANÁLISE EM MULTI-
ESCALA ESPACIAL

FAUSTO NOMURA

Orientador: Prof. Dr. CÉLIO F. B. HADDAD
Co-Orientadora: Profa. Dra. Denise de C. Rossa-Feres

Tese apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho”,
Campus de Rio Claro, para a obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Área de Concentração: Zoologia)

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
maio de 2008

Para minhas duas mães (Dona Ana e vó Ruth) e meus dois pais (Dr. Nomura e Seu Edgar). Uma pena que o Dr. Nomura não pode ver a tese terminada, mas sei que ele era o que aguardava com maior ansiedade o desfecho desta empreitada.

Agradecimentos

Agradeço a Profa. Dra. Denise de Cerqueira Rossa-Feres pelo estímulo, apoio (tanto logístico quanto intelectual) e conselhos. Sempre acho incrível como a professora faz parecer tão simples as coisas mais complexas. A convivência com a professora é um aprendizado constante!

Agradeço ao Prof. Dr. Célio F.B. Haddad pela orientação e pela oportunidade única de desenvolver o meu projeto de doutoramento vinculado ao projeto temático “Diversidade de Anfíbios Anuros do Estado de São Paulo”, Biota/Fapesp, Proc. No. 01/13341-3. Sem o apoio desse projeto e do Prof. Célio, as coletas e o desenvolvimento da tese não seriam possíveis.

Agradeço ao Dr. Mahzer e ao Sérgio pela autorização de entrar em suas propriedades para a realização das coletas. São pessoas cultas que reconhecem que a pesquisa científica, mesmo a pesquisa básica, é benéfica para o desenvolvimento do país.

Agradeço as prefeituras de Atibaia e de Vitória Brasil pelo suporte logístico durante as viagens de coleta.

Agradeço a todos os que me ajudaram durante as viagens de campo, em especial para Rinneu E. Borges, Luciana O. Figueira, Thiago T. Thelatin, Fernando R. Silva e Natacha Y. Nagatani Dias (essa agradeço pelas brigas e discussões sobre as coisas da vida).

Agradeço aos amigos Carlos E. Conte, Arthur A. B. de Oliveira, Felipe Pacca e Carlos Lucas pelos conselhos, sugestões e momentos de descontração, importantes para manter o foco e a moral elevada.

Agradeço a paciência e o carinho da Fernanda C. Franco por ter me aturado durante os piores momentos da tese.

E por fim, mas não menos importante, eu agradeço aos familiares, em especial minha mãe, meus avós (Ruth E. Brito e Edgar de Brito) e minha tia Ana Margarida pelo incentivo, apoio, hospitalidade e carinho!

ÍNDICE

	página
Resumo	1
Abstract	2
Introdução Geral	3
Referências Bibliográficas	4
CAPÍTULO 1	6

ALTERAÇÕES NA DIVERSIDADE DE TAXOCENOSES DE ANFÍBIOS ANUROS EM FUNÇÃO DE UM GRADIENTE DE COBERTURA VEGETAL

1.1. Resumo	7
1.2. Introdução	7
1.3. Material e Métodos	9
1.4. Resultados	13
1.5. Discussão	16
1.6. Agradecimentos	18
1.7. Referências Bibliográficas.....	18
1.8. Figuras e Tabelas.....	23
1.9. Apêndice	40
CAPÍTULO 2	43

DIVERSIDADE MORFOLÓGICA EM TAXOCENOSES DE ANFÍBIOS ANUROS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE COBERTURA FLORESTAL

2.1. Resumo.....	44
2.2. Introdução	44

2.3. Material e Métodos	45
2.4. Resultados	49
2.5. Discussão	53
2.6. Referências Bibliográficas.....	58
2.7. Figuras e Tabelas.....	63

CAPÍTULO 3	85
------------------	----

RESTRIÇÕES ECOLÓGICAS NO CANTO DE ANÚNCIO DE ANFÍBIOS ANUROS:

UMA ABORDAGEM POR MODELOS NULOS

3.1. Resumo.....	86
3.2. Introdução	86
3.3. Material e Métodos	88
3.4. Resultados	90
3.5. Discussão	93
3.6. Referências Bibliográficas	95
3.7. Figuras e Tabelas	97
Conclusões	108

RESUMO

No presente estudo, procurou-se investigar a relação entre os diferentes níveis de diversidade (alfa, beta e gama) de taxocenoses de anuros com a qualidade da cobertura vegetal e com padrões de diversidade morfológica. A diversidade alfa e gama apresentaram as mesmas repostas em função do gradiente de cobertura vegetal, sendo maior a influência de fatores estruturais em condições de maior cobertura e maior a influência de fatores climáticos em condições de menor cobertura. Em condições de maior cobertura vegetal foi encontrado um maior número de espécies arborícolas. Já espécies terrícolas vão se tornando mais comuns à medida que a cobertura vegetal vai sendo degradada. Entretanto, uma maior quantidade de espécies arborícolas não aumenta a diversidade morfológica da taxocenose. Espécies terrícolas, em função dos diferentes tipos do comportamento de escavação e divergências quanto ao hábito alimentar, proporcionam uma maior diversificação de estratégias para exploração do ambiente. Independente do grau de cobertura vegetal, a partilha do espaço acústico em taxocenoses de anuros ocorre entre três guildas definidas em função de características espectrais do canto de anúncio. Adicionalmente parece não haver influência de fatores ecológicos na relação entre o comprimento rostro-cloacal e a frequência dominante do canto de anúncio. Em um extremo da relação entre o tamanho corporal e a frequência dominante do canto de anúncio (espécies grandes – cantos graves) parece não haver a influência de fatores ecológicos, já que não houve tendência de espécies de maior porte a emitirem sons mais graves do que o esperado pelos modelos nulos. Entretanto, no outro extremo da relação (espécies pequenas – cantos agudos) foi encontrada uma tendência a espécies de pequeno porte a produzirem sons de frequência mais alta do que o esperado ao acaso, o que aumentaria a eficiência da comunicação a curtas distâncias.

ABSTRACT

In the present study, we investigate the relationship between the different levels of diversity (alfa, beta and gamma) in anuran assemblages with a continuum in the vegetation cover. Structural factors were important for the determination of the alfa and gamma diversities for the maximum vegetational cover condition and climatic factors were important for the determination of these same diversities for the minimum vegetational cover condition. A similar response was obtained when the relationship between morphological diversity and the vegetational gradient was investigated. Arboreal anurans were common in the maximum vegetational cover condition, whereas terrestrial anurans were common in the minimum vegetational cover condition. However, the arboreal habit appears to be limited to a fewer morphological types than the terrestrial habit. Terrestrial forms could present a diversity of burrowing and feeding strategies that promote a diversification in the morphological types associated to the terrestrial habit. Additionally, we investigated the possible existence of ecological constraints in the relationship between the rostro-cloacal length and the dominant frequency, generally associated only to morphological constraints and considered an important signal for female choice. Independently of the degree of vegetational cover, the acoustic space was shared by three anuran guilds defined by spectral properties of the call. The relationship between the rostro-cloacal length and the dominant frequency was investigated with a null model approach. An ecological constraint was detected only for the smallest species of anurans. Small anuran calls in higher frequencies when compared to the randomized data sets being more efficient in short distance communication. Small anurans have greater abundance during reproductive periods than large anurans. Calls of high frequency could allow that small anurans to select the calling sites closer to other calling anurans.

INTRODUÇÃO GERAL

O conhecimento atual sobre a diversidade biológica do planeta é extremamente escasso (Wilson 1997). Apesar de todos os avanços científicos e tecnológicos no século XX, dizer quantas espécies existem no mundo, ou ainda em um pequeno fragmento de floresta, é extremamente difícil, senão impossível (May 1988). Isso é extremamente preocupante quando se considera o ritmo atual de destruição de ecossistemas naturais, aliado às altas taxas de extinção de espécies (Wilson 1997). O desenvolvimento de programas de conservação e uso sustentável de recursos biológicos, a única forma conhecida para desacelerar a perda da diversidade global, exige uma ampliação urgente dos conhecimentos nessa área (Santos 2003).

Desta maneira, o estudo da diversidade biológica nunca foi tão importante quanto atualmente, pois qualquer projeto ligado à conservação ou ao uso sustentável exige um mínimo de conhecimento de ecologia e sistemática de organismos e ecossistemas (Scott et al. 1987). Sem um conhecimento mínimo sobre quais organismos ocorrem num ambiente e sobre quantas espécies podem ser encontradas nele, é virtualmente impossível desenvolver qualquer projeto de preservação (Santos 2003). O reconhecimento dos padrões e a compreensão dos processos que os produzem, são fundamentais para estabelecer os princípios para manejo, recuperação e uso sustentável de áreas naturais (Levin 1992).

Algumas características dos anfíbios anuros os tornam especialmente vulneráveis a mudanças ambientais, como alterações nos padrões de temperatura e pluviosidade, quando comparados a outros grupos de vertebrados terrestres (Alford & Richards 1999). Tal vulnerabilidade têm sido utilizada para explicar o declínio populacional de anfíbios ao redor do mundo e como indicador dos efeitos do aquecimento global provocado pela atividade humana. Embora alguns autores sugiram que esses declínios possam ser resultantes de flutuações populacionais ou dinâmicas metapopulacionais (Green 2003, Gulve 1994), é inegável que certas atividades humanas, especialmente a destruição e modificação de hábitat, estão relacionadas a estes declínios populacionais (Alford & Richards 1999, Bee 1996). No Brasil, apesar de existir pouca documentação de declínios de espécies relacionadas à destruição ou perda de habitat, o impacto negativo da atividade humana é significativa (Eterovick et al. 2005). Muitas guildas de anuros são dependentes da estrutura e micro-clima das

florestas para reprodução, alimentação e refúgio (Haddad & Prado 2005, Knutson et al. 1999) e o efeito da fragmentação florestal altera estas características e segrega recursos-chaves, como ambientes de reprodução (Becker et al. 2007).

A região noroeste do Estado de São Paulo sofreu intenso processo de desmatamento, havendo uma redução de 91% da vegetação predominante de cerrado que foi substituída por pastagens e culturas diversas: café (PROBIO, 1998), milho, soja e algodão (CATI, 2002). Tais características tornam os trabalhos de inventário de fauna e estudo dos padrões de diversidade desta região de caráter emergencial. Como muitas vezes não é possível o acompanhamento do processo de fragmentação florestal, uma abordagem muito utilizada é o acompanhamento de diversas áreas em diferentes estados de conservação e a comparação destas com uma área controle (sem distúrbios) (Underwood 2001). Neste estudo foram selecionadas áreas em diferentes localidades do Estado de São Paulo a fim de estabelecer um gradiente de cobertura vegetal para verificar qual o efeito deste gradiente sobre diferentes níveis da diversidade (alfa, beta e gama) (capítulo 1), na diversidade morfológica em taxocenoses de anfíbios anuros (capítulo 2) e na partilha do espaço acústico em taxocenoses de anfíbios anuros (capítulo 3).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alford RA, Richards SJ (1999) Global Amphibians Decline: A problem in applied ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30:133-165.
- Becker CG, Fonseca CR, Haddad CFB, Batista RF, Prado PI (2007) Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318:1775-1777.
- Bee TJC (1996) Ecology and conservation of amphibians. Chapman & Hall. 214pp.
- CATI (2002) Previsões e Estimativas de Safras Agrícolas: Levantamento por Municípios – Fevereiro de 2002. Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, Instituto de Economia Agrícola – Coordenadoria de Assistência Técnica Integral (CATI), 4pp.
- Eterovick PC, Carnaval ACOQ, Borges-Nojosa DM, Silvano DL, Segalla MV, Sazima I (2005) Amphibian Declines in Brazil: An Overview. *Biotropica* 37(2):166–179.
- Green DM (2003) The ecology of extinction: Population fluctuation and decline in amphibians. *Biol. Conserv.* 111:331–343.

- Gulve PS (1994) Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. *Ecology* 75:1357–1367.
- Haddad CFB, Prado CPA (2005) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55(3):207-217.
- Knutson MG, Sauer JR, Olsen DA, Mossman MJ, Hemesath LM, Lanoo MJ (1999) Effects of landscape composition and wetland fragmentation on frog and toad abundance and species richness in Iowa and Wisconsin, U.S.A. *Conservation Biology* 13(6):1437-1446.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6):1943-1967.
- May RM (1988) How many species are there on Earth? *Science* 241:1441-1449.
- PROBIO (1998) Áreas de domínio do cerrado no Estado de São Paulo. Imprensa Oficial, Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo. 84pp.
- Santos AJ (2003) Estimativa de riqueza em espécies. *In*: Cullen jr L, Rudran R, Valladares-Padua C (orgs.) Métodos de estudo em biologia da conservação e manejo da vida silvestre. Editora UFPR:19-41.
- Scott jr NJ, Woodward BD (1994) Surveys at breeding sites. *In*: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LAC, Foster MS (eds.) Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.:84-92.
- Wells KD (1977) The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25:666-693.
- Wilson EO (1997) A situação atual da diversidade biológica. *In*: Wilson EO (ed.) Biodiversidade. Nova Fronteira:3-24.

Capítulo 1

ALTERAÇÕES NA DIVERSIDADE DE TAXOCENOSSES DE ANFÍBIOS ANUROS EM FUNÇÃO DE UM GRADIENTE DE COBERTURA VEGETAL

1.1. RESUMO

Taxocenoses de anfíbios anuros são excelentes modelos para estudos de diversidade biológica por formarem agregados conspícuos durante eventos reprodutivos, estruturados por relações de nicho, competição e predação e heterogeneidade estrutural e espacial. Neste estudo, procuramos inferir como fatores climáticos e estruturais influenciam diferentes níveis (alfa, beta e gama) de diversidade de espécies em taxocenoses de anuros. A simplificação da estrutura do hábitat (homogeneização) inviabilizam a reprodução de espécies com desenvolvimento direto e expõe as espécies de anuros com estratégias reprodutivas complexas, que apresentam girinos, aos efeitos do *hábitat split*. A diversidade foi significativamente correlacionada à heterogeneidade estrutural dos hábitats de reprodução em ambientes com máxima cobertura florestal e na localidade com cobertura vegetal intermediária. Nesta última, a diversidade também apresentou correlação com fatores climáticos, especificamente o volume mensal de chuva, enquanto que na condição de mínima cobertura florestal a diversidade alfa foi correlacionada apenas com fatores climáticos (volume mensal de chuva e temperatura).

1.2. INTRODUÇÃO

Uma questão central no estudo da diversidade é como o número de espécies que ocorrem juntas é regulado (Angermeier & Winston 1998). Os padrões de ocorrência espacial de espécies resultam de uma variedade de processos ecológicos e evolucionários, eventos históricos e circunstâncias geográficas (Schluter & Ricklefs 1993), como a complexidade do habitat, processos como competição, predação e relações de nicho, distúrbios que regulam o tamanho de populações competitivamente superiores (como prevista pela hipótese do distúrbio intermediário), taxas de imigração e extinção (como prevista pela teoria de biogeografia de ilhas), taxas de dispersão versus exclusão competitiva, condições climáticas que afetam a produtividade local (e.g. temperatura e pluviosidade) e relações tróficas (e.g. Huston 1994, Tilman 1994, Tilman & Pacala 1993, May & MacArthur 1972, Wilson & Bossert 1971, MacArthur & Levins 1967, Paine 1966, Hutchinson 1959). Como a estrutura da comunidade é interpretada como um produto do ambiente local é esperado que a diversidade local apresente forte correlação com fatores físicos e bióticos (Angermemeier & Winston 1998, Schluter & Ricklefs 1993).

A diversidade biológica apresenta componentes locais e regionais, podendo ser interpretada sob diferentes escalas espaciais. A diversidade local (diversidade alfa) é o número de espécies numa pequena área de habitat homogêneo, enquanto a diversidade regional (diversidade gama) é o número total de espécies observado, por meio de uma amostragem sistematizada, em uma área geográfica que não inclui fronteiras significativas para a dispersão de organismos (Joust 2007, Joust 2006, Ricklefs 2003). Se todas as espécies ocorrem em toda região, as diversidades alfa e gama são iguais; caso haja diferenças na composição de espécies entre diferentes habitats numa região, a diversidade gama será igual à média das diversidades alfa de uma dada região (Joust 2007, Joust 2006). Esta diferença, ou substituição, na composição de espécies entre os habitats é também conhecida por diversidade beta (Joust 2007, Joust 2006, Ricklefs 2003, Magurran 1988).

Em consequência destes componentes espaciais e também da variação temporal da diversidade biológica, a escala de observação influencia o reconhecimento e a descrição dos padrões ecológicos (Levin 1992, Brown 1981). A questão não é estabelecer a escala correta de observação, mas reconhecer quais fatores atuam e como interagem em diferentes escalas, buscando compreender como a informação ecológica é transferida entre escalas e quais são perdidas e quais são mantidas (Levin 1992).

Estudos sobre diversidade biológica em multi-escalas, abrangendo todos os graus de diversidade (alfa, beta e gama) e como variam ao longo do tempo, podem fornecer pistas importantes para uma melhor compreensão dos processos que a regulam (Schluter & Ricklefs 1993). Taxocenoses de anfíbios anuros são bons modelos para o estudo da diversidade e estrutura de comunidades, uma vez que formam agregados reprodutivos em poças e outros corpos d'água, e seus mecanismos de estruturação são determinados pelas relações de nicho, predação, competição, heterogeneidade espacial e temporal e tamanho corporal (*e.g.* Rossa-Feres & Jim 2001, Eterovich & Sazima 2000, Pombal Jr 1997, Rossa-Feres 1997, Sredl & Collins 1992, Cardoso et al. 1989, Péfaur & Duellman 1980, Crump 1974). Embora a área de vida da maioria das espécies de anfíbios anuros seja maior que os limites de um único corpo d'água, a reprodução é parte essencial para a persistência das espécies, e durante este período os anuros tornam-se mais conspícuos devido a sua biologia reprodutiva (Duellman & Trueb 1986). Assim, o objetivo deste estudo foi realizar uma abordagem em múltipla escala

dos padrões de diversidade de taxocenoses de anfíbios anuros por meio do estudo da diversidade em seus vários níveis (alfa, beta e gama), e a influência de fatores estruturais e climáticos (temperatura, umidade relativa e precipitação pluviométrica) sobre estes padrões de diversidade. Com isso, espera-se determinar os processos geradores e de manutenção da diversidade de taxocenoses de anfíbios anuros e estabelecer como fatores estruturais e climáticos interagem na regulação dos padrões de diversidade em multi-escala local (diversidade alfa) e regional (diversidade gama) e no padrão de substituição de espécies (diversidade beta).

1.3. MATERIAL E MÉTODOS

Delineamento e metodologia de amostragem

Para avaliar mais finamente os efeitos do clima e de características estruturais dos habitats sobre a diversidade local de anfíbios, foram amostrados três corpos d'água, separados entre si por uma distância não inferior a 500m, em três municípios do Estado de São Paulo. Os corpos d'água utilizados no estudo foram selecionados em função do tamanho, uma vez que características como hidroperíodo e estrutura da vegetação são dependentes das condições climáticas da região onde estes corpos d'água estão localizados, e da distância de remanescentes florestais. No presente estudo, os municípios utilizados para a amostragem de ambientes foram selecionados a fim de constituírem um gradiente de cobertura vegetal e temperatura. Para o extremo quente/seco e pobre cobertura vegetal foi acompanhado no município de Vitória Brasil um açude semi-permanente, um brejo temporário, e um açude permanente associado a córrego, todos em matriz de pastagem e distantes mais 1 km de remanescentes florestais. Para o extremo frio/úmido e rica cobertura vegetal e em Atibaia foi acompanhado em Atibaia um córrego e dois açudes permanentes, todos localizados no interior de áreas de recuperação intermediária e, para representar uma situação intermediária entre os dois extremos, foi acompanhado em Palestina um açude permanente em matriz de pastagem, localizado a uma distância menor que 500 metros de remanescente florestal, um açude permanente em área de conexão entre pastagem e mata ciliar e um açude temporário associado à mata ciliar (fig. 1).

O inventário da diversidade nas taxocenoses de anuros foram realizados entre julho de 2005 e março de 2007 pelo método de levantamento em sítio de reprodução

(Scott Jr & Woodward 1994). A margem de cada ambiente era lentamente percorrida para contagem de machos em atividade de vocalização por encontro visual e aural. Fêmeas foram capturadas ao acaso, quando encontradas por busca visual. Indivíduos testemunhos foram coletados, mortos e fixados segundo Jim (1980) e depositados na coleção científica da UNESP de São José do Rio Preto (DZSJRP-Amphibia). Quando necessário, as espécies foram identificadas por comparação com material das coleções científicas DZSJRP, UNESP-São José do Rio Preto e CFBH e JPPJ, UNESP-Rio Claro.

Diversidade alfa, beta e gama

De acordo com Joust (2007), os índices de diversidade alfa e beta devem apresentar cinco propriedades básicas, resumidas a seguir: as diversidades alfa e beta devem variar independentemente; um dado número deve demonstrar o mesmo valor de diversidade seja ela alfa, beta ou gama; diversidade alfa deve ser uma média da diversidade de cada componente usado para o cálculo da diversidade gama; a diversidade gama deve derivar das diversidades alfa e beta; e a diversidade alfa nunca poderá ser maior que a diversidade gama. Para que estas premissas sejam satisfeitas, Joust (2007) sugere que os valores de diversidade sejam obtidos pelos números equivalentes dos índices de diversidade atualmente usados, o qual ele chama de diversidade real. O número equivalente para o índice de Shannon-Wiener é obtido calculando-se a função exponencial deste índice. Esta abordagem, além de satisfazer as premissas acima, permite que o resultado do índice seja interpretado como o número de espécies necessário para gerar uma comunidade com o mesmo valor de diversidade, porém com equitabilidade máxima, além de possibilitar o cálculo da diversidade beta tanto como uma propriedade aditiva (utilizando o índice de Shannon-Wiener) ou multiplicativa (utilizando a função exponencial do índice de Shannon-Wiener) (Joust 2007). Além disto, como o índice de Shannon-Wiener é um índice de ordem um, a diversidade é obtida pesando-se todas as espécies pela sua frequência na taxocenose, sem favorecer espécies raras ou comuns (Keylock 2005). Assim, a diversidade gama, considerada como a diversidade obtida por cada conjunto de taxocenooses, foi calculada para cada município; a diversidade alfa para cada localidade foi considerada como a média das diversidades em cada hábitat de reprodução; e a diversidade beta como uma propriedade multiplicativa da diversidade ($\text{gama} = \text{alfa} \cdot \text{beta}$), considerando-se como índice de diversidade real os valores da função exponencial do índice de Shannon-

Wiener [exp (H'); Jost 2007].

Como a riqueza de espécies observada está diretamente relacionada ao tamanho da amostra (Lande et al. 2000) e tende a aumentar à medida que aumenta o tamanho da área (Ricklefs 2003, Tocher et al. 1997), amostras de tamanhos desiguais muitas vezes podem não ser comparáveis. Assim, a riqueza entre ambientes será objetivamente comparada utilizando-se o método de rarefação, que plota a riqueza de espécies versus o tamanho da amostra (Lande et al. 2000). O método de rarefação padroniza o tamanho das amostras pela construção de diversas curvas de riqueza por adição aleatória das amostras, gerando curvas padrões para cada área. São então comparadas as assíntotas destas curvas, com relação ao esforço amostral necessário para a estabilização. Cada ponto amostral na curva de rarefação é o resultado de 5.000 aleatorizações na matriz observada, apresentado juntamente com os intervalos de confiança a 95%. Quando houve intersecção entre as curvas das diferentes áreas estudadas ou a curva de rarefação ocorreu dentro do intervalo de confiança de uma curva adjacente, a riqueza das áreas foi considerada como não significativamente diferente. As curvas de rarefação para as áreas foram construídas utilizando-se o programa EstimateS (Colwell 2004), segundo o método de rarefação por interpolação baseada na amostra (Colwell et al. 2003). A dominância de cada taxocenose foi comparada por meio da construção das curvas do componente de dominância. Esta curva foi gerada plotando-se o logaritmo das abundâncias das espécies em ordem decrescente. Quanto maior a inclinação da curva, maior a dominância na taxocenose.

Co-ocorrência

Para testar se as diferenças encontradas na riqueza de espécies entre as áreas estariam relacionadas à especialização do hábito reprodutivo, foi realizada uma comparação no padrão de co-ocorrência de anuros em habitats de reprodução em cada localidade com um modelo nulo, gerado com o auxílio do software Ecosim, v. 7.0 (Gotelli & Entsminger 2003). A especialização no hábito reprodutivo em anuros é geralmente associada a características específicas do habitat de reprodução (Haddad & Prado 2005). Desta maneira, espera-se que em taxocenoses onde ocorra um maior número de espécies com especialização do hábito reprodutivo, a distribuição das espécies por habitat de reprodução difira significativamente do padrão aleatório de distribuição. Os dados de cada município estudado foram organizados em matrizes de

presença-ausência onde as linhas da matriz representam as espécies e as colunas os ambientes amostrados. Os padrões de co-ocorrência nestas matrizes foram então resumidos pela aplicação do índice C ou “C-scores” para co-ocorrência de espécies (Stone & Roberts 1990). Este índice é pouco propenso a erros do tipo I e II, pode detectar padrões significativos, mesmo em conjuntos de dados com ruído, e tem bom poder para detectar pares de espécies que não co-ocorrem frequentemente (Gotelli 2000). O modelo nulo foi construído aleatorizando-se a ocorrência das espécies entre os ambientes amostrados, assumindo que os ambientes são equiprováveis, i.e., a probabilidade de cada ambiente conter uma determinada espécie é a mesma. Este modelo representa uma comunidade simples na qual o padrão de colonização de um dado ambiente ocorre de maneira independente da colonização de outros ambientes (Gotelli & Entsminger 2003).

Heterogeneidade estrutural e temporal

Em cada hábitat de reprodução foram inferidas os seguintes descritores estruturais: porcentagem de cobertura vegetal no interior do ambiente reprodutivo, porcentagem de cobertura vegetal nas margens do ambiente reprodutivo, porcentagem de tipos de margem (inclinada – margens com ângulo menor que 70°; barranco – margens com ângulo maior que 70°; escavada – margens erodidas pelos movimentos da água), porcentagem de estratos da vegetação (arbóreo, arbustivo, herbáceo e serapilheira) e volume (maior largura x maior comprimento x maior profundidade). A heterogeneidade estrutural total de cada hábitat de reprodução foi obtida pela aplicação do índice de Shannon-Wiener para o conjunto das variáveis estruturais de cada hábitat de reprodução. A temperatura e a umidade relativa foram determinadas por meio de um termohigrômetro digital, modelo Tonkatec 100. Esse conjunto de dados foi mensurado em campo, com frequência mensal, entre junho de 2006 e março de 2007.

As categorias dos descritores estruturais, as variáveis climáticas e a heterogeneidade total, calculada pelo função exponencial do índice de Shannon, foram correlacionadas com às diversidades alfa, beta e gama para o período em que os dados estruturais foram obtidos por meio de regressão linear múltipla (r^2 ; Krebs 1999). As diversidades alfa, beta e gama das localidades amostradas foram comparadas por meio de uma ANOVA não paramétrica (Krebs 1999). As abundâncias das espécies foram

correlacionadas aos descritores estruturais por meio de uma análise de correspondência canônica (CCA).

1.4. RESULTADOS

Diversidade

Foram registradas 29 espécies de anfíbios anuros em Atibaia, 23 em Palestina e 23 em Vitória Brasil (tab. 1). A riqueza encontrada em Atibaia, comparada por meio das curvas de rarefação, foi significativamente maior que em Vitória Brasil e Palestina, mas não houve diferença entre Palestina e Vitória Brasil (fig. 2). Atibaia também apresentou a curva de dominância com a menor inclinação e maior comprimento (fig. 3).

A diversidade gama (fig. 4C) para as três áreas foi calculada a partir dos dados de riqueza e abundância populacional em cada localidade amostrada (tab. 1). Ela foi significativamente maior em Atibaia e menor em Palestina, sendo que em Vitória Brasil a diversidade gama alcançou um valor intermediário ($H = 7,534$; $p < 0,05$). As diversidades alfa e beta em Atibaia, Palestina e Vitória Brasil (fig. 4A e 4B) foram calculadas com base nos dados de riqueza e abundância populacional das espécies nos corpos d'água amostrados em cada localidade (tabelas 2, 3 e 4). As diversidades alfa e beta variaram entre as áreas seguindo o mesmo padrão da diversidade gama. Os três níveis da diversidade (alfa, beta e gama) foram também comparados (fig. 4) com gradientes climáticos (umidade relativa, temperatura) e estruturais (interface com matriz de pastagem, contato com fragmento florestal, antropização). As taxocenoses amostradas em Palestina, que apresenta condições intermediárias para os gradientes considerados, apresentaram os menores valores de diversidade em todos os níveis abordados e as amostradas em Atibaia, que apresentaram os maiores valores para os gradientes climáticos e estruturais, apresentaram os maiores de diversidade (fig. 4).

Padrão de co-ocorrência das espécies de anuros nos habitats de reprodução

A simulação de co-ocorrência no uso de entre as espécies de anfíbios anuros sugere que o padrão encontrado em Atibaia não foi aleatório, enquanto que em Vitória Brasil e Palestina o padrão de co-ocorrência para as espécies registradas não diferiu de um padrão gerado aleatoriamente (fig. 5).

Heterogeneidade temporal e estrutural

Ao longo do ano, as diversidades alfa e gama apresentaram variações maiores do que a diversidade beta em todas as áreas (fig. 6). Considerando os valores médios, as diversidades alfa e gama foram significativamente maiores em Atibaia do que em Vitória Brasil e Palestina, enquanto que a diversidade beta em Atibaia só diferiu em relação à de Vitória Brasil. Não houve diferença entre Palestina e Vitória Brasil em nenhum nível de diversidade (fig. 6). Apenas a diversidade beta apresentou uma relação linear com os gradientes climáticos e estruturais mostrados na figura 4, sendo a relação negativa para a interface com matriz de pastagens, temperatura e umidade relativa e positiva para o contato com fragmento.

Os diferentes níveis da diversidade (alfa, beta e gama) foram distintamente afetados por variáveis estruturais e climáticas. A diversidade alfa em Atibaia foi correlacionada apenas com a diversidade estrutural. Em Palestina, a diversidade alfa foi correlacionada tanto com a diversidade estrutural quanto com as variáveis climáticas e em Vitória Brasil houve correlação apenas com as variáveis climáticas (tab. 5). A diversidade beta não foi correlacionada a nenhuma variável, independentemente da localidade. Em Palestina e Vitória Brasil a diversidade gama foi correlacionada com as variáveis climáticas: umidade relativa do ar e volume mensal de precipitação em Palestina e temperatura e volume mensal de precipitação em Vitória Brasil (tab. 5). Em nenhum nível (alfa, beta e gama) a diversidade foi correlacionada com o volume amostrada (tab. 5).

A distribuição temporal das espécies e das variáveis climáticas nas localidades estudadas estão representadas nas figuras 7 a 9. Estes dados foram utilizados para a análise de Correspondência Canônica entre as variáveis climáticas e estruturais dos habitats e a abundância das espécies. Em Atibaia, tanto o eixo um quanto o eixo dois foram explicados por descritores estruturais, principalmente pelo estrato arbóreo, serapilheira, vegetação das margens e margem escavada. Três grupos foram definidos em função destes descritores: espécies de habitats com predomínio do estrato arbóreo e vegetação nas margens, com pequena porcentagem de margens escavadas e serapilheira reduzida (grupo 1); espécies de habitats com predomínio do estrato arbóreo e vegetação nas margens, com grande porcentagem de margens escavadas e serapilheira abundante (grupo 2) e espécies de habitats mais abertos, com redução do estrato arbóreo e vegetação nas margens, e pequena porcentagem de margens escavadas e serapilheira

reduzida (grupo 3; fig. 10). Em Palestina (fig. 11) e Vitória Brasil (fig. 12) os grupos de espécies formados foram correlacionados tanto com parâmetros climáticos quanto estruturais. Para Palestina, os padrões de abundância das espécies foram principalmente correlacionados com a vegetação nas margens e no interior do corpo d'água e com a temperatura e a pluviosidade mensal, formando quatro grupos: espécies de habitats com muita vegetação nas margens e no interior do corpo d'água e de período de meses pouco chuvosos e frios (grupo 1); espécies de habitats com muita vegetação nas margens e no interior do corpo d'água e de período de meses chuvosos e quentes (grupo 2); espécies de ambientes estruturalmente simples, com pouca vegetação nas margens e no interior do corpo d'água, com predomínio de margens em barranco e de meses pouco chuvosos e frios (grupo 3) e espécies de ambientes estruturalmente simples, com pouca vegetação nas margens e no interior do corpo d'água, com predomínio de margens em barranco e de meses chuvosos e quentes (grupo 4; fig. 11). Dos parâmetros estruturais e climáticos apresentados acima para Palestina, apenas a vegetação no interior do corpo d'água foi também importante para Vitória Brasil. Entre os parâmetros estruturais, além da vegetação no interior do corpo d'água, as espécies foram correlacionadas a presença de margens em barranco ou inclinadas, ao volume de água e aos estratos arbustivo e herbáceo. Apenas a umidade relativa foi correlacionada ao padrão de abundância das espécies de anfíbios anuros em Vitória Brasil. Em função destes descritores, 4 agrupamentos de espécies foram considerados: Espécies de corpos d'água rasos, com predomínio do estrato arbustivo e herbáceo nas margens, margens em barranco e que ocorrem no períodos mais secos (grupo 1); espécies de corpos d'água rasos, com predomínio do estrato arbustivo, com pouca vegetação nas margens, margens em barranco e que ocorrem no período seco (grupo 2); espécies de corpos d'água profundo, com predomínio do estrato arbustivo nas margens, margens inclinadas e que ocorrem no período úmido (grupo 3) e espécies associadas a corpos d'água profundos, com predomínio do estrato arbustivo nas margens, margens inclinadas e que ocorrem no período úmido (grupo 4; fig. 12).

1.5. DISCUSSÃO

A simplificação de habitat causada pelo processo de substituição de áreas florestais por áreas agropastoris afetou distintamente as taxocenoses das localidades

estudadas. Vários estudos são consistentes em apontar a relação entre uma maior proporção de cobertura florestal e a distribuição espacial e uma maior riqueza de anfíbios (e.g. Hazell et al. 2001). As variações que encontramos nas diversidades alfa, beta e gama, de modo geral, seguiram esse padrão, mas não de maneira linear. A condição intermediária de proporção de cobertura florestal, encontrada em Palestina, apresentou valores de diversidade menores que as das localidades com área de mínimo (Vitória Brasil) e de máximo (Atibaia) contato com fragmentos florestais. Desta maneira, há uma redução nos valores de diversidade para as condições de proporção de cobertura florestal intermediária e mínima, mas a relação não foi linear, sendo os valores de diversidade maiores para a condição de mínima cobertura florestal do que a de condição intermediária.

A análise de co-ocorrência das espécies de anuros foi significativamente maior do que o esperado pelo acaso no local de máxima cobertura florestal, mas foi aleatório para as localidades com cobertura florestal intermediária e mínima. Com o aumento da proporção de cobertura vegetal e conseqüente aumento da heterogeneidade estrutural, há a possibilidade de maior especialização reprodutiva (Haddad & Prado 2005, Haddad & Sawaya 2000), aumentando a diferença na composição específica das taxocenoses em cada hábitat, em função do estado de conservação do fragmento e da composição florística associada (Silvano et al. 2003).

Estratégias reprodutivas complexas dependem de condições estáveis do micro-clima e da complexidade estrutural dos fragmentos florestais para serem efetivas (Giaretta et al. 1999, Tocher et al. 1997). Com a substituição da cobertura florestal por áreas agrícolas, estas características micro-climáticas são drasticamente alteradas inviabilizando a reprodução de espécies com desenvolvimento direto e expõe as espécies de anuros com estratégias reprodutivas complexas que apresentam girinos aos efeitos do hábitat split (Becker et al. 2007). Nestas condições, espécies dependentes de micro-ambientes específicos para forrageio ou refúgio são substituídas por espécies com estratégias reprodutivas e hábitos generalistas (Silvano et al. 2003, Hazell 2001, Giaretta et al. 1999, Cardoso et al. 1989).

Desta maneira, existem evidências de que a redução da cobertura florestal por substituição por áreas agrícolas pode reduzir a diversidade em taxocenoses de anfíbios anuros pela eliminação de espécies especializadas em ambientes florestais (Becker et al.

2007, Hazell 2001, Giaretta et al. 1999, Cardoso et al. 1989) e/ou devido ao aumento da importância dos efeitos abióticos na estruturação da taxocenose, devido à simplificação de hábitat e maior exposição dos habitats de reprodução aos ventos e ao sol (Silvano et al. 2003). Em situações onde apenas as condições climáticas influenciam a estruturação da taxocenose, espécies especialistas em ambientes áridos e semi-áridos podem promover um incremento na diversidade quando comparada a condição intermediária, o que explica o padrão encontrado neste estudo.

Considerando-se a variação temporal dos níveis de diversidade, na localidade com máxima cobertura florestal a variação na diversidade alfa foi significativamente correlacionada à heterogeneidade estrutural dos habitats de reprodução, enquanto que na condição com cobertura vegetal intermediária a diversidade não só foi correlacionada com a heterogeneidade estrutural dos habitats, mas também com o clima, principalmente com o volume mensal de chuva. Em contraste, a diversidade da localidade com mínima cobertura florestal foi correlacionada apenas com fatores climáticos, principalmente volume mensal de chuva e temperatura. Diversos estudos demonstram que a diversidade de taxocenoses de anuros em habitats de reprodução é influenciada por fatores abióticos (*e.g.*, Prado et al. 2004, Rossa-Feres & Jim 1994, Duellman & Trueb 1986). Algumas vezes a falta de correlação é interpretada como uma sinergia de múltiplos fatores climáticos (Pombal 1997). Entretanto, no presente estudo, é possível perceber uma tendência na redução da importância de fatores estruturais e um aumento na influência de fatores climáticos em função da redução da proximidade dos corpos d'água com áreas florestais.

Em áreas com pouca cobertura vegetal, as espécies de anfíbios anuros necessitam de adaptações para suportar um período climático adverso (Nomura 2003, Videla et al. 1997, Dimmit & Ruibal 1980), o que pode incluir modos reprodutivos especializados para evitar dessecação das desovas ou excesso de predação das larvas por insetos aquáticos e outros predadores (Prado et al. 2002, Hero et al. 1998, Downie 1990, Downie 1988, Heyer et al. 1975). Nestas condições, especializações para suportar períodos adversos como o comportamento de escavação (Kaminsky et al. 1999, Emerson 1976, Packer 1963), os modos reprodutivos com desova em ninho de espuma associado ou não a locais subterrâneos (Prado et al. 2002, Downie 1990, Downie 1988) e à estratégia reprodutiva explosiva (*sensu* Wells 1977) são beneficiadas. A presença de

espécies especialistas em habitats áridos e semi-áridos pode explicar a maior diversidade na taxocenose de anuros na localidade com mínima cobertura florestal quando comparada à localidade com cobertura florestal intermediária.

1.6. AGRADECIMENTOS

Agradeço a L.O. Figueira, R.E. Borges, N.Y. Nagatani Dias, C.E. Conte, A.A.B. Oliveira, T.T. Thelatin e F.R. Silva pelo auxílio nas atividades de campo. Este trabalho foi financiado pelo projeto temático Biota/Fapesp, Proc. No. 01/13341-3. O autor agradece a Capes, pelo auxílio concedido durante o período do projeto.

1.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angermeier PL Winston MR (1998) Local vs regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79(3):911-927.
- Becker CG, Fonseca CR, Haddad CFB, Batista RF, Prado PI (2007) Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318:1775-1777.
- Brown JH (1981) Two decades of homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21:877-888.
- Cardoso AJ, Andrade GV, Haddad CFB (1989) Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49(1):241-249.
- Colwell RK (2004) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species for samples. Version 7. Persistent URL<purl.oclc.org/estimates>
- Colwell RK, Mao CX, Chang J (2004) Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10):2717-2727.
- Crump ML (1974). Reproductive strategies in tropical anuran community. The University of Kansas Museum of Natural History miscellaneous publications 61(15):4-68.
- Dimmit MA, Ruibal R (1980) Exploitation of food resources by spadefoot toads (*Scaphiopus*). *Copeia* 1980(4):854-862.
- Downie JR (1988) Functions of the foam in the foam-nesting leptodactylid *Physalaemus pustulosus*. *Herpetological Journal* 1:302-307.

- Downie JR (1990) Functions of the foam in foam-nesting leptodactylids: anti-predator effects of *Physalaemus pustulosus* foam. *Herpetological Journal* 1:501-503.
- Duellman WE Trueb L (1986) *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Book Company, New York, 670pp.
- Emerson SB (1976) Burrowing in frogs. *J. Morph.* 49:437-458.
- Eterovich PC, 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.
- Giaretta A, Facure KG, Sawaya RJ, Meyer JHD, Chemin N (1999) Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: seasonal and altitudinal changes. *Biotropica* 31(4):669-674.
- Gotelli NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli NJ, Entsminger GL (2004) *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Gridi-Papp M (2004) *Sound ruler acoustic analysis*. Version 0.9.4.1. Center for Perceptual Systems, <http://soundruler.sourceforge.net>.
- Guerry AD, Hunter jr ML (2002) Amphibian distribution in a landscape of forest and agriculture: an examination of landscape composition and configuration. *Conservation Biology* 16(3):745-754.
- Haddad CFB, Prado CPA (2005) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55(3):207-217.
- Haddad CFB, Sawaya RJ (2000) Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32(4b):862-871.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD (2001) *PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- 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.
- Huston MA (1994) *Biological diversity. The coexistence of species on changing*

- landscapes. Cambridge University Press, New York, New York, 681pp.
- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or why there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93(870):145-159.
- Jim J (1980) Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP. 322pp.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113(2):363-375
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10):2427-2439.
- Kaminsky SK, Linsenmair KE, Grafe TU (1999) Reproductive timing, nest construction and tadpole guidance in the African pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*. *Journal of Herpetology* 33(1):119-123.
- Keylock CJ (2005) Simpson diversity and the Shannon-Wiener index as special cases of a generalized entropy. *Oikos* 109(1):203-207.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*. 2^o ed. Addison Wesley Longman, Menlo Park. 620 pp.
- Lande R, DeVries PJ, Walla TR (2000) When species accumulation curves intersect: implications for ranking diversity using small samples. *Oikos* 89(3):601-605.
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6):1943-1967.
- MacArthur R, Levins R (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101(921):377-385.
- Magurran AE (1998) *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge University Press. Cambridge. 179pp.
- May RM, MacArthur RH (1972) Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of National Academy of Science USA* 69(5):1109-1113.
- Nomura F (2003) Ecologia reprodutiva e comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae). Unpubl Masters thesis, UNESP, São José do Rio Preto.
- Packer WC (1963) Dehydration, hydration, and burrowing behavior in *Heleioporus eyrei* (Gray) (Leptodactylidae). *Ecology* 44(4):643-651.
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*

110(910):65-75.

- Péfaur JE, Duellman WE (1980). Community structure in high Andean herpetofaunas. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences* 83(2):45-65.
- Pombal Jr JP (1997) Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 57(4):583:594.
- Prado CPA, Uetanabaro M, Haddad CFB (2002) Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia* 2002(4):1128-1133.
- Prado CPA, Uetanabaro M, Haddad CFB (2004) Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26:1-11.
- Ricklefs RE (2003) *A economia da natureza*. 5ª ed. Ed. Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 503 pp.
- Rossa-Feres DC (1997) *Ecologia de uma comunidade de anfíbios anuros da região Noroeste do Estado de São Paulo: microhabitat, sazonalidade, dieta e nicho multidimensional*. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP. 178pp.
- Rossa-Feres DC, Jim J (2001) Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 18(2):439-454.
- Schluter D, Ricklefs RE (1993) Species diversity: an introduction to the problem. *In*: Ricklefs RE, Schluter D (Eds.) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The university of Chicago press, Chicago and London: 1-10.
- Scott Jr NJ, Woodward BD (1994) Surveys at breeding sites. *In*: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LAC, Foster MS (Eds) *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.:84-92.
- Silvano DL, Colli MBO, Pimenta BVS, Wiedrhecker HC (2003) 7. Anfíbios e répteis. *In*: Rambaldi DM, Oliveira DAS (Orgs.) *Fragmentação de ecossistemas: causas*

- efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas. Ministério do Meio Ambiente: 183-200.
- Sredl MJ, Collins JP (1992) The interaction of predation, competition, and habitat complexity in structuring an amphibian community. *Copeia* 1992(3):607-614.
- Stone L, Roberts A (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74-79.
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75(1):2-16.
- Tilman D, Pacala S (1993) The maintenance of species richness in plant communities. *In: Ricklefs RE, Schluter D (Eds.) Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives.* The university of Chicago press, Chicago and London:13-38.
- Tocher MD, Gascon C, Zimmerman BL (1997) Fragmentation effects on a Central Amazonian frog community: a ten-year study. *In: Lawrence WF, Bierregaard Jr RO (Eds.) Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities.* University of Chicago Press, Chicago.
- Vos CC, Chardon JP (1998) Effects of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of moor frog *Rana arvalis*. *Journal of Applied Ecology* 35:44-56.
- Wells KD (1977) The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25:666-693.
- Wilson EO, Bossert WA (1971) *A primer of population biology.* Smaver Inc., Sunderland, Massachussets, 187pp.

1.8. TABELAS E FIGURAS

Tabela 1. Riqueza, abundância e ocorrência das espécies de anuros nas três localidades amostradas: VB – Vitória Brasil, P – Palestina, A – Atibaia.

Espécies	VB	P	A
<i>Aplastodiscus arildae</i>	-	-	15
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	-	-	96
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	-	-	2
<i>Bokermannohyla luctuosa</i>	-	-	61
<i>Brachycephalus ephippium</i>	-	-	2
<i>Crossodactylus</i> sp.	-	-	26
<i>Dendropsophus microps</i>	-	-	3
<i>Dendropsophus elianeae</i>	1210	919	-
<i>Dendropsophus minutus</i>	965	1873	225
<i>Dendropsophus nanus</i>	2509	1923	-
<i>Dendropsophus sanborni</i>	33	2	-
<i>Dermatonotus muelleri</i>	1313	9	-
<i>Elachistocleis bicolor</i>	-	7	-
<i>Elachistocleis</i> sp.	124	-	-
<i>Eleutherodactylus guentheri</i>	-	-	82
<i>Eleutherodactylus juipoca</i>	-	-	5
<i>Eleutherodactylus parvus</i>	-	-	16
<i>Eupemphix nattereri</i>	151	12	-
<i>Hylodes sazimai</i>	-	-	47
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	429	16	4
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	-	-	7
<i>Hypsiboas faber</i>	-	-	40
<i>Hypsiboas polytaenius</i>	-	-	21
<i>Hypsiboas prasinus</i>	-	-	236
<i>Hypsiboas raniceps</i>	35	37	-
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	245	-	-
<i>Leptodactylus fuscus</i>	53	67	-
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	-	4	-
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	-	1	-
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	8	17	-
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	20	21	37
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	470	804	-
<i>Megalosia boticariana</i>	-	-	1
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	-	-	12
<i>Physalaemus centralis</i>	247	155	-
<i>Physalaemus cuvieri</i>	161	254	14
<i>Physalaemus olfersii</i>	-	-	1
<i>Pleurodema fuscomaculata</i>	1	-	-
<i>Proceratophrys boiei</i>	-	-	2
<i>Pseudis paradoxa</i>	7	2085	-
<i>Pseudopaludicola</i> aff. <i>falcipes</i>	1040	656	-

Cont.			
<i>Rhinella icterica</i>	-	-	112
<i>Rhinella ornata</i>	-	-	90
<i>Rhinella schneideri</i>	26	19	-
<i>Scinax crospedospilus</i>	-	-	2
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	7	200	-
<i>Scinax fuscovarius</i>	256	138	3
<i>Scinax hayii</i>	-	-	331
<i>Scinax hiemalis</i>	-	-	366
<i>Scinax similis</i>	-	144	-
<i>Trachycephalus venulosus</i>	18	-	-
Riqueza	23	23	29

Tabela 2. Riqueza e abundância das espécies de anuros registradas nos três corpos d'água amostrados em Atibaia, SP: A1 – Poça permanente em área de regeneração de um fragmento florestal, A2 – Trecho do córrego Milho Vermelho no interior de um fragmento florestal, A3 – Poça permanente no interior de um fragmento florestal.

Espécies	A1	A2	A3
<i>Aplastodiscus arildae</i>	-	15	-
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	-	84	12
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	-	1	1
<i>Bokermannohyla luctuosa</i>	16	43	2
<i>Brachycephalus ephippium</i>	-	2	-
<i>Crossodactylus</i> sp.	-	26	-
<i>Dendropsophus microps</i>	1	1	1
<i>Dendropsophus minutus</i>	25	-	200
<i>Eleutherodactylus guentheri</i>	-	72	10
<i>Eleutherodactylus juipoca</i>	5	-	-
<i>Eleutherodactylus parvus</i>	-	15	1
<i>Hylodes sazimai</i>	-	47	-
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	4	-	-
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	-	-	7
<i>Hypsiboas faber</i>	1	-	39
<i>Hypsiboas</i> aff. <i>polytaenius</i>	21	-	-
<i>Hypsiboas prasinus</i>	127	-	109
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	6	-	31
<i>Megalosia boticariana</i>	-	1	-
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	11	-	1
<i>Physalaemus cuvieri</i>	8	-	6
<i>Physalaemus olfersii</i>	-	-	1
<i>Proceratophrys boiei</i>	-	2	-
<i>Rhinella icterica</i>	99	2	11
<i>Rhinella ornata</i>	56	1	33
<i>Scinax crospedospilus</i>	-	-	2
<i>Scinax fuscovarius</i>	3	-	-
<i>Scinax hayii</i>	5	-	326
<i>Scinax hiemalis</i>	15	262	89
Riqueza	16	15	19

Tabela 3. Riqueza e abundância das espécies de anuros nos três corpos d'água amostrados em Palestina, SP: P1 – Poça semi-permanente em área de contato entre matriz de pasto e fragmento de vegetação em estágio de regeneração, P2 – Poça temporária no interior de mata ciliar do rio Turvo, P3 – Poça permanente em área de contato entre matriz de pasto e mata ciliar.

Espécies	P1	P2	P3
<i>Dendropsophus elianeae</i>	845	-	74
<i>Dendropsophus minutus</i>	813	11	1049
<i>Dendropsophus nanus</i>	1400	391	132
<i>Dendropsophus sanborni</i>	-	-	2
<i>Dermatonotus muelleri</i>	9	-	-
<i>Elachistocleis bicolor</i>	7	-	-
<i>Eupemphix nattereri</i>	1	-	11
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	12	-	4
<i>Hypsiboas raniceps</i>	12	12	13
<i>Leptodactylus fuscus</i>	54	11	-
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	3	-	1
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	1	-	-
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	16	1	-
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	4	2	15
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	600	158	46
<i>Physalaemus centralis</i>	132	22	1
<i>Physalaemus cuvieri</i>	105	10	139
<i>Pseudis paradoxa</i>	2039	-	46
<i>Pseudopaludicola aff. falcipes</i>	25	-	631
<i>Rhinella schneideri</i>	17	-	2
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	91	10	99
<i>Scinax fuscovarius</i>	85	5	48
<i>Scinax similis</i>	111	16	17
Riqueza	22	12	18

Tabela 4. Riqueza e abundância das espécies de anuros registradas nos três corpos d'água amostrados em Vitória Brasil, SP: VB1 – Poça temporária marginal ao córrego Veadão, sem mata ciliar, em matriz de pasto, VB2 – Açude semi-permanente em matriz de pasto, VB3 – Trecho do córrego do Cedro, sem mata ciliar, em matriz de pasto.

Espécies	VB1	VB2	VB3
<i>Dendropsophus elianae</i>	1	1209	-
<i>Dendropsophus minutus</i>	-	936	-
<i>Dendropsophus nanus</i>	228	1464	817
<i>Dendropsophus sanborni</i>	33	-	-
<i>Dermatonotus muelleri</i>	-	1313	-
<i>Elachistocleis</i> sp.	20	84	20
<i>Eupemphix nattereri</i>	-	151	-
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	274	-	155
<i>Hypsiboas raniceps</i>	7	18	10
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	-	245	-
<i>Leptodactylus fuscus</i>	27	9	17
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	-	8	-
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	-	18	1
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	8	275	186
<i>Physalaemus centralis</i>	1	245	1
<i>Physalaemus cuvieri</i>	85	47	29
<i>Pleurodema fuscomaculata</i>	-	1	-
<i>Pseudis paradoxa</i>	-	7	-
<i>Pseudopaludicola</i> aff. <i>falcipes</i>	81	-	959
<i>Rhinella schneideri</i>	3	15	8
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	-	7	-
<i>Scinax fuscovarius</i>	5	251	-
<i>Trachycephalus venulosus</i>	-	18	-
Riqueza	13	20	11

Tabela 5. Valores de r^2 resultantes da análise de regressão linear entre as diversidades alfa, beta e gama e as variáveis climáticas e estruturais das três localidades amostradas. Estrutura = $\exp(H')$ calculado para as variáveis estruturais (apêndice 1, 2 e 3). Volume = média do volume dos ambientes usados para reprodução pelos anfíbios anuros. Em negrito, valores significativos a $p < 0,05$.

Nível de diversidade por localidade		Estrutura	Umidade	Temperatura	Pluviosidade	
					Mensal	Volume
Alfa						
	Atibaia	0,4439	0,02818	0,0787	0,06022	0,08552
	Palestina	0,4357	0,52	0,4514	0,6735	0,009933
	Vitória Brasil	0,3076	0,1628	0,6161	0,6362	0,2609
Beta						
	Atibaia	0,1112	0,1134	0,01733	0,2322	0,3898
	Palestina	0,008498	0,1149	0,00002761	0,31	0,1389
	Vitória Brasil	0,001049	0,1288	0,1069	0,1825	0,008625
Gama						
	Atibaia	0,2296	0,0694	0,05439	0,1634	0,2506
	Palestina	0,3384	0,5421	0,3133	0,8032	0,003505
	Vitória Brasil	0,2803	0,06617	0,7418	0,8051	0,1777

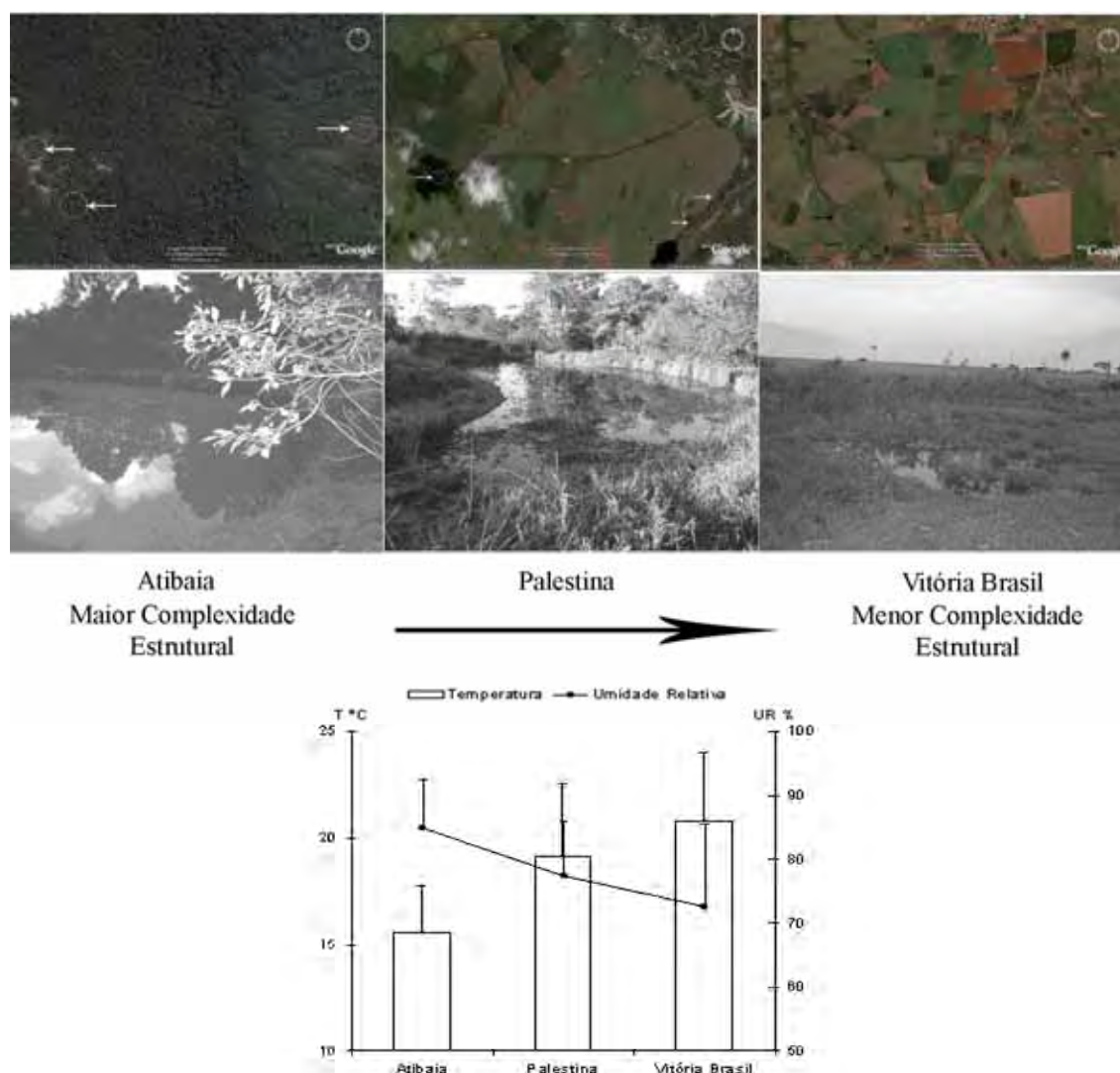


Figura 1. Paisagem e um dos três ambientes amostrados em cada região: Atibaia - Açude permanente no interior de mata em regeneração (A1 - 23°10'57,8''S; 46°31'25,1''W), Parque Municipal da Grota Funda, Serra do Itatinga; Palestina - Açude permanente situado em borda entre pasto e vegetação ripária (P3 - 20°21'29,1''S; 49°16'55,7''W), Fazenda Santo Antônio do Turvo; Vitória Brasil - Açude temporário em matriz de pasto (VB2 - 20°12'10,4''S; 50°29'51,1''W), Fazenda Santo Antônio. Seta indica o gradiente no sentido da maior para menor complexidade estrutural. Setas menores nas imagens de satélite indicam a localização dos corpos d'água estudados. Fontes para histograma climático: Embarapa Uva e Vinho / Jales, SIGRH – Banco de dados pluviométricos do Estado de São Paulo e CATI / São José do Rio Preto. Imagens de satélites obtidas pelo Google Earth®.

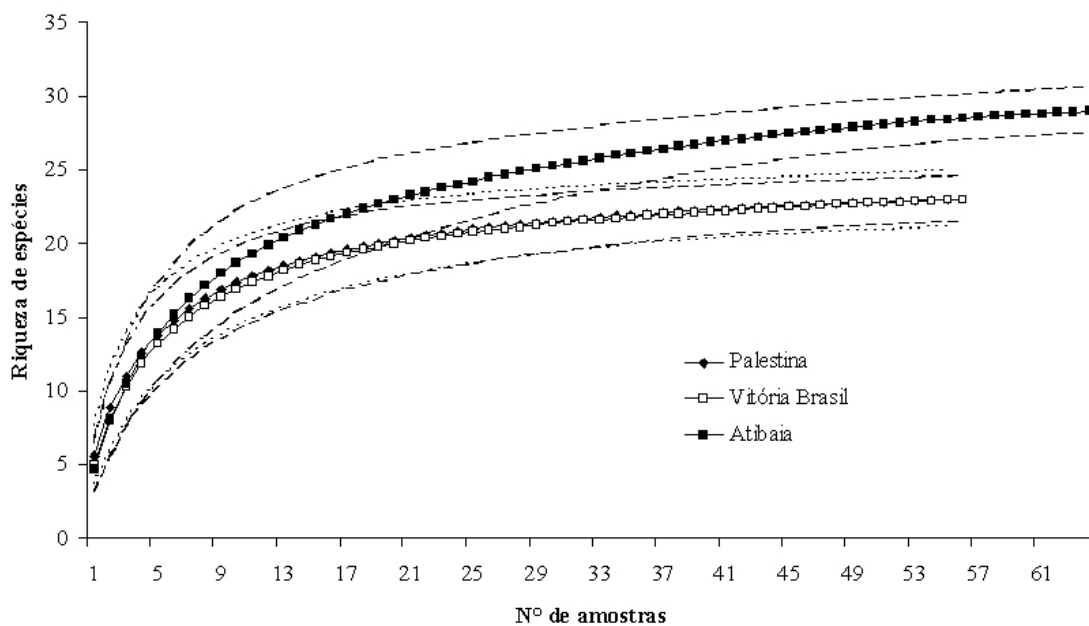


Figura 2. Curvas de rarefação para o período de estudo em cada uma das três localidades amostradas. Linhas pontilhadas representam o limite inferior e superior do intervalo de confiança à 95%.

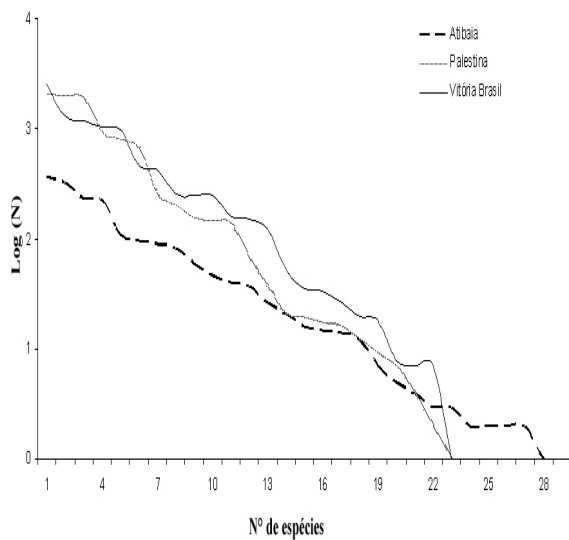


Figura 3. Curvas para o componente de dominância das três localidades amostradas.

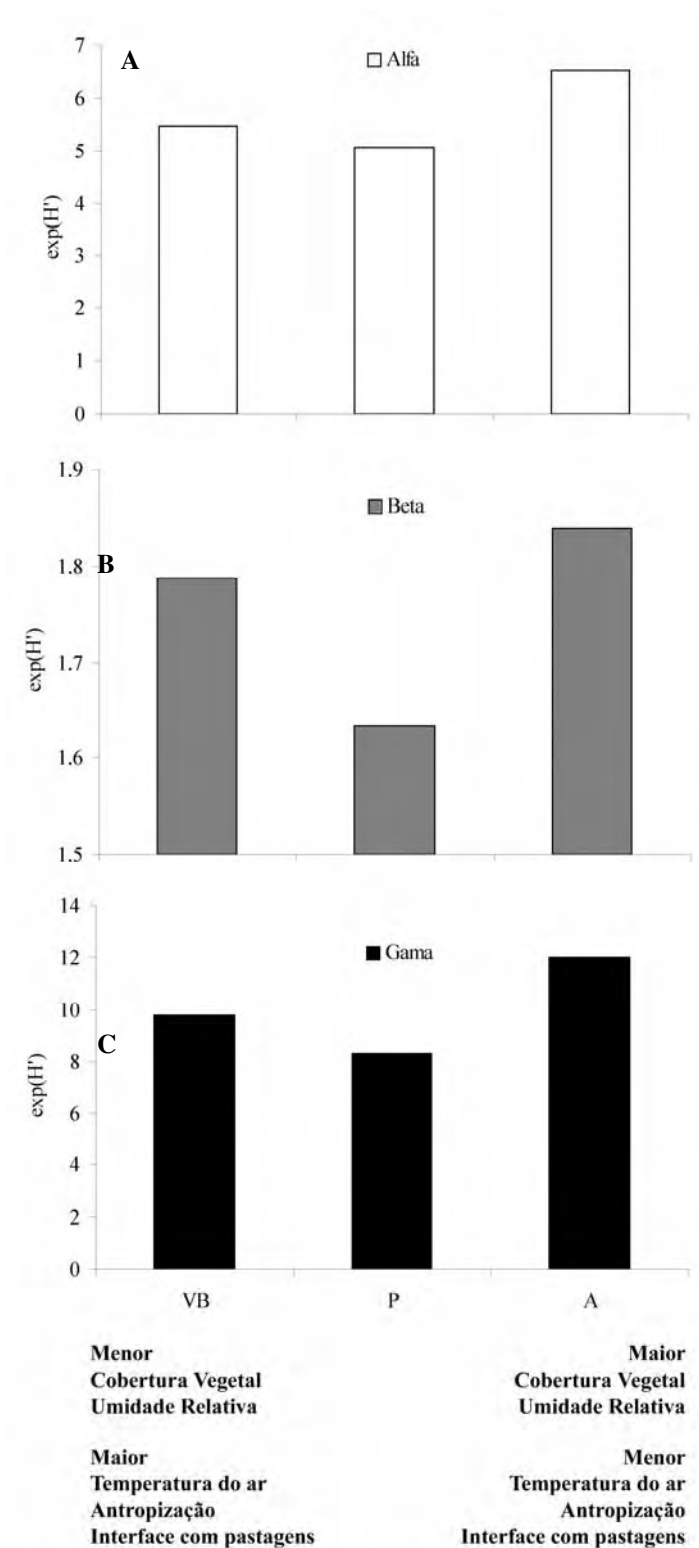


Figura 4. Diversidades alfa, beta e gama plotadas ao longo de gradientes climáticos e estruturais das três localidades amostradas. Para a diversidade gama, a diferença entre as localidades é significativa a 5%.

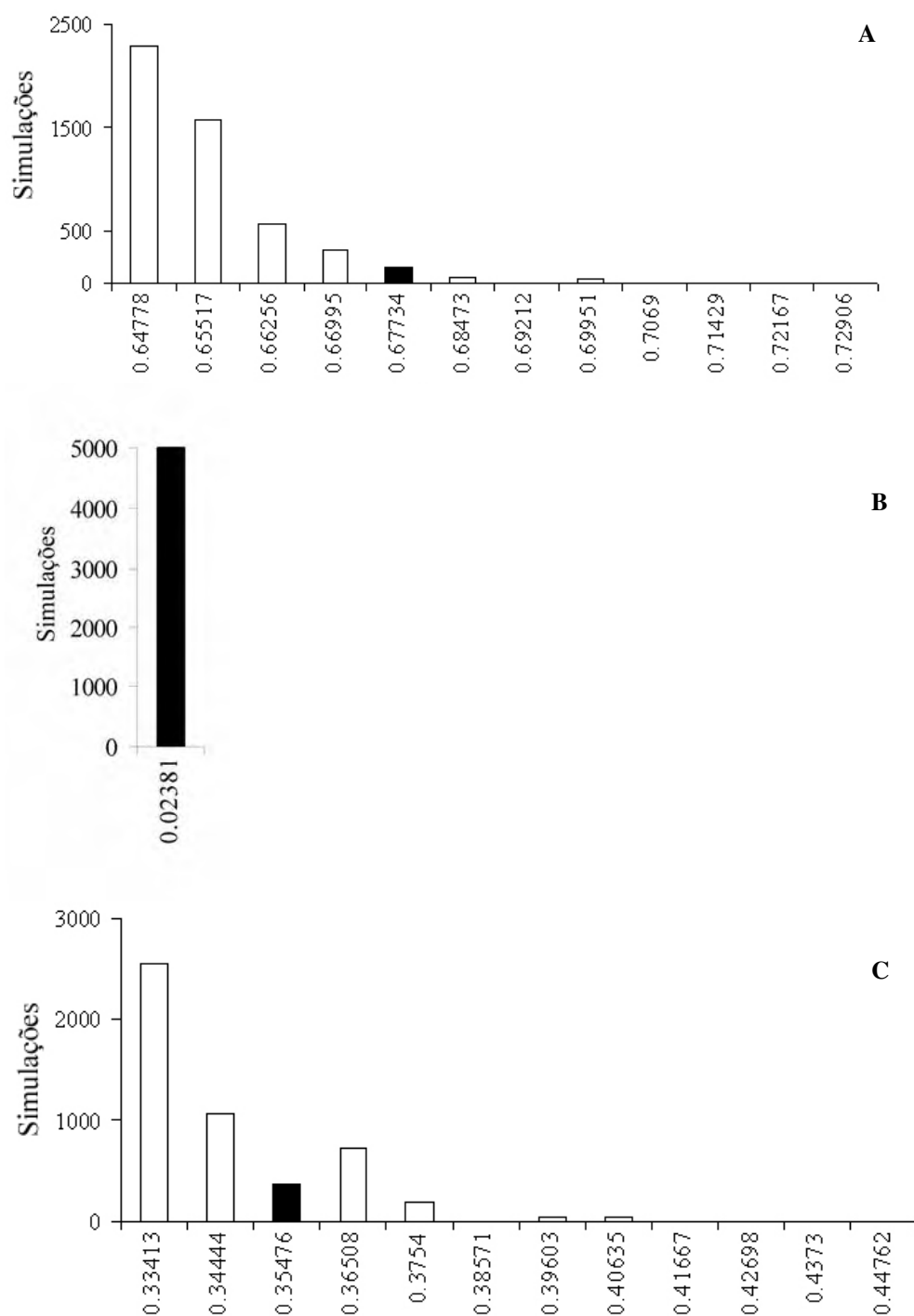


Figura 5. Comparação entre o índice C-score observado e simulado para co-ocorrência de espécies em A) Atibaia, B) Palestina e C) Vitória Brasil. A barra escura corresponde à posição do índice observado em comparação com os índices simulados. Para Palestina, todas as simulações apresentaram os mesmos valores que o C-score observado.

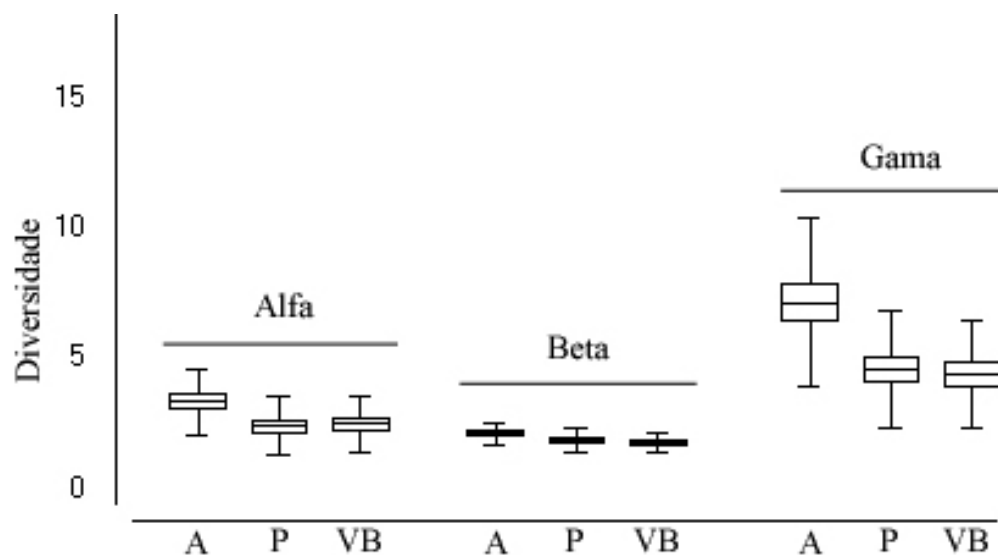


Figura 6. Box plot da variação sazonal das diversidades alfa, beta e gama nas três localidades amostradas: A – Atibaia, P – Palestina, VB – Vitória Brasil. As barras verticais indicam o desvio padrão e as caixas o erro padrão. A linha horizontal indica a média. A diversidade corresponde à função exponencial do índice de Shannon-Weiner.

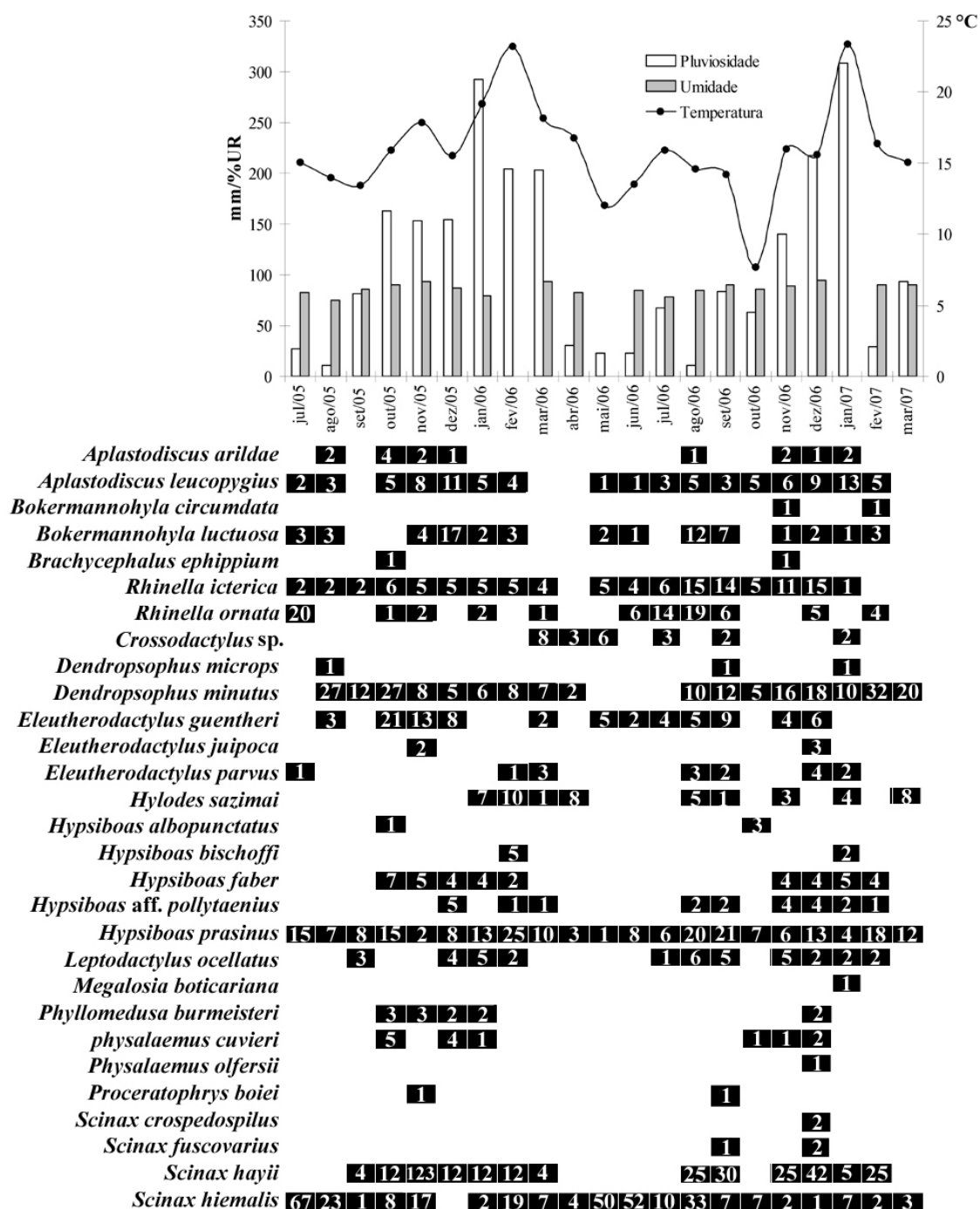


Figura 7. Variação climática e distribuição temporal das espécies de anfíbios anuros registradas em Atibaia, SP. Os números representam a abundância mensal total.

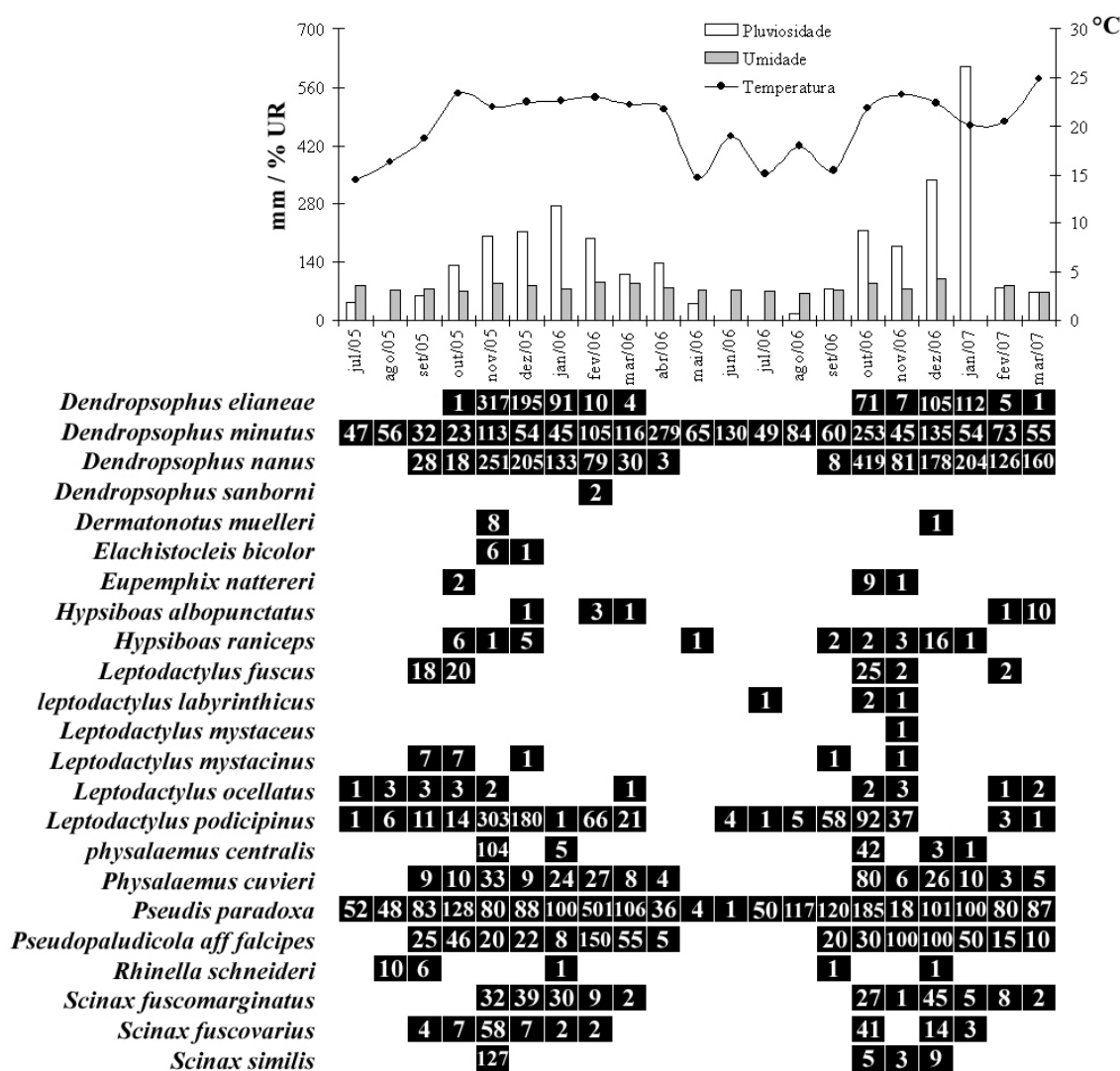


Figura 8. Variação climática e distribuição temporal das espécies de anfíbios anuros registradas no município de Palestina, SP. Os números representam a abundância mensal total.

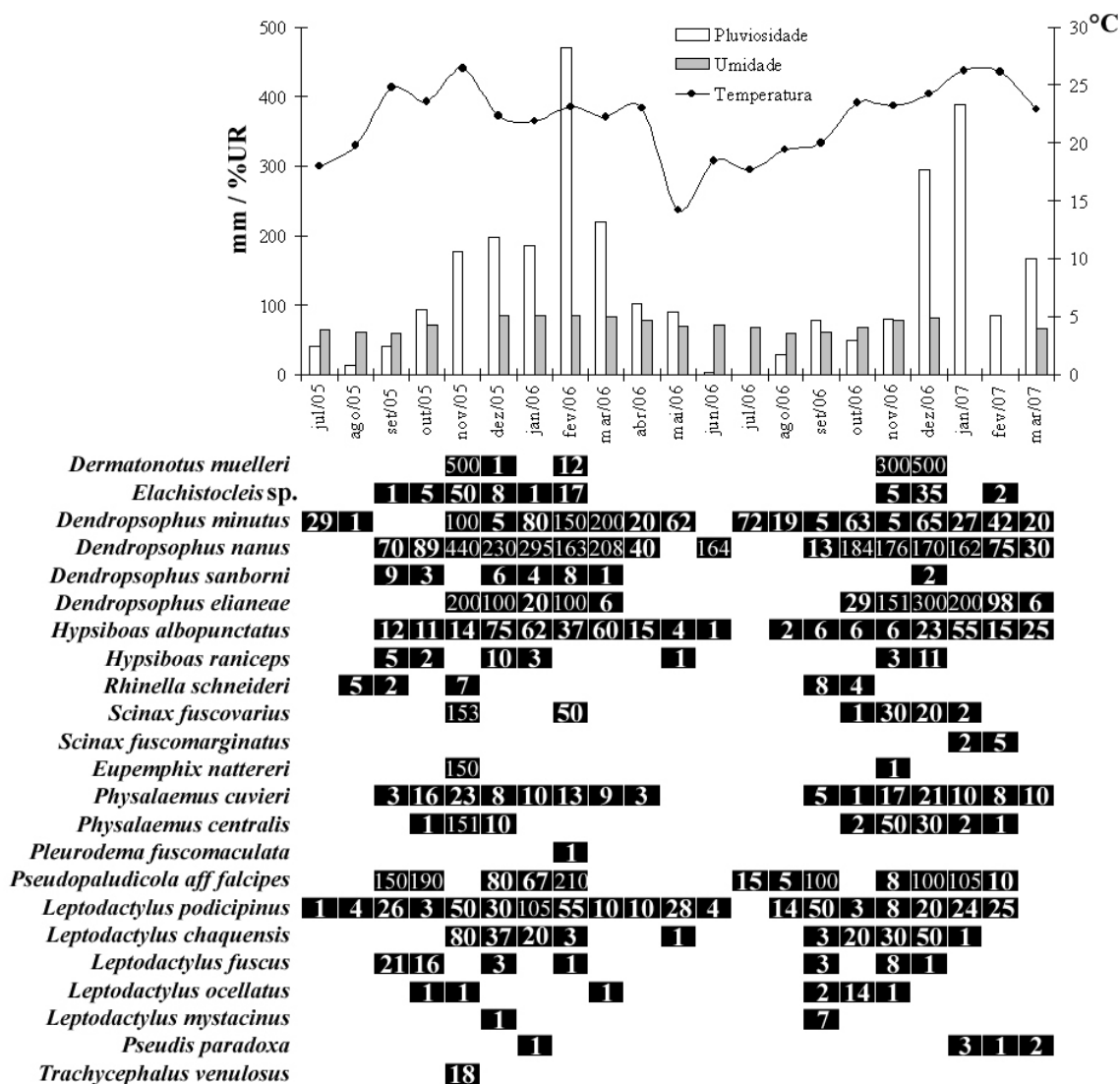


Figura 9. Variação climática e distribuição temporal das espécies de anfíbios anuros registradas no município de Vitória Brasil, SP. Os números representam a abundância mensal total.

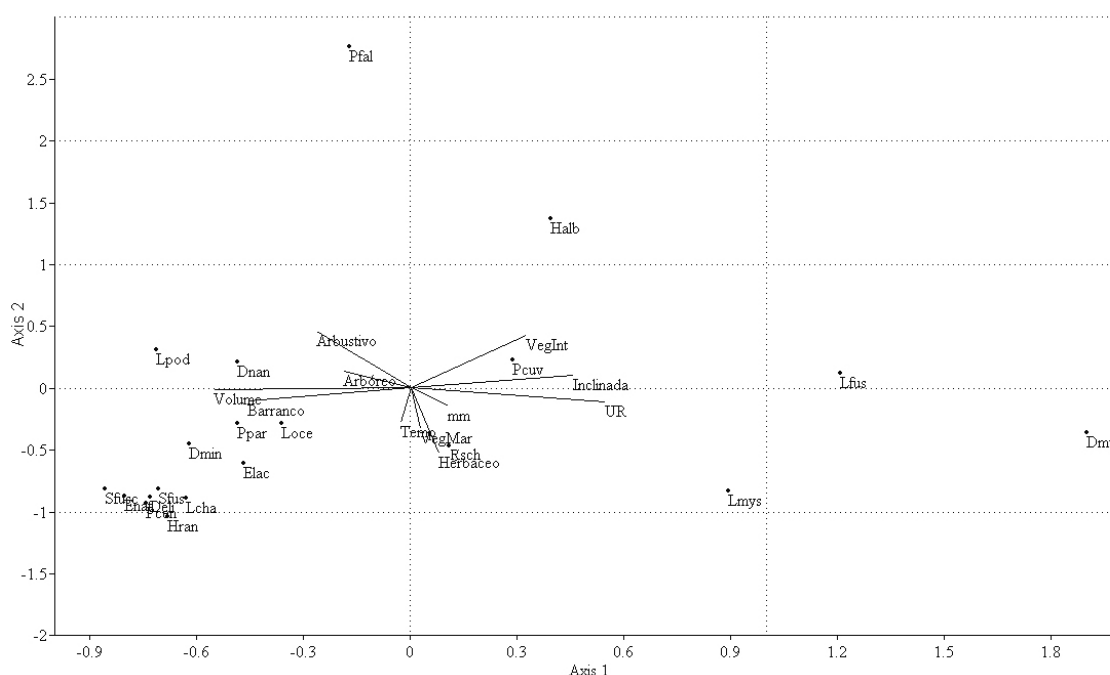


Figura 12. Correlação canônica entre variáveis estruturais e climáticas ao longo de dez meses para a taxocenoses de anfíbios anuros encontrados no município de Vitória Brasil, SP. Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elsp – *Elachistocleis* sp., Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Rsch – *Rhinella schneideri*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Sfus – *Scinax fuscumarginatus*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pcu – *Physalaemus cuvieri*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pfal – *Pleurodema fuscomaculata*, Ppal – *Pseudopaludicola* aff. *falcipes*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lnus – *Leptodactylus mystacinus*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Tven – *Trachycephalus venulosus*. Porcentagem de cobertura vegetal no interior do corpo d'água, VegMar – Porcentagem de cobertura vegetal nas margens do corpo d'água, Arbustivo – porcentagem da cobertura vegetal representada pelo estrato arbustivo, Arbóreo – porcentagem da cobertura vegetal representada pelo estrato arbóreo, Herbáceo – Porcentagem da cobertura vegetal representada pelo estrato herbáceo, Barranco – porcentagem das margens do corpo d'água formada por margens em barranco, Inclinada – Porcentagem das margens do corpo d'água formada por margens inclinadas, Volume – maior largura x maior comprimento x maior profundidade do corpo d'água, mm – pluviosidade mensal, Temp – Temperatura em °C, UR – Umidade Relativa em %.

1.9. APÊNDICE

Apêndice 1. Caracterização estrutural dos ambientes amostrados ao longo do período estudado em Vitória Brasil – SP. VB1 – Trecho do córrego Veadão, sem mata ciliar, em matriz de pasto, VB2 – Açude semi-permanente em matriz de pasto, VB3 – Trecho do córrego do Cedro, sem mata ciliar, em matriz de pasto. CobVegInt – Cobertura vegetal no interior do ambiente, CobVegMar – Cobertura vegetal nas margens do ambiente.

Mês	Ambiente	CobVegInt	CobVegMar	Barranco	Inclinada	Herbáceo	Arbóreo	Arbustivo
Junho	VB1	0,8	0,8	0,3	0,7	1	0	0
Junho	VB2	0,2	1	0,6	0,4	1	0	0
Junho	VB3	1	1	0,5	0,5	1	0	0,6
Julho	VB1	0,4	0,8	0,3	0,7	1	0	0
Julho	VB2	0	1	0,6	0,4	1	0	0
Julho	VB3	0,8	0,2	0,4	0,6	0,8	0	0,8
Agosto	VB1	0,8	0,8	0,3	0,7	1	0	0
Agosto	VB2	0,8	0,6	0	1	1	0	0
Agosto	VB3	0,8	0,8	0,4	0,6	0,8	0	0,8
Setembro	VB1	0,2	1	0,1	0,9	1	0	0
Setembro	VB2	0,8	0,6	0	1	1	0	0
Setembro	VB3	1	0,8	0,4	0,6	1	0,8	0,6
Outubro	VB1	0,2	1	0,1	0,9	1	0	0
Outubro	VB2	0	1	0,2	0,8	1	0	0
Outubro	VB3	0,8	0,8	0,5	0,5	0,8	0	0,8
Novembro	VB1	0,8	1	0,2	0,8	1	0	0
Novembro	VB2	0,2	1	0,5	0,5	1	0	0,2
Novembro	VB3	1	1	0,3	0,7	0,8	0,6	0,8
Dezembro	VB1	0,8	1	0,2	0,8	1	0	0
Dezembro	VB2	0,2	1	0,5	0,5	1	0	0,2
Dezembro	VB3	1	1	0,3	0,7	0,8	0,6	0,8
Janeiro	VB1	0,6	0,8	0,3	0,7	0,8	0	0,8
Janeiro	VB2	0,2	1	0,8	0,2	1	0	0,4
Janeiro	VB3	0,8	1	0,2	0,8	0,8	0,6	0,8
Fevereiro	VB1	0,8	0,8	0,2	0,8	1	0	0
Fevereiro	VB2	0,4	1	0,6	0,4	1	0,2	0,2
Fevereiro	VB3	0,8	1	0,7	0,3	1	0,2	0,6
Março	VB1	0,8	1	0,5	0,5	1	0	0
Março	VB2	0,8	1	0,7	0,3	1	0,2	0,6
Março	VB3	0,8	1	0,3	0,7	1	0,6	0,8

Apêndice 2. Caracterização estrutural dos ambientes amostrados ao longo do período estudado em Palestina – SP. Os valores para as variáveis estruturais do ambiente P2 para os meses de junho, julho, agosto, setembro e novembro não foram utilizados para as análises porque não foram registradas espécies neste ambiente. P1 – Poça semi-permanente em área de contato entre matriz de pasto e fragmento de vegetação em estágio de regeneração. P2 – Poça temporária no interior de mata ciliar do rio Turvo. P3 – Poça permanente em área de contato entre matriz de pasto e mata ciliar. CobVegInt – Cobertura vegetal no interior do ambiente. CobVegMar – Cobertura vegetal nas margens do ambiente.

Mês	Ambiente	CobVegInt	CobVegMar	Barranco	Herbáceo	Arbóreo	Arbustivo
Junho	P1	1	1	0,6	1	0	0
Junho	P3	1	0,6	0,8	0,6	0,6	0,2
Julho	P1	1	1	0,6	1	0	0
Julho	P3	1	0,6	0,6	0,8	0,4	0,6
Agosto	P1	0,8	1	0,4	1	0	0
Agosto	P3	1	0,6	0,6	1	0,6	0,6
Setembro	P1	1	0,8	0,4	1	0	0
Setembro	P3	1	0,6	0,4	1	0,4	0,2
Outubro	P1	1	0,8	0,2	1	0	0,6
Outubro	P2	1	0,6	0,6	0,8	0,6	0,8
Outubro	P3	0,8	0,8	0,4	0,8	0,6	0,4
Novembro	P1	1	0,8	0,4	1	0	0,6
Novembro	P3	0,8	0,8	0,6	1	0,8	0,6
Dezembro	P1	0,8	1	0,2	1	1	0,6
Dezembro	P2	1	1	0,6	1	0,6	0,6
Dezembro	P3	0,6	0,6	0,6	0,8	0,6	0,8
Janeiro	P1	0,8	1	0,2	1	1	0,6
Janeiro	P2	1	1	0,6	1	0,6	0,6
Janeiro	P3	0,4	0,6	0,6	0,8	0,6	0,6
Fevereiro	P1	0,8	1	0,6	0,8	0	0,6
Fevereiro	P2	1	1	0,6	1	0,8	0,4
Fevereiro	P3	0,2	0,8	0,6	1	0,4	0,4
Março	P1	0,8	0,8	0,2	1	0	0,4
Março	P2	0,8	1	0,6	1	0,6	0,8
Março	P3	0,4	0,8	0,4	1	0,8	0,6

Apêndice 3. Caracterização estrutural dos ambientes amostrados ao longo do período estudado em Atibaia – SP. A1 – Poça permanente em área de regeneração de um fragmento florestal. A2 – Trecho do córrego Milho Vermelho no interior de um fragmento florestal. A3 – Poça permanente no interior de um fragmento florestal. CobVegInt – Cobertura vegetal no interior do ambiente. CobVegMar – Cobertura vegetal nas margens do ambiente.

Mês	Ambientes	CobVegInt	CobVegMar	Barranco	Inclinada	Escavada	Herbáceo	Arbóreo	Arbustivo	Serapilheira
Junho	A1	0,2	0,6	0,6	0,4	0	0,2	0,4	0,6	0
Junho	A2	0,6	1	0,5	0,2	0,3	0,6	1	0,6	1
Junho	A3	0,8	0,8	0,4	0,6	0	1	0,4	0,6	0
Julho	A1	0,2	0,6	0,6	0,4	0	0,2	0,4	0,6	0
Julho	A2	0,6	1	0,5	0,2	0,3	0,6	1	0,6	1
Julho	A3	0,8	0,8	0,4	0,6	0	1	0,4	0,6	0
Agosto	A1	0	0,6	0,7	0,3	0	0,6	0,4	0	0
Agosto	A2	0,2	1	0,5	0,2	0,3	0,2	1	0,8	0,6
Agosto	A3	0,8	1	0,5	0,5	0	0,6	0,6	0,8	0
Setembro	A1	0	0,6	0,3	0,7	0	0,6	0,4	0	0
Setembro	A2	0,2	1	0,1	0,3	0,6	0,4	1	0,6	0,6
Setembro	A3	0,8	1	0,3	0,7	0	0,6	0,8	0,8	0
Outubro	A1	0	0,6	0,3	0,7	0	0,6	0,4	0	0
Outubro	A2	0,2	1	0,1	0,3	0,6	0,4	1	0,6	0,6
Outubro	A3	0,8	1	0,3	0,7	0	0,6	0,8	0,8	0
Novembro	A1	0	0,6	0,3	0,7	0	0,6	0,4	0	0
Novembro	A2	0,2	1	0,1	0,3	0,6	0,4	1	0,6	0,6
Novembro	A3	0,8	1	0,3	0,7	0	0,6	0,8	0,8	0
Dezembro	A1	0	0,6	0,3	0,7	0	0,6	0,4	0	0
Dezembro	A2	0,2	1	0,1	0,3	0,6	0,4	1	0,6	0,6
Dezembro	A3	0,8	1	0,3	0,7	0	0,6	0,8	0,8	0
Janeiro	A1	0	0,8	0,5	0,5	0	0,6	0,6	0,6	0
Janeiro	A2	0,2	1	0,1	0,5	0,4	0,4	1	0,6	0,6
Janeiro	A3	0,8	1	0,7	0,3	0	0,8	0,4	0,6	0
Fevereiro	A1	0	1	0,7	0,3	0	0,8	0,8	1	0
Fevereiro	A2	0,2	1	0,1	0,5	0,4	0,4	1	0,6	0,6
Fevereiro	A3	0,8	1	0,7	0,3	0	0,8	1	0,8	0
Março	A1	0	1	0,5	0,5	0	0,8	0,4	0,6	0
Março	A2	0,2	1	0,1	0,9	0	0,4	1	0,6	0,6
Março	A3	0,8	1	0,5	0,5	0	0,6	0,8	0,6	0

Capítulo 2

DIVERSIDADE MORFOLÓGICA EM TAXOCENOSES DE ANFÍBIOS ANUROS AO LONGO DE UM GRADIENTE DE COBERTURA FLORESTAL

2.1. RESUMO

Diferenças morfológicas em espécies que coexistem podem indicar diferenças quanto ao modo de exploração do ambiente ou ao uso de recursos. No presente estudo, procuramos inferir como a simplificação do hábitat afeta a diversidade morfológica em taxocenoses de anuros e verificar se existe relação entre a diversidade morfológica e a riqueza de espécies. Em condições de cobertura florestal reduzida, a imprevisibilidade climática segrega espacialmente recursos chaves, enquanto que a presença da floresta aumenta a conectividade de ambientes propícios para a hibernação e forrageio e facilita a dispersão para novos hábitats de reprodução. O hábito arborícola pode ser explorado por uma quantidade limitada de formas, mas a diversificação de espécies é possível pelo fato deste hábito possibilitar a exploração de uma maior diversidade de recursos alimentares e espaciais. Em espécies terrícolas, o hábito fossorial e alimentar parecem ser as características que melhor definem guildas ecomorfológicas. O aumento no número de espécies terrícolas a medida que aumenta a simplificação do hábitat está relacionado com a oferta de uma variedade reduzida de recursos alimentares e espaciais, mas disponíveis em grande abundância, permitindo a coexistência de espécies com hábitos e morfologias semelhantes, possivelmente por meio do relaxamento das relações competitivas.

2.2. INTRODUÇÃO

Um dos focos dos estudos de biologia está relacionado às diferenças no uso de hábitat e morfologia de espécies taxonomicamente próximas (Schoener 1974). A compreensão dos fatores que geram essas diferenças está diretamente relacionada a compreensão de fatores que controlam a diversidade biológica (Schoener 1974). Em comunidades, estas diferenças podem estar diretamente relacionadas à maneira como determinadas espécies utilizam os recursos disponíveis (Schoener 1974). Neste contexto, determinados aspectos da morfologia de uma espécie podem ser resultantes de fatores ecológicos relacionados ao uso de recursos (Betz 2006, Motta & Kotrschal 1992, Emerson 1985). Devido a essa influência de fatores ecológicos na morfologia dos organismos vivos, é possível, por meio de medidas lineares simples de caracteres externos ou osteológicos, determinar os padrões ou processos adaptativos que estruturam uma comunidade ou taxocenose (Bock 1994, Ricklefs & Travis 1980).

Em anuros, muitas características morfológicas têm aparecido repetida e independentemente dentro e entre as famílias (Emerson 1976, 1985). Isto tem sido relacionado ao número reduzido de elementos esqueléticos, decorrente das adaptações necessárias para a locomoção saltatória característica deste grupo (Duellman & Trueb 1986, Emerson 1976), o que permite um menor número de variações na morfologia (Inger 1967, Emerson 1985). Mas, apesar deste padrão morfológico estereotipado, existe uma notável radiação de anuros com hábitos arborícolas, planadores, aquáticos, terrícolas e fossorial, tanto em nível inter quanto intra-familiar (Emerson & Koehl 1990, Emerson 1976), e com uma enorme variedade de modos reprodutivos, desde larvas aquáticas até desenvolvimento direto e viviparidade (Haddad & Prado 2005, Pough et al 2001, Duellman & Trueb 1986).

Desde a década de 80 têm sido reportados declínios das populações de anfíbios ao redor do mundo (Eterovick et al 2005, Young et al. 2001, Myers et al. 2000). Independente do fato destes declínios poderem representar um fenômeno distinto da crise global de diversidade é inequívoco que a atividade humana afeta negativamente a diversidade de anfíbios (Pechmann & Wilbur 1994). Particularmente, a remoção ou fragmentação de florestas é a causa de declínios das populações de anfíbios melhor documentada na literatura (ver revisão em Alford & Richards 1999). Estas atividades tanto promovem a extinção de populações quanto a substituição de espécies na taxocenose, a medida que se alteram as características estruturais e micro-climáticas dos habitats e da área como um todo (e.g. Moraes et al. 2007, Haddad & Prado 2005). No presente estudo, procuramos inferir como a simplificação do habitat afeta a diversidade morfológica em taxocenoses de anuros e verificar se existe relação entre a diversidade morfológica e a riqueza de espécies.

2.3. MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e metodologia de amostragem

As amostragens foram efetuadas mensalmente entre julho de 2005 e março de 2007 em nove corpos d'água, localizados em três municípios do Estado de São Paulo: Vitória Brasil, Palestina e Atibaia (Tab. 1, Cap.1). Estas três localidades foram selecionadas por constituírem um gradiente estrutural em função da cobertura vegetal (fig. 1). A busca e a captura dos anuros foi realizada em cada município de modo

padronizado, pelo método de levantamento em sítio de reprodução (Scott Jr & Woodward 1994) associado a transecto, por encontro visual e aural. Fêmeas foram capturadas quando encontradas por busca visual. Todos os animais utilizados foram mortos e fixados segundo Jim (1980) e depositados na coleção científica da UNESP de São José do Rio Preto (DZSJRP). Quando necessário, as espécies foram identificadas por comparação com material das coleções científicas DZSJRP, UNESP-São José do Rio Preto; e CFBH e JPPJ, UNESP-Rio Claro.

Morfologia

A morfologia das espécies foi comparada em função de 15 componentes merísticos: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cabeça (CC), largura da cabeça (LC), distância interorbital (DI), distância interocular (DIc), diâmetro do olho (DO), diâmetro do tímpano (DT), comprimento da mão (MA), comprimento da coxa (CO), comprimento da perna (CP), comprimento do pé (PE), largura da boca (LB), comprimento do braço (CB), comprimento do antebraço (CA) e largura da mão (LM) (fig. 2). Para a comparação entre as espécies dentro e entre as taxocenoses, os caracteres morfométricos foram padronizados pelo CRC.

O conjunto de caracteres morfométricos das espécies de cada localidade foram submetidos à Análise de Escalonamento Multidimensional Não-métrico (NMDS) para estimar o espaço morfológico teórico da taxocenose (EMT). A NMDS é uma análise de ordenação que produz, a partir de matrizes de similaridade ou dissimilaridade, um diagrama bidimensional representando a similaridade entre espécies ou habitats (Clarke and Warwick, 1994), por meio do algoritmo descrito por Kruskal (1964). A adequação entre o diagrama e a matriz de similaridade é medida por uma estatística própria chamada *stress* (Clarke and Warwick, 1994): valores entre 0,1 e 0,2 são considerados como uma boa representação gráfica da matriz original. Para assegurar que a menor função de *stress* foi obtida, este procedimento pode ser aleatorizado a partir de sua configuração inicial. Se a mesma solução (de menor *stress*) reaparecer a partir de posições aleatórias da amostra, então há uma maior segurança de que esta é a melhor solução (Clarke and Warwick, 1994). Neste estudo, construímos uma matriz de dissimilaridade morfológica aplicando o índice de Distância Euclidiana, para os caracteres merísticos descritos acima. Esta matriz foi aleatorizada 5.000 vezes e o

gráfico resultante representa as coordenadas para a melhor solução (com o menor *stress*) em duas dimensões.

Adicionalmente, três atributos ecomorfológicos, potencialmente associados com o uso de recursos, foram calculados: Tamanho relativo da cabeça (TRC) – obtido pela razão entre CC/LC, relacionado com a capacidade de capturar e engolir alimento; Comprimento relativo dos membros (CRM) – obtido pela soma dos comprimentos de CO+CP+PE, dividido pela soma dos comprimentos de CB+CA+MA e relacionado ao modo de locomoção (pulo, salto ou caminhada) e escavação (com os membros anteriores, com os membros posteriores ou com o focinho); Posição relativa dos olhos (PRO) – obtido pela razão entre DI/DO e relacionado a posição dos olhos (visão binocular ou periférica). Estes caracteres ecomorfológicos foram plotados par a par em um gráfico do tipo de duas dimensões.

Para cada gráfico de ordenação da NMDS para as variáveis merísticas e cada gráfico bidimensional de relação entre as variáveis ecomorfológicas foi gerado o polígono convexo mínimo, que é o menor polígono possível a agrupar todos os pontos da amostra. Os polígonos foram então comparados de acordo com o tamanho da área, considerada como o espaço morfológico teórico (EMT), medida em pixel². Quanto maior a área do polígono maior o EMT para dada localidade. A sobreposição no EMT foi inferida calculando-se a área de intersecção gráfica entre as localidades, par a par. Para inferir o grau de sobreposição morfológica entre as espécies de cada localidade, a distância média entre os pares de espécies no EMT foi calculada pelo índice de Distância Euclidiana (Krebs 1999). O grau de sobreposição morfológica entre as espécies nas três localidades amostradas foi comparado por meio de uma ANOVA não paramétrica.

Ecomorfologia

Para verificar se a heterogeneidade estrutural dos sítios de reprodução influencia a composição das taxocenoses de anfíbios anuros foi realizada uma análise de correspondência canônica (CCA, Legendre & Legendre 1998) entre o padrão de abundância das espécies de anuros em cada localidade e descritores estruturais dos sítios de reprodução onde foram encontrados. Em cada sítio de reprodução foram inferidos os seguintes descritores estruturais: porcentagem de cobertura vegetal no interior e nas margens do corpo d'água, porcentagem de tipos de margem (inclinada –

margens com ângulo menor que 70°; barranco – margens com ângulo maior que 70°; escavada – margens erodidas por corrente de água), porcentagem de estratos da vegetação (arbóreo, arbustivo, herbáceo e serapilheira) e volume (maior largura x maior comprimento x maior profundidade). A CCA calcula a correspondência entre uma matriz de habitats ou espécies quando variáveis ambientais são disponíveis para cada amostra. Os eixos de ordenação são combinações lineares das variáveis ambientais. O algoritmo utilizado nesta análise é descrito em Legendre & Legendre (1998) e, neste estudo, todos os gráficos apresentados são do tipo 2, que enfatiza a relação entre as espécies. Adicionalmente, para investigar se existe relação entre a heterogeneidade estrutural e a heterogeneidade morfológica, os autovalores de cada espécie obtidos na CCA, que correspondem às coordenadas no espaço gráfico, foram correlacionados aos autovalores obtidos na análise de NMDS, por meio do teste de Mantel. O teste de Mantel é um teste de permutação para correlação entre duas matrizes de similaridade e/ou de distância. Neste estudo, para os autovalores gerados pela análise de CCA aplicamos o índice de similaridade de Morisita, enquanto que para os autovalores gerados pela análise de NMDS aplicamos o índice de distância euclidiana. Desta maneira, esperamos verificar se existe correlação entre a estrutura do ambiente (matriz de autovalores de CCA) e a morfologia (matriz de autovalores de NMDS).

Todas as análises estatísticas foram realizadas nos programas computacionais Past v. 1.75b (Hammer & Harper, 2001) e BioStat v3.0 (Ayres et al. 2003).

2.4. RESULTADOS

Variação morfológica entre agrupamentos taxonômicos

Os valores médios para cada categoria morfológica por espécie são apresentados na tabela 1 e as relações destes valores entre as espécies estão ilustradas pelas figuras 3, 4 e 5 para Atibaia, Palestina e Vitória Brasil, respectivamente. Foi encontrada considerável variação morfológica entre as espécies de mesmo gênero entre os hilídeos e as espécies dos gêneros *Eleutherodactylus*, *Physalaemus* e *Rhinella* (figs. 3 a 5). Para o gênero *Leptodactylus* apenas *Leptodactylus chaquensis* ficou separada dos demais leptodactilídeos (fig. 5) por apresentar proporções muito distintas para LC e DI (tab. 1).

Entre os hilídeos, independente da taxocenose, *Dendropsophus minutus* foi morfológicamente distinta dos demais representantes do gênero, sendo posicionada

próximo a *Hypsiboas* e *Scinax*, devido a semelhanças na proporção dos elementos dos membros posteriores (FE, TF e PE, tab. 1). Em Atibaia, *Hypsiboas bischoffi* e *H. faber* ficaram separadas de *H. prasinus* e *H. aff. polytaenius* pelo fato das duas primeiras apresentarem maiores valores para LC, MA, CO, CP e PE (tab. 1). Entre as espécies de *Scinax*, *S. hiemalis* também ficou separada dos outros representantes do gênero, apresentando proporções diferentes em quase todas as variáveis morfométricas (tab. 1). Em Palestina, *S. fuscovarius*, *S. similis* e *S. fuscmarginatus* também ficaram segregadas, sendo *S. fuscovarius* posicionada mais próxima a *D. minutus*, e *S. similis* e *S. fuscmarginatus* próximas as demais espécies de *Dendropsophus* (Fig. 4), pelo fato de apresentarem divergências nos valores das variáveis LC, DI e LM (tab. 1).

As espécies do gênero *Eleutherodactylus* foram as que apresentaram maior diferenciação morfológica entre todos os gêneros representados na taxocenose de Atibaia (fig. 3). *Eleutherodactylus juipoca* foi alocado próximo às espécies da família Hylodidae, por semelhanças nos valores de CC, LC e comprimento das pernas (tab. 1), enquanto *E. parvus* foi agrupado próximo aos hilídeos por apresentar proporções semelhantes de CC, DI, LB e MA, principalmente com *Hypsiboas bischoffi* (tab. 1). *Eleutherodactylus guenteri* se distinguiu tanto dos outros táxons de *Eleutherodactylus* quanto dos demais gêneros, principalmente em função da proporção do comprimento das pernas (tab. 1), muito longas nessa espécie. *Physalaemus cuvieri* e *P. centralis* também apresentaram maiores afinidades com outros gêneros do que entre si. *Physalaemus centralis* foi agrupado com *Eupemphix nattereri* e *Rhinella schneideri*, enquanto *P. cuvieri* foi incluído no grupo formado pelos leptodactilídeos+leiuperídeos (fig. 5). Estas duas espécies diferiram nas proporções de LC, CC, MA, CO e PE (tab. 1). As duas espécies de *Rhinella* encontradas em Atibaia também apresentaram proporções distintas entre si e das demais espécies registradas em Atibaia (fig. 3).

As espécies de Leiuperidae apresentaram proporções morfológicas semelhantes às de Leptodactylidae, com exceção de *Eupemphix nattereri*, que formou um grupo com *Rhinella schneideri* nas áreas onde estas espécies co-ocorrem e de *Physalaemus centralis*, que foi agrupado com *Rhinella schneideri* e *Eupemphix nattereri* (fig. 5) em função dos valores de MA, CO e CP (tab. 1). Apesar das diferenças intragenéricas, a família Hylidae forma um agrupamento bem definido quando não se considera formas mais especializadas, como os Phyllomedusinae e espécies do gênero *Pseudis*, que

apresentam morfologia distinta tanto dos demais representantes do agrupamento quanto de todas às demais espécies (figs. 3 e 4). *Brachycephalus ephippium* apresenta proporções distintas entre as espécies de Brachycephalidae e demais espécies das outras famílias (fig. 3). As espécies de Cycloramphidae formaram um agrupamento juntamente com *Eleutherodactylus juipoca* (fig. 3).

Espaço morfológico e diversidade

A figura 6 representa a sobreposição gráfica do espaço morfológico teórico (EMT) das espécies das três taxocenoses estudadas. A taxocenose de Atibaia ocupou o maior EMT (188.194 pixels²), a de Vitória Brasil ocupou um EMT intermediário (115.421 pixels²) e a de Palestina ocupou o menor EMT (74.567 pixels²) (fig.6). O EMT da taxocenose de Atibaia foi maior em função da presença de espécies das famílias Brachycephalidae e Cycloramphidae, que não ocorreram nas outras localidades estudadas (Figs. 3 a 5). Na taxocenose de Vitória Brasil, *Dermatonotus muelleri* e *Leptodactylus chaquensis* foram as espécies que mais contribuíram para valor do EMT, enquanto que na taxocenose de Palestina, *Pseudis paradoxa* apresentou a maior contribuição (fig. 6). A sobreposição total foi maior entre Vitória Brasil e Atibaia (98.887 pixels²), seguido pela sobreposição entre Palestina e Atibaia (62.593 pixels²). As taxocenoses de Palestina e Vitória Brasil apresentaram a menor sobreposição total do EMT (41.703 pixels²). O EMT foi positivamente correlacionado ao número de famílias (fig. 7A) e ao número de gêneros (fig. 7B) encontrados em cada taxocenose, mas não ao número de espécies (fig. 7C). Entretanto, apesar do maior EMT, Atibaia apresentou um maior empacotamento na distribuição das espécies no espaço morfológico do que Vitória Brasil ou Palestina (fig. 8).

Considerando-se a diversidade morfológica em cada família (fig. 9), Brachycephalidae e Hylidae foram as famílias que apresentaram a maior variação, com EMTs de 609.107 pixels² e 602.793 pixels², respectivamente. As outras famílias apresentaram EMT menores: Leptodactylidae – 185.065 pixels², Leiuperidae – 132.607 pixels², Bufonidae – 35.037 pixels² e Hylodidae – 5.933 pixels². EMT para as famílias não foi correlacionado com o número de gêneros (fig. 10A) nem com o número de espécies (fig. 10B). O EMT ocupado pelas espécies de Cycloramphidae foi significativamente maior que o ocupado pelas espécies das famílias Hylidae,

Leptodactylidae e Hylodidae, mas não diferiu do EMT de Bufonidae e Leiuperidae ($H = 20.88$, $p < 0.001$)(fig. 11).

Ecomorfologia

A análise de correspondência canônica entre o padrão de abundância das espécies a estrutura dos habitats amostrados em Atibaia, Palestina e Vitória Brasil, é mostrada nas figuras 12 a 14.

Em Atibaia, foram formados três agrupamentos bem definidos: 1) espécies associadas a habitats estruturalmente complexos com margens predominantemente em barranco ou inclinadas (*Scinax crospedospilus*, *S. hayii*, *Dendropsophus minutus*, *Hypsiboas bischoffi*, *H. faber* e *Leptodactylus ocellatus*); 2) espécies associadas a habitats com predomínio do estrato herbáceo, com margens em barranco ou inclinada (*Hypsiboas prasinus*, *H. polytaenius*, *Rhinella icterica*, *R. ornata*, *Phyllomedusa burmeisteri* e *Eleutherodactylus juipoca*); 3) espécies associadas a habitats com margem escavada e com presença de serapilheira (demais espécies).

Em Palestina foram distinguidos quatro agrupamentos: 1) espécies associadas a habitats com predomínio dos estratos arbustivo e arbóreo e margem em barranco (*Leptodactylus ocellatus* e *Pseudopaludicola* aff. *falcipes*); 2) espécies associadas a habitats com predomínio do estrato herbáceo, com margens em barranco (*Eupemphix nattereri*, *Rhinella schneideri* e *Dendropsophus minutus*); 3) espécies associadas à habitats com predomínio do estrato herbáceo nas margens e no interior do corpo d'água e com margem inclinada (*Leptodactylus fuscus*, *L. podicipinus*, *Dendropsophus nanus*, *Hypsiboas albopunctatus* e *Pseudis paradoxa*); 4) espécies associadas à habitats estruturalmente mais complexos, com a presença de todos os estratos vegetais (demais espécies).

Para a taxocenose de Vitória Brasil foi distinguido quatro agrupamentos: 1) espécies associadas a habitats com predomínio do estrato herbáceo no interior e nas margens do corpo d'água e margem inclinada (*Dermatonotus muelleri* e *Dendropsophus sanborni*); 2) espécies associadas à habitats com vegetação no interior do corpo d'água e margem inclinada (*Leptodactylus fuscus*, *Physalaemus cuvieri* e *Hypsiboas albopunctatus*); 3) espécies associadas à habitats com margens em barranco e predomínio dos estratos arbustivo e arbóreo (*Dendropsophus nanus*, *Leptodactylus podicipinus* e *Pseudopaludicola* aff. *falcipes*); 4) espécies associadas a habitats com

predomínio do estrato herbáceo nas margens e com margem em barranco (demais espécies).

O teste de Mantel entre os autovalores da CCA e os autovalores da NMDS não indicou nenhuma relação entre as variáveis morfológicas e estruturais, exceto para a taxocenose de Palestina ($r = 0.2629$, $p = 0.0326$). Como foi utilizada uma matriz de similaridade para a CCA e de dissimilaridade para a NMDS, este resultado sugere que espécies morfológicamente semelhantes usam o ambiente de maneira semelhante.

Para os atributos ecomorfológicos analisados (tab. 2), Atibaia apresentou o maior EMT, quando consideradas a relação dos atributos analisados (figs. 15 a 18). A relação CRM - PRO foi a que apresentou a maior diferença entre Atibaia e as demais localidades estudadas (fig. 19). *Eleutherodactylus guentheri*, *Eleutherodactylus juipoca*, *Phyllomedusa burmeisteri*, *Rhinella icterica* e *Crossodactylus* sp. foram as espécies que mais contribuíram para o incremento no EMT para estes atributos (fig. 15). Somente na relação CRM – TRC foi que Vitória Brasil apresentou maior EMT que Palestina (figs. 17 e 19). De modo geral, as famílias Leptodactylidae e Hylidae, com exceção de *Phyllomedusa burmeisteri* e *Pseudis paradoxa*, apresentaram o padrão mais generalizado para os atributos CRM e TRC, sendo as espécies destas duas famílias situadas na região central do EMT total, i.e., quando considerados independentemente das localidades (fig. 16). Entretanto, na relação entre os atributos CRM – TRC e PRO – TRC, os leptodactilídeos apresentam um padrão ecomorfológico mais especializado, devido a sua posição periférica no EMT (fig. 15, 17 e 18). Vitória Brasil apresentou a menor sobreposição no EMT para as relações CRM – PRO (fig. 20A) e TRC – PRO (fig. 20B). Para as demais relações não houve diferenças significativas (fig. 20C e D).

Adicionalmente, parece haver uma tendência a espécies com maior valor de CRM (saltadoras) apresentar os menores valores para PRO (olhos próximos entre si ou visão mais binocular) e para TRC (capturam presas pequenas), enquanto espécies com maior valor de CRM (caminhadoras ou puladoras) apresentaram os menores valores para TRC (capturam presas grandes) e apresentaram olhos mais afastados ou maior visão periférica (maior valor de PRO) (tab. 2, figs. 15-17).

2.5. DISCUSSÃO

O aumento da variação morfológica à medida que se considera categorias taxonômicas superiores foi demonstrado por outros estudos (Cherry et al. 1982, Emerson 1988), mas comparados a outros grupos de vertebrados, os anuros apresentam menor diversidade morfológica devido ao seu alto grau de especialização locomotora (Inger 1967, Emerson 1988). Entretanto, foi possível perceber variações morfológicas entre espécies congênicas ou pertencentes a uma mesma família, relacionadas principalmente às dimensões da cabeça e da boca (CC, CL, LB), e do comprimento dos membros posteriores (CO, CP, PE) e anteriores (MA e LM). Nos anuros, características morfológicas do crânio estão correlacionadas com a dieta e o comportamento alimentar, havendo uma relação entre tamanho e velocidade de deslocamento das presas com o formato do crânio, a morfologia da língua e o comportamento de predação (Emerson 1985). Já o comprimento dos membros é o caráter mais importante na distinção dos modos locomotores entre as famílias de anuros e é responsável pela maior quantidade de variação na morfologia do esqueleto axial entre as famílias (Emerson 1988). Esta característica parece ter sua variação influenciada por fatores ecológicos ou filogenéticos, dependendo do nível de relacionamento considerado. Por exemplo, entre os hílideos, o presente estudo demonstrou uma maior segregação entre as espécies congênicas, em função do comprimento do membro posterior, mas, de forma geral, a morfologia das espécies de Hylidae, quando consideradas as espécies de hábito arborícola que são saltadoras (*sensu* Emerson 1988), apresentam uma alta similaridade, i.e., formaram um grupo coeso na análise de NMDS e apresentam um valor médio pequeno para a distância Euclidiana. Isto sugere que o hábito arborícola pode ser explorado por uma quantidade limitada de formas, mas, apesar dessa limitação, a diversificação de espécies de hábito arborícola pode ter ocorrido pelo fato deste hábito possibilitar a exploração de uma maior diversidade de recursos alimentares (Hillebrand & Cardinale 2004) e espaciais (e.g., sítios de oviposição e abrigos), indisponíveis para formas terrícolas ou aquáticas (Haddad & Prado 2005). No presente estudo, a maior diferenciação morfológica em Hylidae decorre da presença nas taxocenoses estudadas de espécies de hábitos especializados, como *Phyllomedusa burmeisteri* e *Pseudis paradoxa*. Desta maneira, é possível reconhecer três guildas relacionadas à locomoção em Hylidae: caminhadoras-arborícolas (*Phyllomedusa burmeisteri*), saltadoras-

aquáticas (*Pseudis paradoxa*) e saltadoras-arborícolas (demais espécies). Essas variações morfológicas em função das guildas locomotoras podem refletir hábitos distintos. Ao contrário das demais espécies de hilídeos, *P. burmeisteri* explora o ambiente arbóreo com deslocamento por caminhada, ao invés do deslocamento aos saltos. Em espécies terrícolas, o deslocamento por caminhada é característico de espécies que apresentam uma grande área de vida, necessitando deslocar-se por grandes distâncias entre áreas de alimentação, reprodução e estivação (Nomura 2003, Emerson 1976, Sinsch 1990).

Entre as formas terrícolas, a influência de fatores ecológicos na morfologia parece ser mais evidente. Por exemplo, entre os Leiuperidae, *Pseudopaludicola* aff. *falcipes* foi morfológicamente semelhante às espécies de Leptodactylidae, enquanto *Eupemphix nattereri* e *Physalaemus centralis* apresentam morfologia similar às espécies de Bufonidae. Essas variações ao nível familiar podem estar relacionadas ao hábito fossorial e alimentar (Emerson 1976, 1985) e essas características parecem ser tão importantes para a definição das guildas de anuros terrícolas quanto a locomoção é para os hilídeos. Entre os anuros terrícolas a habilidade de escavação é comum e, no presente estudo, espécies que apresentaram o mesmo tipo de comportamento de escavação foram posicionadas próximas nas análises morfológicas, formando dois agrupamentos; i) Saltadores-cavadores com o focinho (*Pseudopaludicola* aff. *falcipes* + espécies escavadoras de Leptodactylidae) – agrupamento formado pelas espécies que escavam com o focinho e apresentam locomoção aos saltos, i.e., deslocam-se mais de 10 vezes o comprimento rostro-cloacal a cada deslocamento (Sazima 1975, Martins 1996, pers. obs.) e ii) puladores-cavadores com as pernas (*Eupemphix nattereri* + *Physalaemus centralis* + Bufonidae) agrupamento formado pelas espécies que escavam utilizando os membros posteriores e apresentam locomoção aos pulos, i.e., deslocam-se menos que 10 vezes o comprimento rostro-cloacal por pulo (Hoffman and Katz 1989, Emerson 1976, Sazima 1975, Freitas 2001, obs. pess.). Tanto a escavação com o focinho quanto com os membros posteriores necessitam de poucas modificações na morfologia adaptada à locomoção saltatória (Emerson 1976, Davies 1984, Freitas 2001), que é provavelmente basal em anuros (Gans and Parson 1965, Duellman and Trueb 1986, Carroll 2007). Entre os dois tipos de locomoção saltatória, a locomoção aos pulos é menos eficiente para escapar de predadores (Zug 1985), mas proporciona uma maior

autonomia para o forrageamento ativo, uma vez que é energeticamente mais econômica, aumentando a probabilidade de encontrar uma presa ou um agregado de presas (Emerson 1976, Strussmann et al. 1984, Zug 1985). A locomoção aos saltos, por outro lado, é mais eficiente para a fuga de predadores, mas energeticamente mais custosa, sendo típica de anuros predadores de espreita (Emerson 1976, Strussmann et al. 1984, Zug 1985).

Apesar do comportamento de locomoção e escavação em comum, *Proceratophrys boiei* ficou distante do agrupamento de puladores-escavadores com as pernas devido à maior largura da cabeça. *Proceratophrys boiei* é uma espécie de hábito críptico com comportamento de forrageio de espreita e que se alimenta de presas grandes, podendo se alimentar de outros anfíbios (Ribeiro et al. 2005, Teixeira & Coutinho 2002, Giaretta et al. 1998). Os demais anuros que apresentam o modo de locomoção aos pulos ou por caminhada apresentam dieta com predomínio de formigas ou cupins (Nomura 2003, Solé et al. 2002, Isacch & Barg 2002, Vizotto 1967, obs. pess.), tendo a cabeça mais estreita.

Já *Elachistocleis* sp., que apresenta comportamento semelhante ao das demais espécies do agrupamento de saltadores-escavadores com o focinho, distanciou-se desta guilda e ficou agrupado à *Dermatonotus muelleri*. Estas duas espécies apresentam a cabeça mais curta e estreita. Da mesma maneira que em *Proceratophrys boiei* a diferença na morfologia da cabeça pode estar relacionada a diferenças nos hábitos alimentares, que, para as espécies de Microhylidae, apresenta um predomínio de cupins e formigas na dieta (Nomura 2003, Solé et al. 2002, Isacch & Barg 2002, Vizotto 1967, obs. pess.). Por outro lado, estas duas espécies também ficaram separadas das demais espécies que se alimentam de cupins e formigas (*Rhinella schneideri* e *Eupemphix nattereri*), nesse caso, por apresentarem comportamentos distintos para escavação e locomoção. Apesar de poder dar saltos, *Elachistocleis* sp. locomove-se por caminhada quando forrageia, saltando apenas quando perturbado (obs. pess.). A locomoção por caminhada apresenta benefícios semelhantes aos da locomoção aos pulos, descrita acima (Emerson 1976, Zug 1985). As diferenças morfológicas na proporção dos membros anteriores e posteriores entre *Dermatonotus muelleri* e *Elachistocleis* sp. e *Chaunus schneideri* e *Eupemphix nattereri* refletem os diferentes modos locomotores e de escavação, apesar do hábito alimentar em comum.

Os Brachycephalidae apresentaram a maior divergência morfológica em comparação com a maioria das outras famílias estudadas. Aparentemente o microhábitat onde estes animais são encontrados, a serapilheira, oferece uma variedade de nichos ecológicos, refletido pela maior variação morfológica encontrada entre os Brachycephalidae. A composição e abundância de espécies de anuros associados a serapilheira são influenciadas tanto por fatores locais (e.g., umidade e profundidade da serapilheira) quanto pela atividade humana (Giaretta et al. 1997, 1999). O desaparecimento ou a modificação deste estrato é responsável pela perda de uma grande parcela da diversidade morfológica, apenas pela exclusão desta família, em função da diversidade morfológica especializada para a exploração desta microhábitat.

Muitos trabalhos demonstram que em áreas florestais existe uma maior proporção de espécies arbóricolas do que espécies terrícolas, enquanto que em áreas abertas esta tendência se inverte (para exemplos de trabalhos em Mata Atlântica, ver revisão em Conte & Rossa-Feres 2006, para trabalhos em áreas abertas ver Zina et al. 2007, Brasileiro et al. 2005, Vasconcelos & Rossa-Feres 2005). A redução no número de espécies arbóricolas em ambientes abertos pode ser explicada pela simplificação da estrutura do ambiente (Haddad & Prado 2005). Já o aumento no número de espécies terrícolas é também associado a simplificação do hábitat, além do fato da maioria das espécies de anuros terrícolas serem consideradas de hábitos generalistas quanto ao uso de hábitat (Moraes et al. 2007, Conte & Rossa-Feres 2006, Haddad & Prado 2005). Com o aumento do espaço bi-dimensional, ocorre um aumento na capacidade de suporte para as espécies de hábitos terrícolas, com uma oferta em maior quantidade dos recursos espaciais e alimentares, permitindo a coexistência de espécies com hábitos e morfologias semelhantes, novamente por meio do relaxamento das relações competitivas (Meshaka 1996, Henderson & Powell 2001). Desta maneira, seria esperado que a medida que o ambiente se torna estruturalmente menos complexo e mais bi-dimensional, pela remoção da cobertura vegetal, houvesse uma diminuição da diversidade morfológica da taxocenose e aumento da similaridade morfológica entre os pares de espécies. Esta relação foi verdadeira para todos os atributos ecomorfológicos testados, ao longo do gradiente de complexidade estrutural do hábitat, representado pelas três localidades amostradas, com exceção dos atributos CRM e TRC, relacionados à locomoção e alimentação, para os graus de complexidade estrutural intermediário e

baixo. Em Vitória Brasil, região com a menor complexidade estrutural, o espaço morfológico total (EMT) para a relação entre esses atributos foi maior que em Palestina, que apresenta grau intermediário de complexidade estrutural. O maior EMT foi proporcionado pela presença de espécies com maior diversidade de modos locomotores e de hábitos fossoriais, adaptadas a ambientes xéricos e estruturalmente simples. Adicionalmente, parece haver uma maior segregação entre espécies que se alimentam de presas proporcionalmente grandes e rápidas e espécies que se alimentam de presas pequenas e lentas, o que é inferido pelo aumento do EMT relacionado ao nome do atributo. Espécies que se alimentam de presas relativamente pequenas devem apresentar mandíbulas relativamente curtas, enquanto que espécies que se alimentam de presas grandes devem apresentar uma abertura absoluta da mandíbula grande e uma força considerável no fechamento da mandíbula, devido ao tamanho e peso do item alimentar (Emerson 1985). Estas distinções promovem diferenças morfológicas. Por outro lado, quando se observa a interação dos atributos de locomoção e alimentação relacionados ao atributo de exploração do ambiente, o EMT segue uma relação linear com a estrutura do ambiente. Apesar das variáveis morfológicas utilizadas para gerar o PRO considerarem apenas a orientação visual, existe uma grande diversidade de pistas visuais que podem ser utilizadas por anuros para a orientação (ver revisão em Sinsch 1991). Em situações de extremo impacto ambiental, a imprevisibilidade climática segrega espacialmente recursos chaves (sítios de hibernação e/ou estivação, corpos d'água para reprodução, e áreas ricas em presas), obrigando as espécies de anuros a realizarem longas migrações para explorar tais recursos (Sinsch 1991, Ruibal & Hillman 1981, Tejedo 1993). Por outro lado, em áreas florestais existe uma relação entre a extensão da cobertura nativa e a distribuição e riqueza de anuros em habitats de reprodução (Hazell et al. 2001). A presença da floresta aumenta a conectividade do ambiente (Laan & Verboon 1990), proporciona habitat para hibernação e forrageio (Hecnar & M'Closkey, 1996) e facilita a dispersão para novos habitats de reprodução (Hazell et al. 2001). Geralmente, pistas visuais são mais importantes para a orientação de espécies com um pequeno alcance migratório do que para aquelas com um alcance migratório maior (Sinsch 1991), o que explica a importância deste atributo ecomorfológico para espécies de ambientes florestais.

2.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ayres M, Ayres jr M, Ayres DL, Santos AS (2003) Biostat 3.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas. Sociedade Civil Mamirauá.
- Bock WJ (1994) Concepts and methods in ecomorphology. *J. Biosci.* 19(4):403-413
- Brasileiro CA, Sawaya RJ, Kiefer MC, Martins M (2005) Amphibians of an open cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* v5 (n2) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN00405022005>
- Carroll RL (2007) The Paleozoic ancestry of salamanders, frogs and caecilians. *Zool J Linn Soc* 150(Supl 1):1-140.
- Cherry L, Kunkel J, Wyles J, Wilson A (1982) Body shape metrics and organismal evolution. *Evolution* 36:914-933.
- Clarke KR, Warwick RM (1994) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Plymouth, Natural Environment Research Council.
- Conte CE, Rossa-Feres DC (2006) Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revta. Bras. Zool.* 23(1):162-175.
- Davies M (1984) Osteology of the myobatrachine frog *Arenophryne rotunda* Tyler (Anura: Leptodactylidae) and comparisons with other myobatrachine genera. *Aust J Zool* 32:789-802.
- Duellman WE, Trueb L (1986) *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Book Company, New York, 670pp.
- Emerson SB (1976) Burrowing in frogs. *J. Morph.* 49:437-458.
- Emerson SB (1985) Skull shape in frogs – correlations with diet. *Herpetologica* 41(2):177-188.
- Emerson SB (1988) Convergence and morphological constraint in frogs: variation in postcranial morphology. *Fieldiana Zoology* 43:1-19.
- Emerson SB, Koehl MAR (1990). The interaction of behavioral and morphological change in the evolution of a novel locomotor type: ‘flying’ frogs. *Evolution* 44:1931–1946.
- Eterovick PC, Carnaval ACOQ, Borges-Nojosa DM, Silvano DL, Segalla MV, Sazima I (2005) Amphibian Declines in Brazil: An Overview. *Biotropica* 37(2):166–179.

- Freitas EFL (2001) Adaptações esqueléticas para a escavação em *Leptodactylus fuscus* e *Physalaemus nattereri* (Anura, Leptodactylidae). Unpubl master's thesis, UNESP, Botucatu.
- Gans C, Parsons TS (1965) On the origin of the jumping mechanism in frogs. *Evolution* 20(1):92-99.
- Giaretta A, Araújo MS, Medeiros HF, Fakure KG (1998) Food habits and ontogenic diet shifts of the litter dwelling frog *Proceratophrys boiei* (Wied). *Revta. Bras. Zool.* 15(2):385-388.
- Giaretta A, Facure KG, Sawaya RJ, Meyer JHD, Chemin N (1999) Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: seasonal and altitudinal changes. *Biotropica* 31(4):669-674.
- Giaretta A, Sawaya RJ, Machado G, Araújo MS, Facure KG, Medeiros HF, Nunes R (1997) Diversity and abundance of litter frogs at altitudinal sites at serra do Japi, Southeastern Brazil. *Revta. Bras. Zool.* 14(2):341-346.
- Haddad CFB, Prado CPA (2005) Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55(3):207-217
- Hammer Ø, Ryan PD (2001) Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontological Electronica* 4(1):9pp
- 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 SJ, M'Closkey RT (1996) Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* 77:2091–2097.
- Henderson RW, Powell R (2001) Responses by the West Indian Herpetofauna to human-influenced resources. *Caribb. J. Sci.* 37(1-2):41-54.
- Hillebrand H, Cardinale BJ (2004) Consumer effects decline with prey diversity. *Ecology Letters* 7(3):192–201
- Hoffman J, Katz U (1989) The ecological significance of burrowing behaviour in the toad (*Bufo viridis*). *Oecologia* 81:510-513.
- Inger RF (1967) The development of a phylogeny of frogs. *Evolution* 21:369–384.
- Isacch JB, Barg M (2002) Are bufonid toads specialized ant-feeders? A case test from argentinian flooding pampa. *Journal of Natural History* 36:2005-2012.

- Martins IA (1996) Biologia reprodutiva de *Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) (Anura, Leptodactylidae) na região noroeste do Estado de São Paulo. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo, 73p.
- Jim, J (1980) Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP. 322pp.
- Krebs CJ (1999) Ecological Methodology. 2º ed. Addison Wesley Longman, Menlo Park. 620 pp.
- Kruskal JB (1964) Multidimensional scaling by optimization goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*. 29:1-27.
- Laan R, Verboon B (1990) Effects of pool size and isolation on amphibian communities. *Biological Conservation* 54:251–262.
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. Second English Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Meshaka Jr WE (1996) Diet and the colonization of buildings by the Cuban treefrog, *Osteopilus septentrionalis* (Anura: Hylidae). *Caribb. J. Sci.* 32(1):59-63.
- Moraes RA, SawayaRJ, 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(2):27-36.
- Motta PJ, Kotrschal KM (1992) Correlative, experimental, and comparative evolutionary approaches in ecomorphology. – *Neth. J. Zool.*, 43 (2-3): 400-415.
- Myers NR, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Nomura F (2003) Ecologia reprodutiva e comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae). Unpubl Masters thesis, UNESP, São José do Rio Preto.
- Oliver Betz (2006) Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.* 15:409-416.
- Pechamann JHK, Wilbur HM (1994) Putting declining amphibian population in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* 50:65-84.

- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH, Wells K (2001) Herpetology. 2° Ed. Prentice Hall. 610pp.
- Ribeiro RS, Egito GTBT, Haddad CFB (2005) Chave de identificação: anfíbios anuros da vertente de Jundiá da serra do Japi, Estado de São Paulo Biota Neotropica v5 (n2) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?identification-key+bn03005022005>
- Ricklefs RE, Travis J (1980) A morphological approach to the study of avian community organization. *Auk* 97: 321-338
- Ross AA, Richards SJ (1999) Global amphibians declines: a problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30:133-165.
- Ruibal R, Hillman S (1981) Cocoon structure and function in the burrowing hylid frog, *Pternohyla fodiens*. *Journal of Herpetology* 15(4):402-408.
- Sazima I (1975) Hábitos reprodutivos e fase larvária de *Leptodactylus mystacinus* e *L. sibilatrix* (Anura, Leptodactylidae). Unpubl Masters thesis, USP, São Paulo.
- Schoener TW (1971) Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:369-404.
- Scott Jr NJ, Woodward BD (1994) Surveys at breeding sites. *In*: Heyer WR, Donnelly MA, McDiarmid RW, Hayek LAC, Foster MS (Eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington D.C.:84-92.
- Sinsch U (1990) Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethol. Ecol. Evol.* 2:65-79.
- Sinsch U (1991) Mini review: the orientation behaviour of amphibians. *Herpetological Journal* 1991:541-544.
- Solé M, Ketterl L, Di-Bernardo M, Kwet A (2002) Ants and termites are the diet of the microhylid frog *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) at an Araucaria forest in Rop Grande do Sul, Brazil. *Herpetological Bulletin* 79:14-17.
- Strüssmann C, Vale MBR, Meneghini MH, Magnuson WE (1984) Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. *Journal of Herpetology* 18(2):138-146.

- Teixeira RL, Coutinho ES (2002) Hábito alimentar de *Proceratophrys boiei* (Wied) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) em Santa Teresa, Espírito Santo, Sudeste do Brasil. Bol. Mus. Biol. Mello Leitão N. Ser. 14:13-20.
- Tejedo M (1993) Do male natterjack toads join larger breeding choruses to increase mating success? Copeia 1993(1):75-80.
- Vasconcelos TS, Rossa-Feres DC (2005) Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. Biota Neotropica v5 (n2) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN01705022005>
- Vizotto LD (1967) Desenvolvimento de anuros da região norte-ocidental do Estado de São Paulo. Tipografia Rio Preto.
- Young B, Lips KR, Reaser JK, Ibáñez R, Salas AW, Cedeño JR, Coloma LA, Ron S, Marca ELA, Meyer JR, Muñoz A, Bolaños F, Chaves G, Romo D (2001) Population declines and priorities for Amphibian conservation in Latin America. Conserv. Biol. 15: 1213–1223.
- Zina J, Enns J, Pinheiro SCP, Haddad CFB, Toledo LF (2007) Taxocenose de anuros de uma mata semidecídua do interior do Estado de São Paulo e comparações com outras taxocenoses do Estado, sudeste do Brasil. Biota Neotropica v7 (n2) – <http://www.biotaneotropica.org.br/v7n2/pt/abstract?article+bn00607022007>
- Zug GR (1985) Anuran locomotion: fatigue and jumping performance. Herpetologica 41(2):188-194.

2.7. FIGURAS E TABELAS

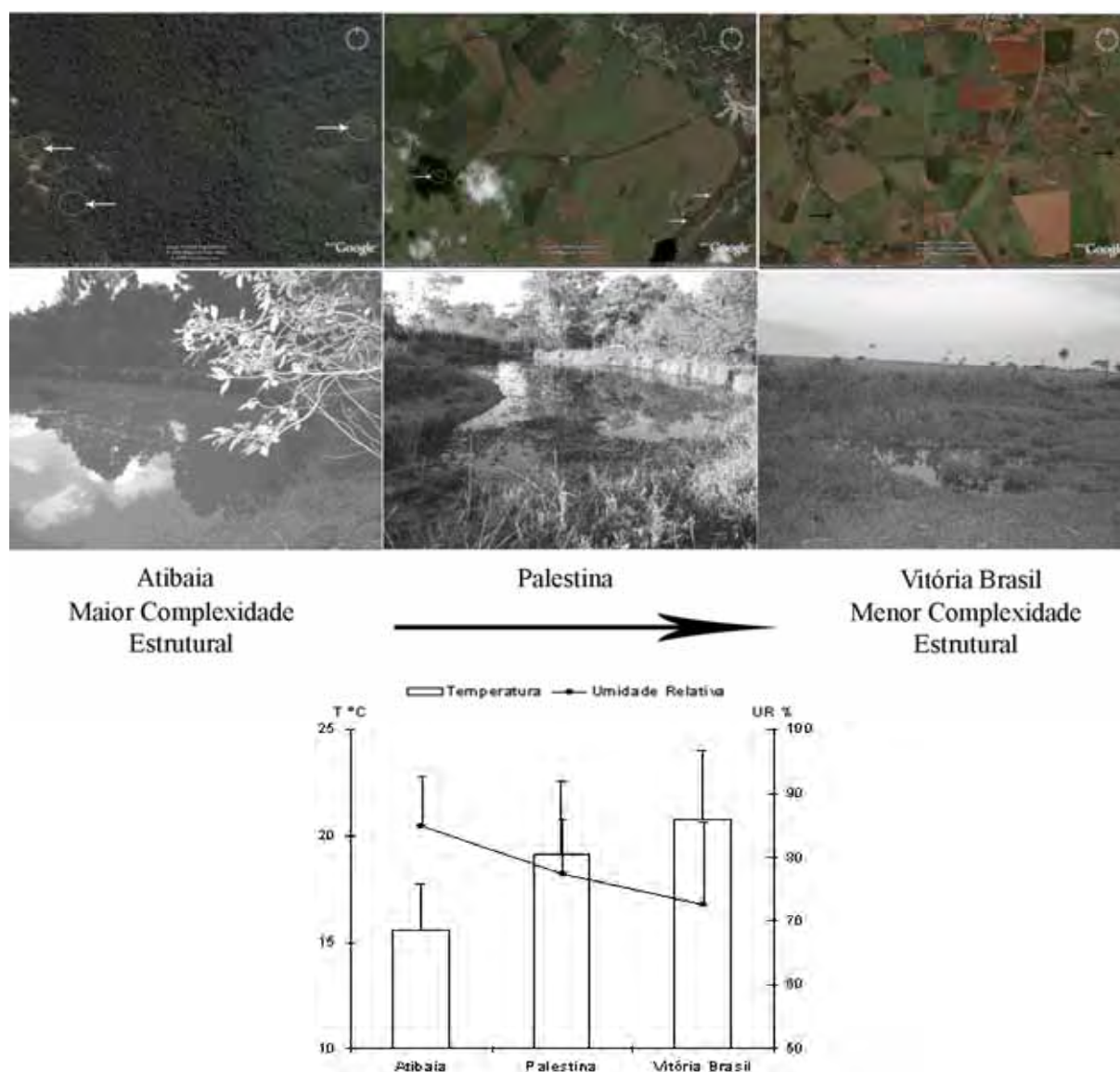


Figura 1. Paisagem e um dos três ambientes amostrados em cada região: Atibaia - Açude permanente no interior de mata em regeneração (A1 - 23°10'57,8''S; 46°31'25,1''W), Parque Municipal da Grota Funda, Serra do Itatinga; Palestina - Açude permanente situado em borda entre pasto e vegetação ripária (P3 - 20°21'29,1''S; 49°16'55,7''W), Fazenda Santo Antônio do Turvo; Vitória Brasil - Açude temporário em matriz de pasto (VB2 - 20°12'10,4''S; 50°29'51,1''W), Fazenda Santo Antônio. Seta indica o gradiente no sentido da maior para menor complexidade estrutural. Setas menores nas imagens de satélite indicam a localização dos corpos d'água estudados. Fontes para histograma climático: Embarapa Uva e Vinho / Jales, SIGRH – Banco de dados pluviométricos do Estado de São Paulo e CATI / São José do Rio Preto. Imagens de satélites obtidas pelo Google Earth®.

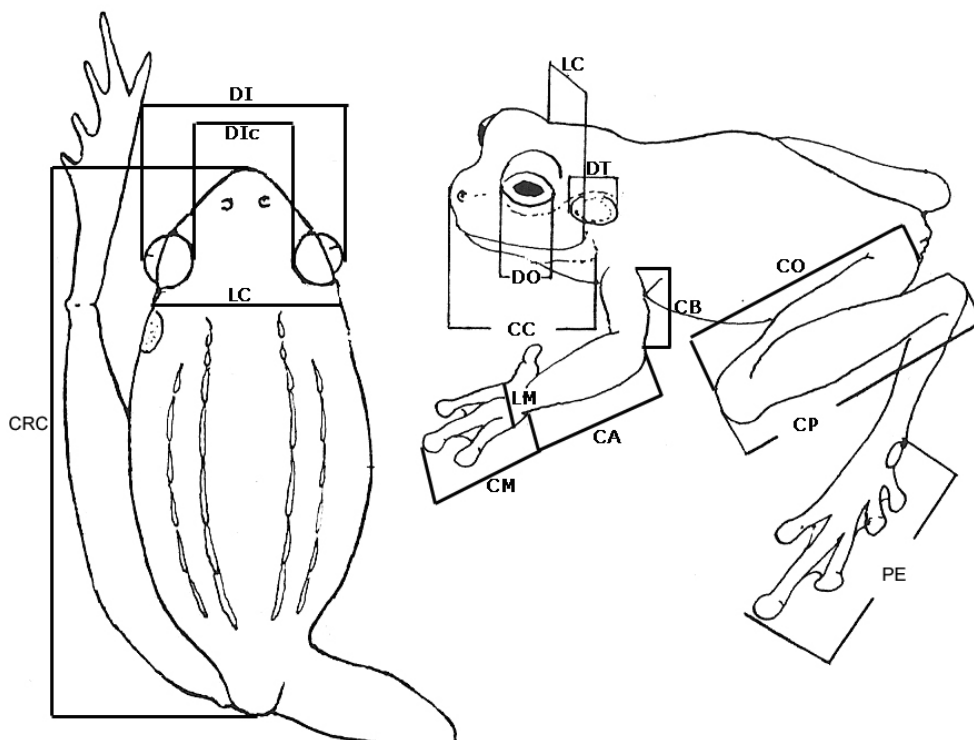


Figura 2. Caracteres morfométricos analisados. CRC – comprimento rostro-cloacal, CC – comprimento da cabeça, LC – largura da cabeça, DI – distância interorbital, DIc – distância interocular, DO – diâmetro do olho, DT – diâmetro do tímpano, MA – comprimento da mão, CO – comprimento da coxa, CP – comprimento da perna, PE – comprimento do pé, LB – largura da boca, CB – comprimento do braço, CA – comprimento do antebraço e LM – largura da mão.

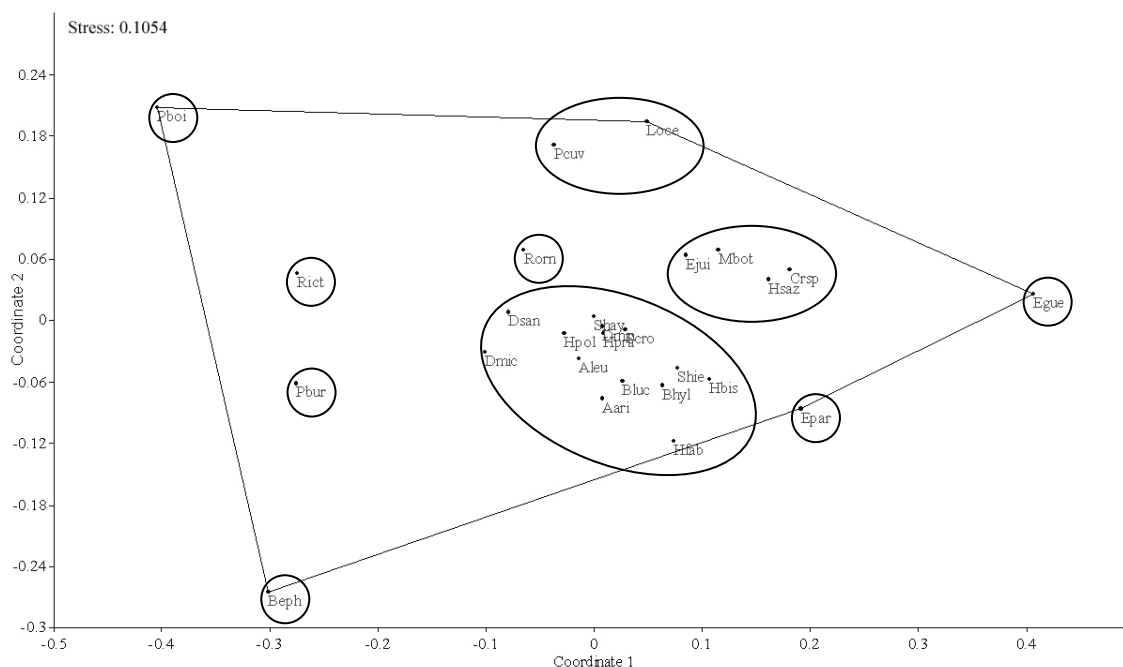


Figura 3. Espaço morfológico teórico para a taxocenose de Atibaia, SP. Círculos indicam espécies de anuros com maior similaridade morfológica. Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Beph – *Brachycephalus ephippium*, Bluc – *Bokermannohyla luctuosa*, Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Egui – *Eleutherodactylus juipoca*, Epar – *Eleutherodactylus parvus*, Rict – *Rhinella iciterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Dmic – *Dendropsophus microps*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Hbys – *Hypsiboas bischoffi*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpol – *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Pbur – *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay – *Scinax hayii*, Shie – *Scinax hiemalis*, Scro – *Scinax crospedospilus*, Crsp – *Crossodactylus* sp., Hsaz – *Hylodes sazimai*, Mbot – *Megalosia boticariana*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Pcuv – *Physalaemus cuvieri*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*.

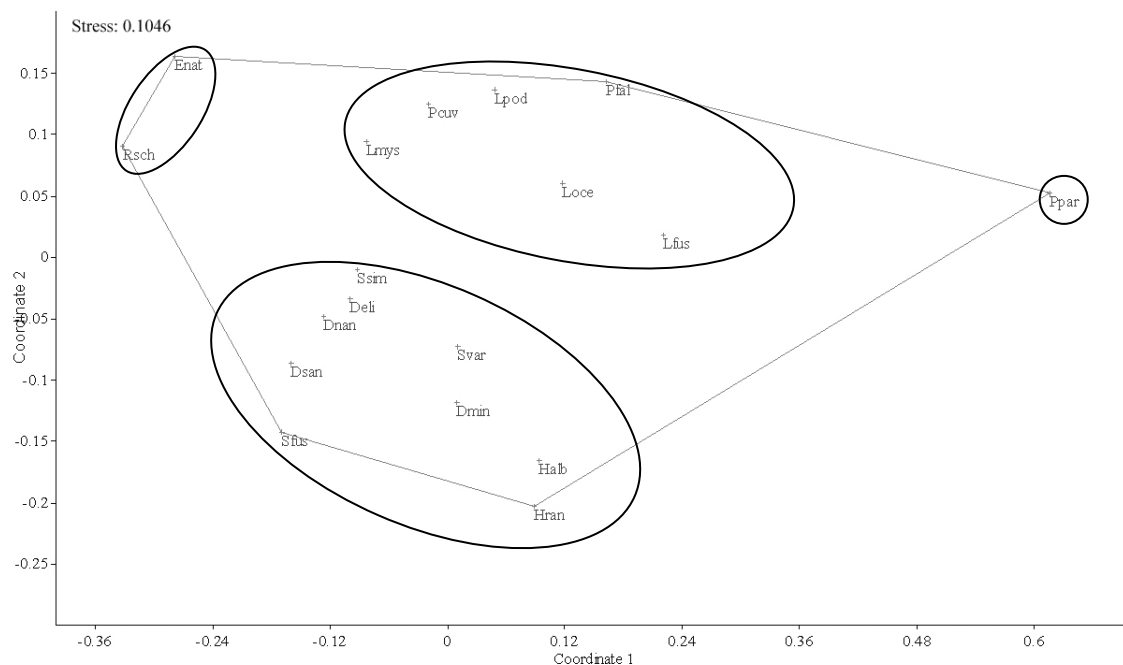


Figura 4. Espaço morfológico teórico para a taxocenose de Palestina, SP. Círculos indicam espécies de anuros com maior similaridade morfológica. Rsch – *Rhinella schneideri*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Sfis – *Scinax fuscomarginatus*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Ssim – *Scinax similis*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pcuv – *Physalaemus cuvieri*, Pfat – *Pseudopaludicola* aff. *falcipes*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Lfce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*.

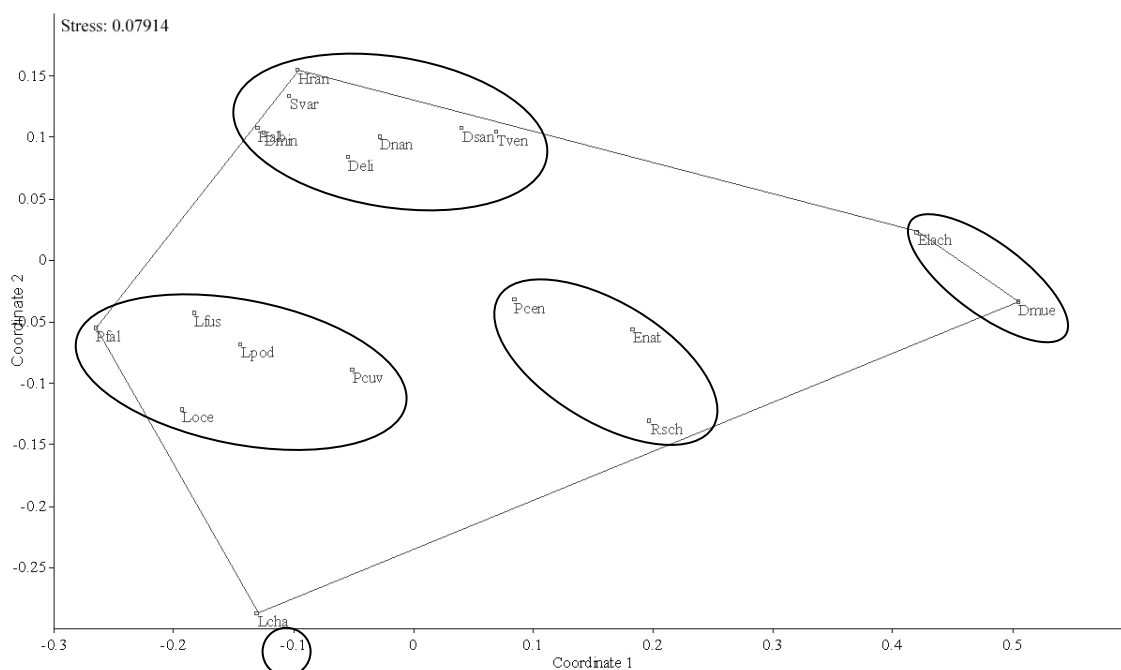


Figura 5. Espaço morfológico teórico para a taxocenose de Vitória Brasil, SP. Círculos indicam espécies de anuros com maior similaridade morfológica. Rsch – *Rhinella schneideri*, Deli – *Dendropsophus elianae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pcuv – *Physalaemus cuvieri*, Pfal – *Pseudopaludicola* aff. *falcipes*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elac – *Elachistocleis* sp.

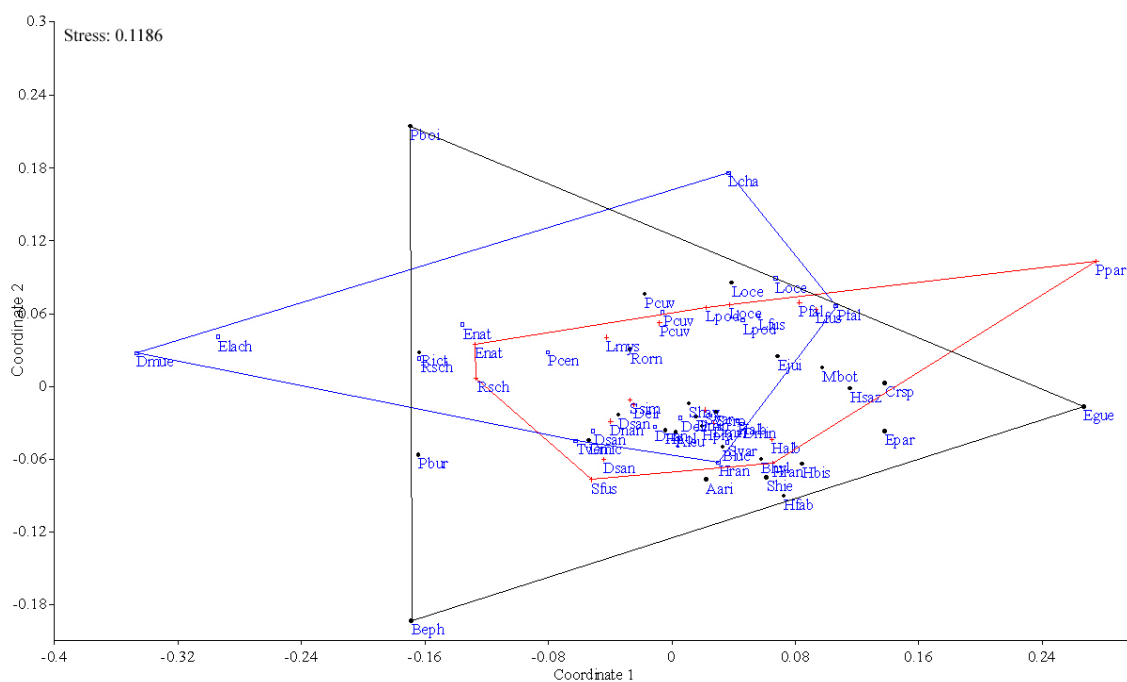


Figura 6. Sobreposição do espaço morfológica das três regiões estudadas. Em preto – Atibaia (maior cobertura florestal), em vermelho – Palestina (condição intermediária de cobertura vegetal), em azul – Vitória Brasil (menor cobertura vegetal). Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Beph – *Brachycephalus ephippium*, Bluc – *Bokermannohyla luctuosa*, Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Ejui – *Eleutherodactylus juipoca*, Epar – *Eleutherodactylus parvus*, Rict – *Rhinella iciterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Rsch – *Rhinella schneideri*, Dmic – *Dendropsophus microps*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Hbis – *Hypsiboas bischoffi*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpol – *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Pbur – *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay – *Scinax hayii*, Shie – *Scinax hiemalis*, Scro – *Scinax crospedospilus*, Crsp – *Crossodactylus sp.*, Hsaz – *Hylodes sazimai*, Mbot – *Megalosia boticariana*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pcuv – *Physalaemus cuvieri*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hpsiboas raniceps*, Sfus – *Scinax fuscomarginatus*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Ssim – *Scinax similis*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pfal – *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elac – *Elachistocleis sp.*, Tven – *Trachycephalus venulosus*.

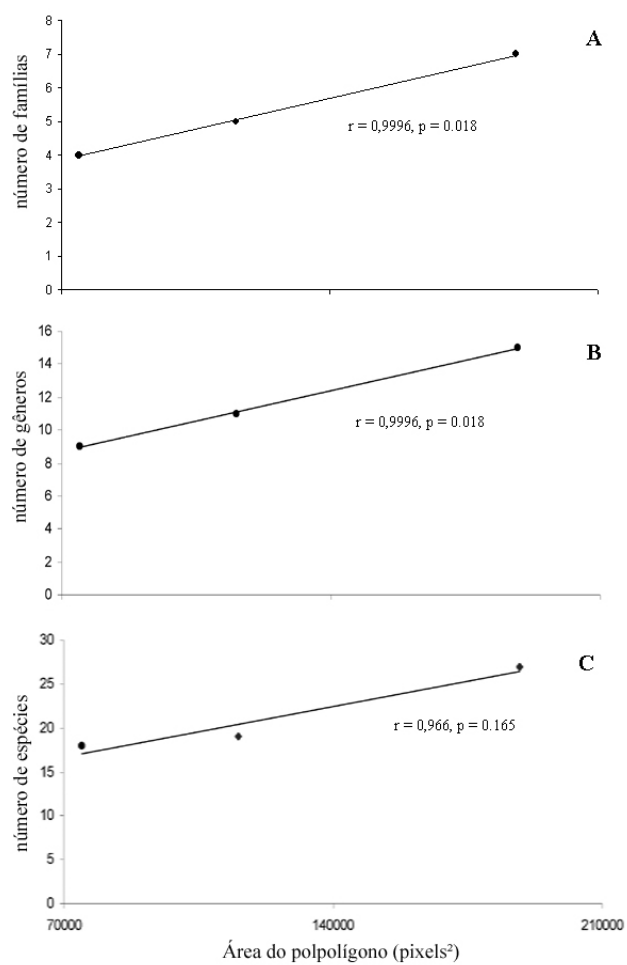


Figura 7. Correlação entre área do polígono mínimo do espaço morfológico teórico nas três localidades estudadas e a) número de famílias de anuros representadas nas taxocenoses, b) número de gêneros de anuros representadas nas taxocenoses e c) riqueza de espécies em cada taxocenose.

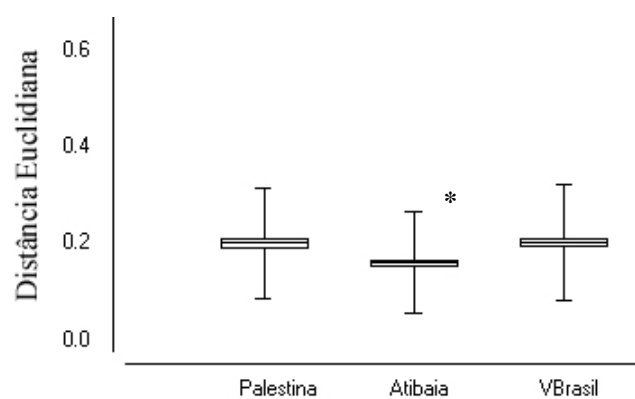


Figura 8. Box plot da variação na distância euclidiana entre os pares de espécies no espaço morfológico teórico para cada localidade estudada. * – $H = 24,63$; $p < 0,05$.

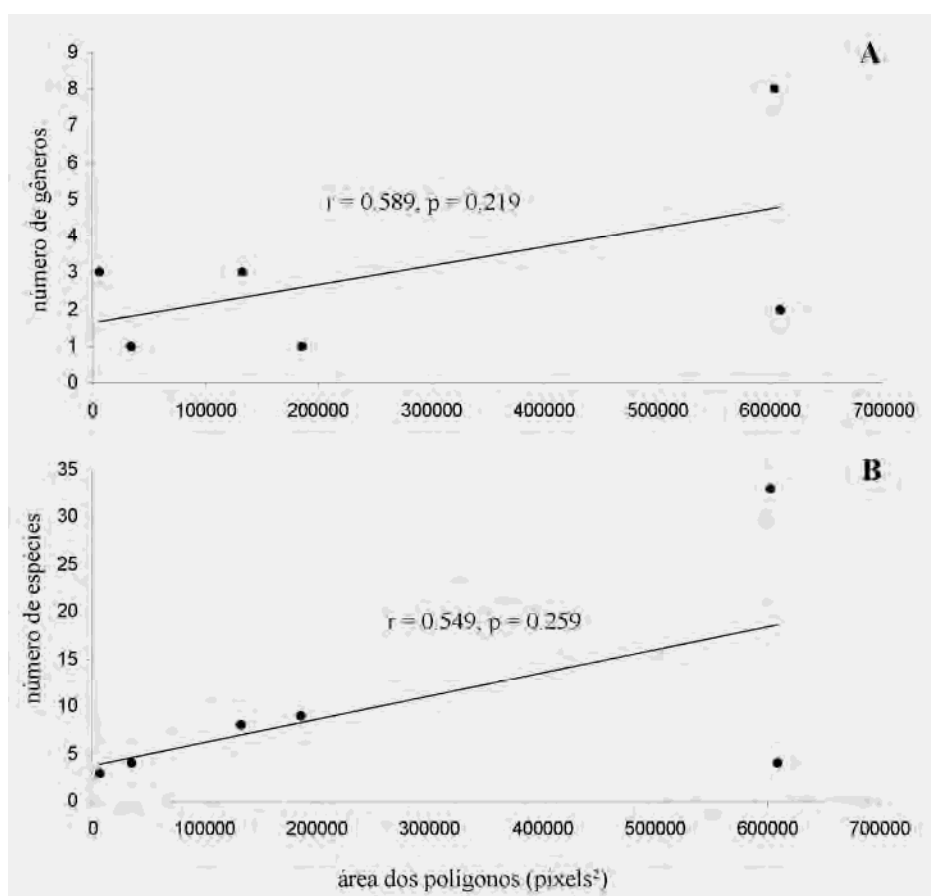


Figura 10. Correlação entre área do polígono mínimo do espaço morfológico teórico para as famílias de anuros e a) número de gêneros de anuros representadas em cada família e b) riqueza de espécies em cada família.

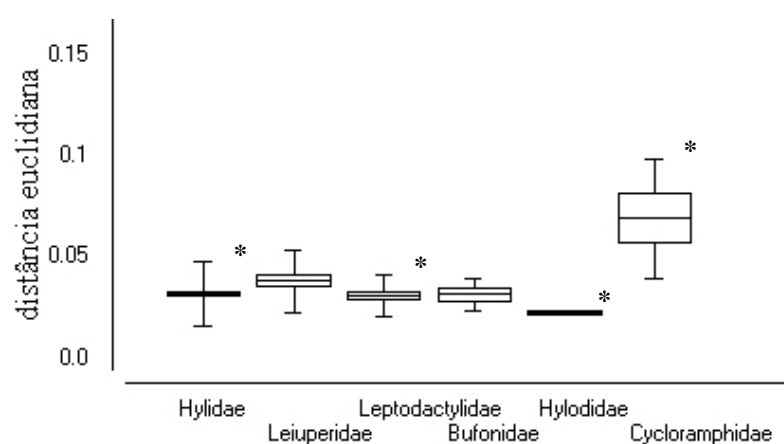


Figura 11. Box plot da variação na distância euclidiana entre os pares de espécies no espaço morfológico teórico para cada família de anuro amostrada. * – $H = 20,88; p < 0,05$.

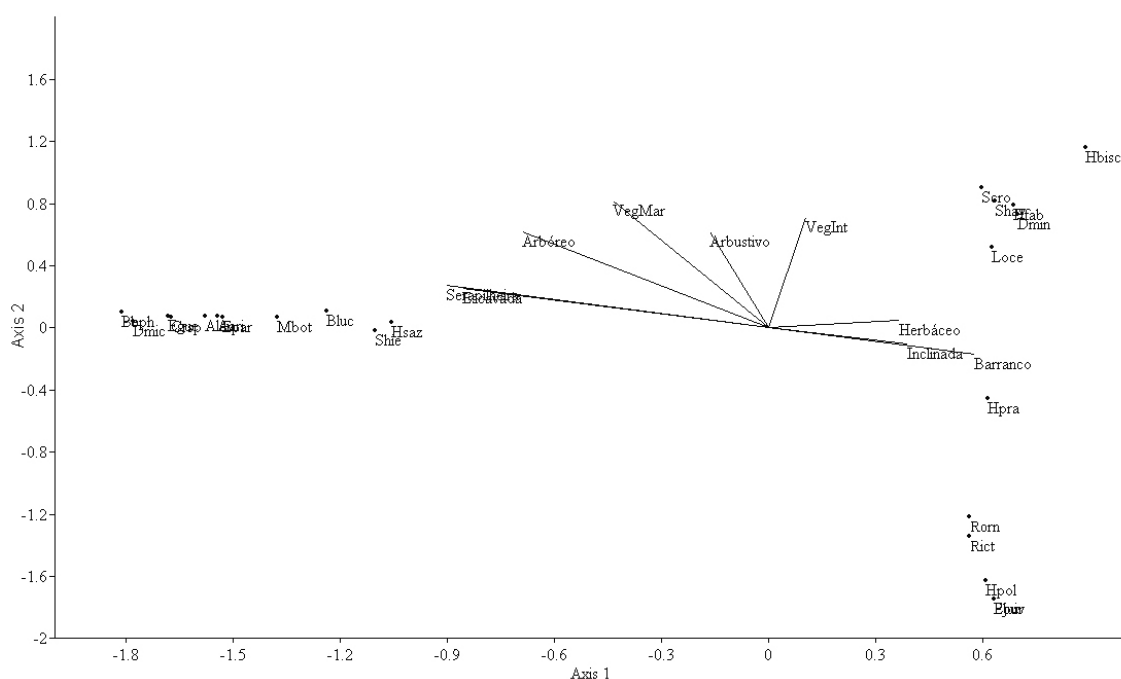


Figura 12. Análise de correlação canônica entre as variáveis estruturais dos sítios de reprodução e o padrão de abundância das espécies de anuros encontradas em Atibaia, SP. Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Beph – *Brachycephalus ephippium*, Bluc – *Bokermannohyla luctuosa*, Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Ejui – *Eleutherodactylus juipoca*, Epar – *Eleutherodactylus parvus*, Rict – *Rhinella iciterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Dmic – *Dendropsophus microps*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Hbis – *Hypsiboas bischoffi*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpol – *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Pbur – *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay – *Scinax hayii*, Shie – *Scinax hiemalis*, Scro – *Scinax crospedospilus*, Crsp – *Crossodactylus sp.*, Hsaz – *Hylodes sazimai*, Mbot – *Megalosia boticariana*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Pcu – *Physalaemus cuvieri*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*.

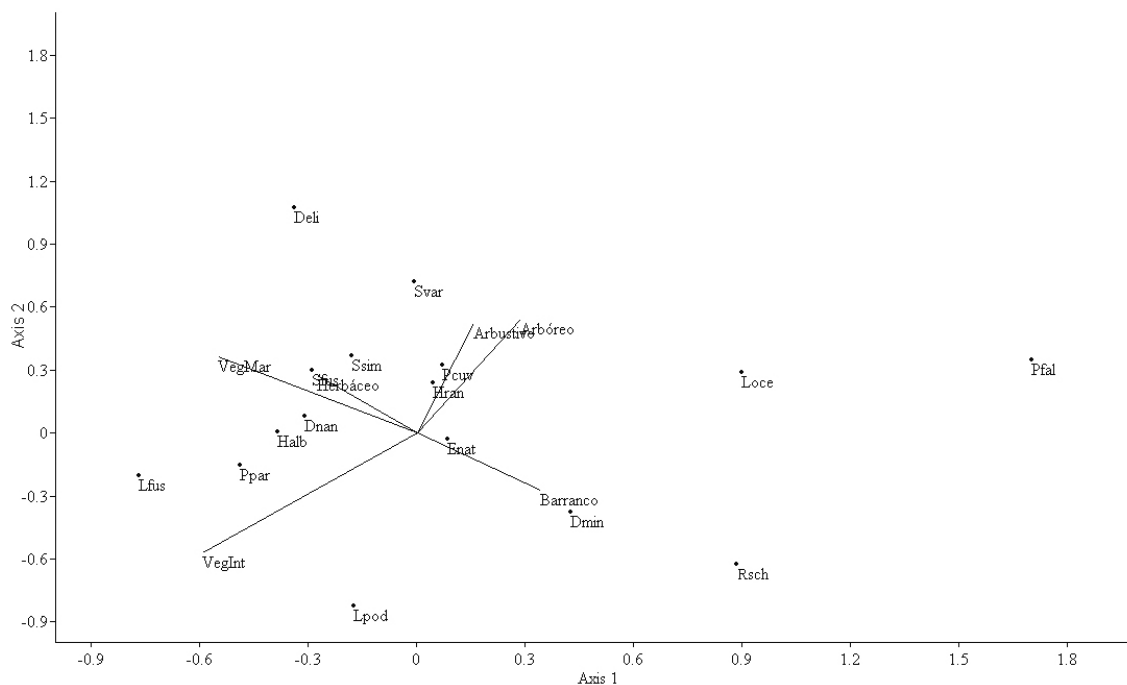


Figura 13. Análise de correlação canônica entre as variáveis estruturais dos sítios de reprodução e o padrão de abundância das espécies de anuros encontradas em Palestina, SP. Rsch – *Rhinella schneideri*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Sfis – *Scinax fuscomarginatus*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Ssim – *Scinax similis*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pcuw – *Physalaemus cuvieri*, Pfal – *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*.

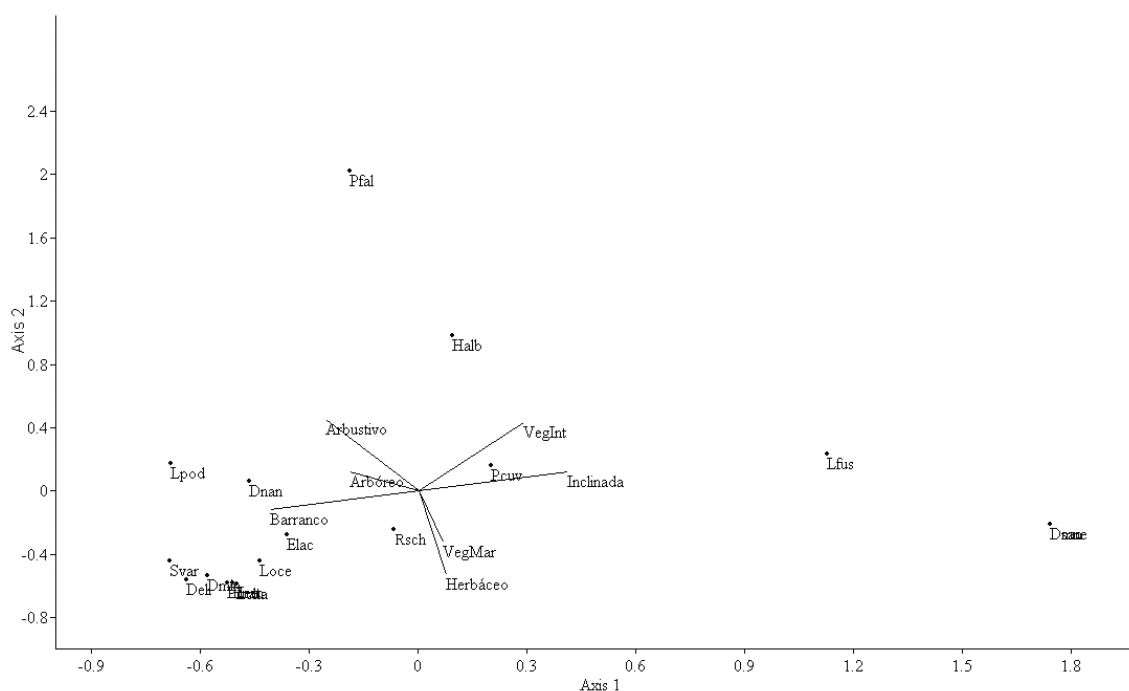


Figura 14. Análise de correlação canônica entre as variáveis estruturais dos sítios de reprodução e o padrão de abundância das espécies de anuros encontradas em Vitória Brasil, SP. Rsch – *Rhinella schneideri*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pcuw – *Physalaemus cuvieri*, Pfal – *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elac – *Elachistocleis* sp.

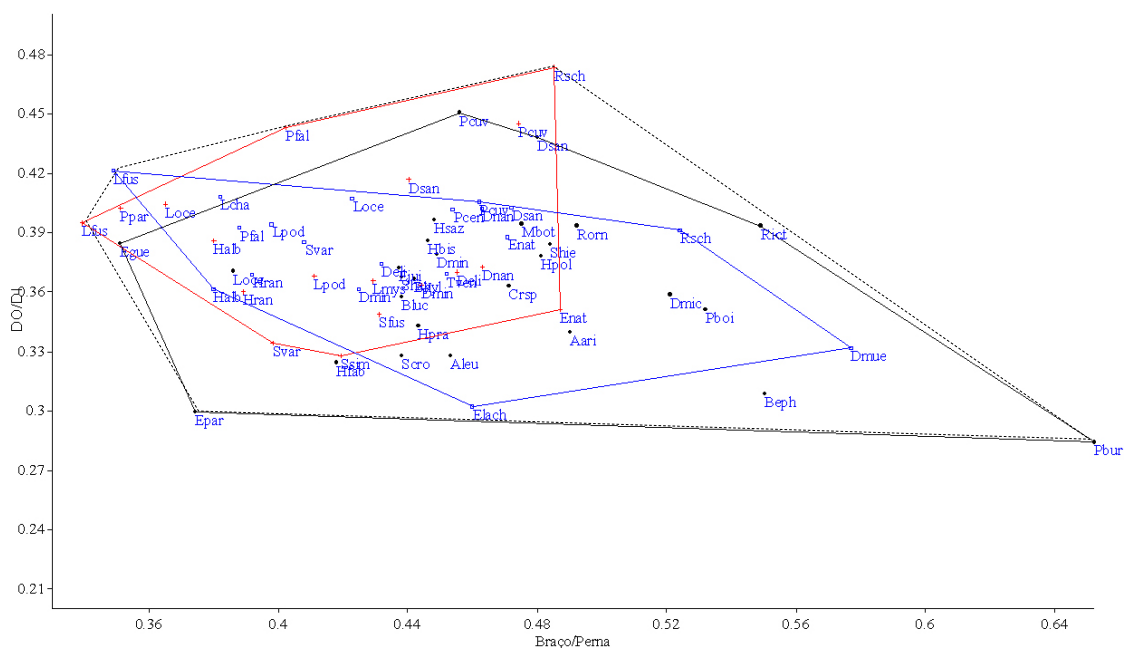


Figura 15. Relação entre os atributos PRO (DO – Diâmetro do olho, DI - Distância Interorbital) e CRM. Em preto – Atibaia (maior cobertura florestal). Em vermelho – Palestina (condição intermediária). Em azul – Vitória Brasil (menor cobertura vegetal). Linha pontilhada representa o espaço morfológico total independente da localidade amostrada. Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Beph – *Brachycephalus ephippium*, Bluc – *Bokermannohyla luctuosa*, Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Ejui – *Eleutherodactylus juipoca*, Epar – *Eleutherodactylus parvus*, Rict – *Rhinella iciterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Rsch – *Rhinella schneideri*, Dmic – *Dendropsophus microps*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Hbis – *Hypsiboas bischoffi*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpol – *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Pbur – *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay – *Scinax hayii*, Shie – *Scinax hiemalis*, Scro – *Scinax crospedospilus*, Crsp – *Crossodactylus sp.*, Hsaz – *Hylodes sazimai*, Mbot – *Megalosia boticariana*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pcu – *Physalaemus cuvieri*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Sfus – *Scinax fuscomarginatus*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Ssim – *Scinax similis*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pfal – *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Dmuc – *Dermatonotus muelleri*, Elac – *Elachistocleis sp.*, Tven – *Trachycephalus venulosus*.

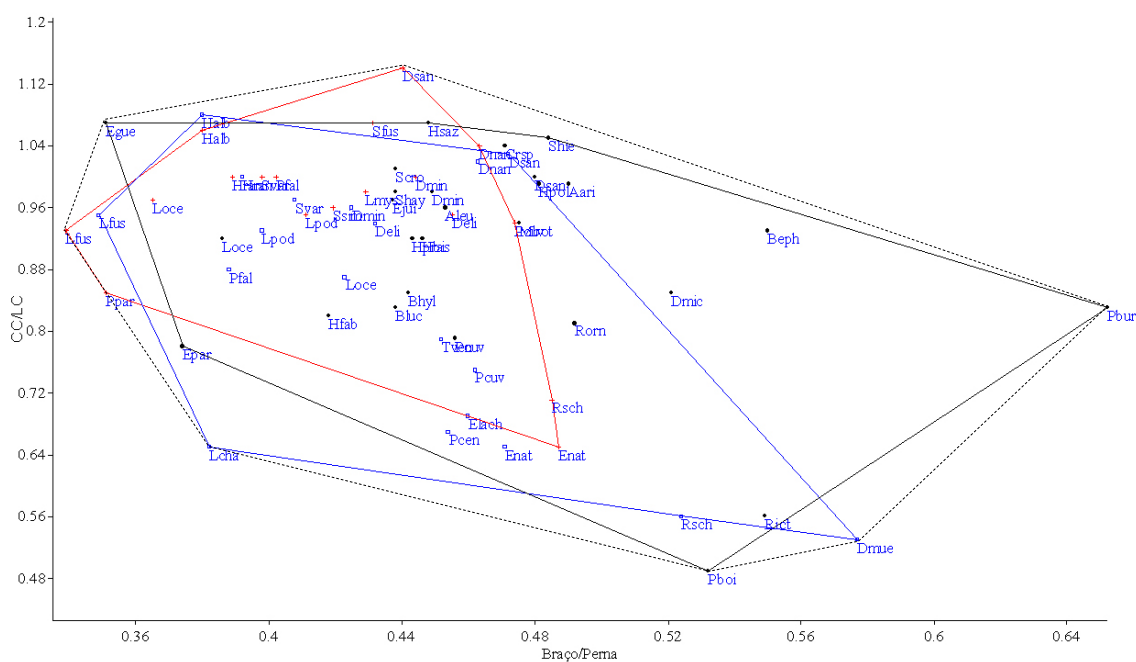


Figura 17. Relação entre os atributos CRM e LRC (CC – comprimento da cabeça, LC – largura da cabeça). Em preto – Atibaia (maior cobertura florestal). Em vermelho – Palestina (condição intermediária). Em azul – Vitória Brasil (menor cobertura vegetal). Linha pontilhada representa o espaço morfológico total independente da localidade amostrada. Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Beph – *Brachycephalus ephippium*, Bluc – *Bokermannohyla luctuosa*, Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Ejui – *Eleutherodactylus juipoca*, Epar – *Eleutherodactylus parvus*, Rict – *Rhinella iciterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Rsch – *Rhinella schneideri*, Dmic – *Dendropsophus microps*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Hbis – *Hypsiboas bischoffi*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpol – *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Pbur – *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay – *Scinax hayii*, Shie – *Scinax hiemalis*, Scro – *Scinax crospeospilus*, Crsp – *Crossodactylus sp.*, Hsaz – *Hylodes sazimai*, Mbot – *Megalosia boticariana*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pcuv – *Physalaemus cuvieri*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmin – *Dendropsophus minutus*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Sfsu – *Scinax fuscomarginatus*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Ssim – *Scinax similis*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Pfal – *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Loce – *Leptodactylus ocellatus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elac – *Elachistocleis sp.*, Tven – *Trachycephalus venulosus*.

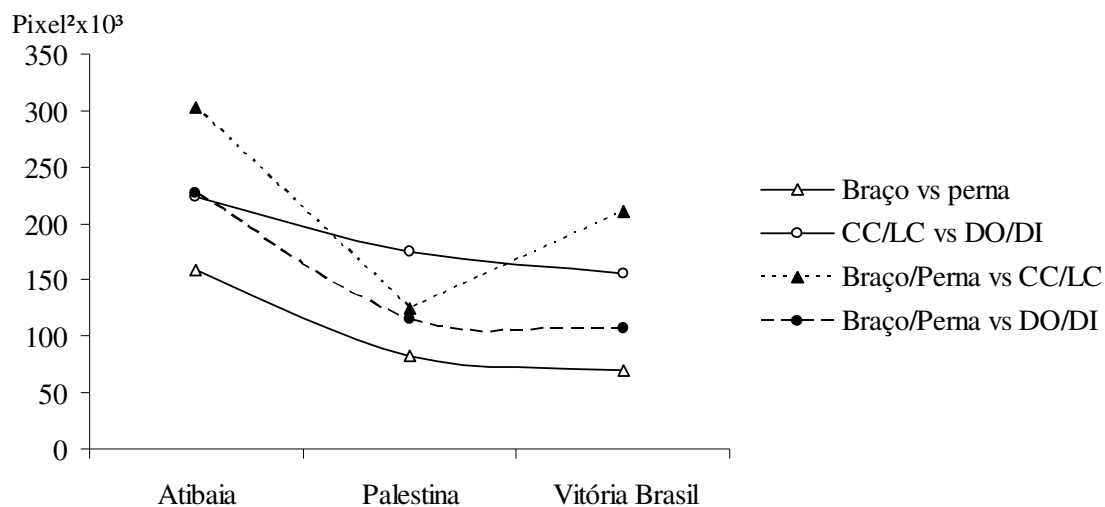


Figura 19. Tamanho da área do polígono convexo para a relação entre os atributos ecomorfológicos analisados.

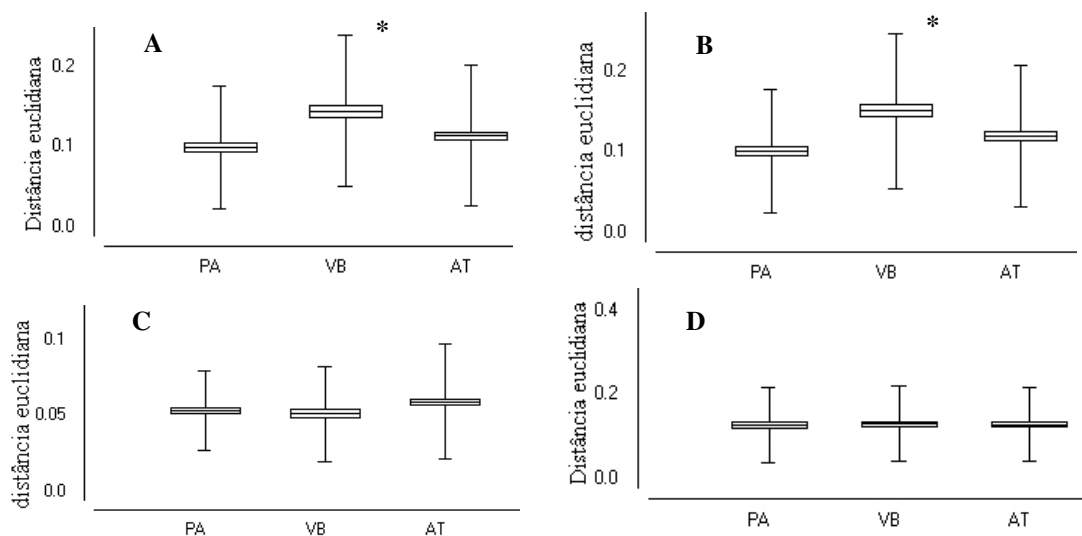


Figura 20. Distância euclidiana média entre os pares de espécie para a relação entre os atributos ecomorfológicos relacionados a alimentação, exploração e locomoção e para a relação entre o comprimento do braço vs o da perna. A) atributo 1 vs atributo 3, B) atributo 2 vs atributo 1; C) atributo 2 vs atributo 3; e D) comprimento do braço vs comprimento da perna. * corresponde à diferença significativa a $p < 0,05$.

Tabela 1. Valores médios por espécie para cada variável morfológica analisada para as três taxocenoses estudadas, padronizadas pelo comprimento total. Comprimento total em milímetros. Para as abreviações das colunas: CRC - comprimento rostro-cloacal, CC - comprimento da cabeça, LC - largura da cabeça, DI - distância interorbital, DIc - distância interocular, DO - distância do olho, DT - diâmetro do tímpano, MA - comprimento da mão, CO - comprimento da coxa, CP - comprimento da perna, PE - comprimento do pé, LB - largura da boca, CB - comprimento do braço, CA - comprimento do antebraço e LM - largura da mão. Para as abreviações das linhas: PA - Palestina, VB - Vitória Brasil, AT - Atibaia, Aleu - *Aplastodiscus leucopygius*, Aari - *Aplastodiscus arildae*, Beph - *Brachycephalus ephippium*, Bluc - *Bokermannohyla luctuosa*, Egue - *Eleutherodactylus guentheri*, Ejui - *Eleutherodactylus juipoca*, Epar - *Eleutherodactylus parvus*, Rict - *Rhinella icterica*, Rom - *Rhinella ornata*, Rsch - *Rhinella schneideri*, Dmic - *Dendropsophus microps*, Dmin - *Dendropsophus minutus*, Hbis - *Hypsiboas bischoffi*, Hfab - *Hypsiboas faber*, Hpol - *Hypsiboas aff. polytaeniis*, Hpra - *Hypsiboas prasinus*, Pbur - *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay - *Scinax hayii*, Shie - *Scinax hiemalis*, Scro - *Scinax crospedospilus*, Ctsp - *Crossodactylus sp.*, Hsaz - *Hylodes sazimai*, Mbot - *Megalosia boticariana*, Pboi - *Proceratophrys boiei*, Peen - *Physalaemus centralis*, Pcuu - *Physalaemus cuvieri*, Deli - *Dendropsophus elianae*, Dmin - *Dendropsophus minutus*, Dnan - *Dendropsophus nanus*, Dsan - *Dendropsophus sanborni*, Halb - *Hypsiboas albopunctatus*, Hran - *Hypsiboas raniceps*, Sfus - *Scinax fuscomarginatus*, Svar - *Scinax fuscovarius*, Ssim - *Scinax similis*, Ppar - *Pseudis paradoxa*, Enat - *Eupemphix nattereri*, Pfal - *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lcha - *Leptodactylus chaquensis*, Lfus - *Leptodactylus fuscus*, Loce - *Leptodactylus ocellatus*, Lpod - *Leptodactylus podicipinus*, Dmue - *Dermatonotus muelleri*, Elac - *Elachistocleis sp.*, Tven - *Trachycephalus venulosus*.

	CRC	CC	LC	LB	DI	DIc	DO	DT	MA	LM	CB	CA	CO	CP	PE	DM	DP
PA																	
<i>Rsch</i>	89	0,248	0,348	0,285	0,294	0,128	0,139	0,060	0,255	0,094	0,124	0,222	0,445	0,388	0,407	?	?
<i>Deli</i>	22,99	0,286	0,300	0,229	0,289	0,090	0,107	0,062	0,280	0,089	0,162	0,174	0,436	0,483	0,434	0,043	0,043
<i>Dmin</i>	20,99	0,313	0,312	0,252	0,314	0,111	0,114	0,067	0,285	0,087	0,180	0,192	0,504	0,531	0,444	0,040	0,040
<i>Dnan</i>	19,92	0,307	0,296	0,221	0,307	0,095	0,114	?	0,274	0,086	0,165	0,167	0,441	0,458	0,412	0,044	0,044
<i>Dsan</i>	17,10	0,339	0,298	0,228	0,316	0,129	0,132	?	0,263	0,073	0,132	0,178	0,442	0,459	0,401	0,047	0,038
<i>Halb</i>	43,83	0,331	0,312	0,255	0,308	0,101	0,119	0,070	0,263	0,070	0,151	0,175	0,542	0,562	0,448	0,034	0,033
<i>Hran</i>	59,44	0,306	0,308	0,249	0,288	0,110	0,104	0,069	0,286	0,083	0,147	0,174	0,556	0,561	0,442	0,042	0,039
<i>Sfus</i>	23,63	0,319	0,298	0,234	0,286	0,105	0,100	0,061	0,254	0,170	0,155	0,162	0,433	0,480	0,413	0,017	0,016
<i>Svar</i>	41,78	0,318	0,319	0,263	0,307	0,090	0,102	0,074	0,257	0,080	0,145	0,177	0,492	0,525	0,437	0,047	0,045
<i>Ssim</i>	33,96	0,312	0,325	0,256	0,302	0,094	0,099	0,077	0,260	0,079	0,137	0,161	0,452	0,464	0,417	0,051	0,048
<i>Enat</i>	38,85	0,218	0,334	0,243	0,289	0,080	0,101	?	0,252	0,085	0,151	0,202	0,424	0,387	0,430	?	?

Tabela 2. Valores médios por espécie para cada variável ecomorfológica analisada para as três taxocenoses estudadas, padronizadas pelo comprimento total. Para as abreviações das colunas: Perna - comprimento da coxa + comprimento da perna + comprimento do pé, Braço - comprimento do braço + comprimento do antebraço + comprimento da mão, CC - comprimento da cabeça, LC - largura da cabeça, DI - distância interorbital e DO - diâmetro do olho. Para as abreviações das linhas: PA - Palestina, VB - Vitória Brasil, AT - Atibaia, Aleu - *Aplastodiscus leucopygius*, Aari - *Aplastodiscus arildae*, Beph - *Brachycephalus ephippium*, Bluc - *Bokermannohyla luctuosa*, Egue - *Eleutherodactylus guentheri*, Ejui - *Eleutherodactylus juipoca*, Epar - *Eleutherodactylus parvus*, Rict - *Rhinella iciterica*, Rorn - *Rhinella ornata*, Rsch - *Rhinella schneideri*, Dmic - *Dendropsophus microps*, Dmin - *Dendropsophus minutus*, Hbis - *Hypsiboas bischoffi*, Hfab - *Hypsiboas faber*, Hpol - *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hpra - *Hypsiboas prasinus*, Pbur - *Phyllomedusa burmeisteri*, Shay - *Scinax hayii*, Shie - *Scinax hiemalis*, Scro - *Scinax crospedospilus*, Crsp - *Crossodactylus sp.*, Hsaz - *Hylodes sazimai*, Mbot - *Megalosia boticariana*, Pboi - *Proceratophrys boiei*, Pcen - *Physalaemus centralis*, Pcuu - *Physalaemus cuvieri*, Deli - *Dendropsophus elianeae*, Dmin - *Dendropsophus minutus*, Dnan - *Dendropsophus nanus*, Dsan - *Dendropsophus sanborni*, Halb - *Hypsiboas albopunctatus*, Hran - *Hypsiboas raniceps*, Sfus - *Scinax fuscomarginatus*, Svar - *Scinax fuscovarius*, Ssim - *Scinax similis*, Ppar - *Pseudis paradoxa*, Enat - *Eupemphix nattereri*, Pfal - *Pseudopaludicola aff. falcipes*, Lcha - *Leptodactylus chaquensis*, Lfus - *Leptodactylus fuscus*, Loce - *Leptodactylus ocellatus*, Lpod - *Leptodactylus podicipinus*, Dmue - *Dermatonotus muelleri*, Elac - *Elachistocleis sp.*, Tven - *Trachycephalus venulosus*.

	Perna	Braço	Braço/Perna	CC/LC	DO/DI
PA					
<i>Rsch</i>	1,239	0,601	0,485	0,713	0,473
<i>Deli</i>	1,352	0,615	0,455	0,953	0,370
<i>Dmin</i>	1,479	0,657	0,444	1,003	0,363
<i>Dnan</i>	1,311	0,607	0,463	1,039	0,373
<i>Dsan</i>	1,301	0,573	0,440	1,137	0,417
<i>Halb</i>	1,551	0,590	0,380	1,063	0,386
<i>Hran</i>	1,560	0,606	0,389	0,996	0,360
<i>Sfus</i>	1,326	0,571	0,431	1,069	0,349
<i>Svar</i>	1,453	0,579	0,398	0,997	0,334
<i>Ssim</i>	1,333	0,558	0,419	0,959	0,328
<i>Enat</i>	1,240	0,604	0,487	0,652	0,351
<i>Pcuu</i>	1,388	0,658	0,474	0,944	0,445
<i>Pfal</i>	1,523	0,612	0,402	1,005	0,443
<i>Ppar</i>	1,845	0,647	0,351	0,851	0,402
<i>Lfus</i>	1,586	0,538	0,339	0,934	0,395
<i>Lmys</i>	1,305	0,560	0,429	0,981	0,365
<i>Loce</i>	1,492	0,545	0,365	0,971	0,404
<i>Lpod</i>	1,430	0,588	0,411	0,947	0,368
VB					
<i>Rsch</i>	1,220	0,639	0,524	0,563	0,391
<i>Deli</i>	1,439	0,621	0,432	0,938	0,374
<i>Dmin</i>	1,527	0,650	0,425	0,960	0,361

Cont.					
<i>Dnan</i>	1,368	0,634	0,463	1,024	0,402
<i>Dsan</i>	1,303	0,616	0,472	1,031	0,402
<i>Halb</i>	1,505	0,572	0,380	1,078	0,361
<i>Hran</i>	1,486	0,583	0,392	0,999	0,369
<i>Svar</i>	1,476	0,602	0,408	0,967	0,385
<i>Tven</i>	1,311	0,592	0,452	0,790	0,369
<i>Enat</i>	1,250	0,589	0,471	0,653	0,388
<i>Pcen</i>	1,315	0,597	0,454	0,673	0,401
<i>Pcuv</i>	1,432	0,661	0,462	0,752	0,405
<i>Pfal</i>	1,559	0,605	0,388	0,876	0,392
<i>Lcha</i>	1,460	0,558	0,382	0,647	0,408
<i>Lfus</i>	1,513	0,528	0,349	0,949	0,421
<i>Lpod</i>	1,493	0,594	0,398	0,933	0,394
<i>Loce</i>	1,542	0,653	0,423	0,869	0,407
<i>Dmue</i>	1,022	0,590	0,577	0,533	0,331
<i>Elach</i>	1,107	0,509	0,460	0,692	0,302
AT					
<i>Aari</i>	1,402	0,687	0,490	0,990	0,340
<i>Aleu</i>	1,391	0,631	0,453	0,959	0,328
<i>Bhyl</i>	1,520	0,672	0,442	0,851	0,366
<i>Bluc</i>	1,462	0,640	0,438	0,833	0,357
<i>Rict</i>	1,219	0,669	0,549	0,563	0,393
<i>Rorn</i>	1,380	0,680	0,492	0,810	0,393
<i>Crsp</i>	1,583	0,745	0,471	1,036	0,363
<i>Dmic</i>	1,320	0,687	0,521	0,848	0,358
<i>Dmin</i>	1,436	0,644	0,449	0,984	0,379
<i>Dsan</i>	1,335	0,641	0,480	0,997	0,438
<i>Hbis</i>	1,575	0,702	0,446	0,918	0,386
<i>Hfab</i>	1,540	0,644	0,418	0,816	0,324
<i>Hpol</i>	1,385	0,666	0,481	0,993	0,378
<i>Hpra</i>	1,460	0,646	0,443	0,922	0,342
<i>Hsaz</i>	1,604	0,719	0,448	1,068	0,396
<i>Mbot</i>	1,511	0,717	0,475	0,942	0,394
<i>Pboi</i>	1,234	0,656	0,532	0,487	0,351
<i>Pbur</i>	1,121	0,731	0,652	0,834	0,284
<i>Pcuv</i>	1,460	0,666	0,456	0,793	0,450
<i>Scro</i>	1,440	0,631	0,438	1,012	0,328
<i>Shie</i>	1,457	0,705	0,484	1,050	0,384
<i>Shay</i>	1,415	0,620	0,438	0,981	0,368
<i>Beph</i>	1,158	0,637	0,550	0,933	0,308
<i>Egue</i>	1,866	0,655	0,351	1,072	0,384
<i>Ejui</i>	1,524	0,666	0,437	0,967	0,372
<i>Epar</i>	1,590	0,594	0,374	0,780	0,300
<i>Loce</i>	1,504	0,580	0,386	0,918	0,370

Capítulo 3

RESTRIÇÕES ECOLÓGICAS NO CANTO DE ANÚNCIO DE ANFÍBIOS

ANUROS: UMA ABORDAGEM POR MODELOS NULOS

3.1. RESUMO

A produção de sinais sonoros para a comunicação em anuros está sujeita a uma série de restrições biológicas e físicas, mas, apesar da importância ecológica do canto de anúncio na atividade reprodutiva em anuros, e.g. interações agonísticas e oportunidade de seleção dos machos pela fêmea, nenhuma restrição ecológica foi demonstrada. Neste estudo, avaliamos a partilha acústica em três comunidades de anfíbios anuros em função de características espectrais e temporais do canto de anúncio e investigamos, por meio de modelos nulos, se a relação entre o comprimento total e a frequência dominante do canto pode apresentar alguma restrição ocasionada por fatores ecológicos. Em um extremo da relação entre o tamanho corporal e a frequência fundamental do canto de anúncio parece não haver a influência de fatores ecológicos, já que não houve tendência de espécies de maior porte emitirem sons mais graves do que o esperado pelos modelos nulos. Entretanto, no outro extremo da relação foi encontrada uma tendência a espécies de pequeno porte produzirem sons de frequência mais alta do que o esperado ao acaso, o que aumentaria a eficiência da comunicação a curtas distâncias. Como espécies de menor porte apresentam maior abundância populacional, os cantos mais agudos permitem um menor espaçamento entre os sítios de vocalização, possivelmente diminuindo a frequência das interações agonísticas entre machos em grandes agregações.

3.2. INTRODUÇÃO

A comunicação animal envolve a troca de informação entre um emissor e um receptor na forma de um sinal (Bee et al. 1999). Os sinais mais comuns da comunicação animal são relacionados a atração do parceiro reprodutivo e têm a função de identificar a espécie do emissor, sexo e estado reprodutivo aos indivíduos co-específicos (Wilczynski & Chu 2001). O canto de anúncio em anuros é uma das atividades com maior gasto energético registrado entre os vertebrados ectotérmicos (Taigen et al. 1985, Prestwich et al. 1989, Wells & Taigen 1989). Anuros em atividade de vocalização apresentam atividade metabólica de 10 a 25 vezes acima da atividade metabólica basal, apresentando uma relação positiva entre a taxa metabólica e a taxa de vocalização (Pough et al. 2001). Além disso, um anuro macho em atividade de vocalização pode emitir sinais sonoros a cada poucos segundos, durante várias horas, durante a noite e

retornar ao sítio reprodutivo noite após noite (Pough et al. 2001). Tal investimento justifica-se porque, de modo geral, as fêmeas de anuros escolhem seus parceiros com base em uma ou mais características do som (Pough et al. 2001, Wells & Taigen 1989). Como durante eventos de reprodução o número de machos é usualmente maior que o número de fêmeas, apenas alguns poucos machos conseguem reproduzir, de modo que o sucesso reprodutivo do indivíduo depende principalmente de sua atividade de vocalização (Pough et al. 2001).

Como o macho de anuro não pode prever a chegada da fêmea no coro reprodutivo, a atividade de vocalização é realizada de maneira contínua durante o turno reprodutivo (Haddad 1995, Gerhardt 1994). Essa redundância acústica proporciona a sobreposição dos sinais sonoros entre indivíduos co-específicos e de outras espécies de anuros que utilizem o mesmo sítio reprodutivo (Haddad 1995). Características temporais e espectrais do canto de anúncio reduzem a sobreposição do sinal sonoro em taxocenoses de anuros, permitindo a partilha do espaço acústico (Pombal 1997, Cardoso & Vielliard 1990).

Entretanto, a produção de sinais sonoros para a comunicação em anuros está sujeita a uma série de restrições biológicas e físicas (Pough et al. 2001, Castellano & Giacoma 1998). Por exemplo, animais maiores podem produzir sons em frequências mais baixas e assim propagar o sinal sonoro a maiores distâncias e características como taxa de repetição e duração do canto são dependentes da temperatura (Gerhardt 1994, Ryan & Keddy-Hector 1992). Entretanto, apesar da importância ecológica do canto de anúncio na atividade reprodutiva em anuros, nenhuma restrição ecológica foi demonstrada. Embora a frequência dominante do canto de anúncio em anuros apresente uma correlação negativa com o comprimento rostro-cloacal, essa relação ocorre em função de características morfológicas e não ecológicas (Castellano & Giacoma 1998). No presente estudo, avaliamos a partilha acústica em três comunidades de anfíbios anuros em função de características espectrais e temporais do canto de anúncio de machos em atividade de vocalização, e procuramos verificar se a relação entre o comprimento total dos machos e a frequência dominante do canto apresenta restrições ecológicas ou é função de características anatômicas.

3.3. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido em três municípios do Estado de São Paulo. Em cada localidade foram selecionados três ambientes utilizados pelos anfíbios anuros como sítios de reprodução: um açude semi-permanente, um brejo temporário e um brejo permanente associado a córrego, todos em matriz de pastagem, em Vitória Brasil, SP; um açude permanente em matriz de pastagem, um açude permanente em área de conexão entre pastagem e mata ciliar e um açude temporário associado a mata ciliar em Palestina, SP; e um córrego no interior da mata, um açude permanente em área de recuperação inicial e um açude permanente em área de recuperação intermediária em Atibaia, SP. O canto de anúncio de cada espécie em atividade reprodutiva foi registrado individualmente com gravador portátil (Marantz PMD 2222) acoplado a um microfone semidirecional de baixa impedância (Senheiser P66), posicionados a uma distância de 0,5 a 1,5m do indivíduo em atividade de vocalização. O espaço acústico total utilizado e a sobreposição das espécies no uso do espaço acústico foram inferidos por meio de uma Análise dos Componentes Principais (ACP), com base nas frequências fundamentais, mínimas e máximas, número de pulsos, notas e harmônicos e duração do canto. A ACP é um método geométrico que resume um grande volume de dados, de modo que eles possam ser representados em um único espaço bidimensional (Legendre & Legendre 1998). Podemos também interpretar o resultado desta análise como uma visualização do nicho multidimensional das espécies segundo características da matriz de dados originais (vocalização). Esta análise foi realizada com o auxílio do software Past ver. 1.35 (Hammer et al. 2001) e as gravações foram catalogadas e arquivadas para constituir uma coleção de sons, que poderão ser comparadas aos registros de outras coleções já existentes.

Para testar se existe alguma restrição ecológica entre a frequência fundamental do canto de anúncio de anuros e o comprimento total foi verificado se existe diferença entre o padrão de dispersão das espécies em função da relação destas duas variáveis (frequência fundamental e comprimento total) com um padrão gerado ao acaso, pela aleatorização da matriz de dados originais (modelo nulo). O índice de dispersão é calculado dividindo-se o espaço bivariado em quatro quadrantes, baseado nos pontos medianos das duas variáveis (Gotteli & Entsminger 2004). Este método testa apenas se existe uma agregação das espécies no espaço bidimensional, não assumindo

previamente uma “forma” para a relação (Gotteli & Entsminger 2004). É então comparado o número de pontos que ocorrem em cada quadrante e a variância entre esses quatro números é uma estimativa do índice de dispersão dos pontos (espécies) nesse espaço bidimensional (Gotteli & Entsminger 2004). Se não houver diferença entre a variância dos dados originais e a variância média do conjunto de matrizes aleatorizadas (modelo nulo), conclui-se que os pontos estão aleatoriamente distribuídos neste espaço. Se a variância observada for significativamente maior ou menor que a variância do modelo nulo, conclui-se que os pontos estão respectivamente distribuídos de forma mais agregada ou espaçada do que o esperado ao acaso (Gotteli & Entsminger 2004). No caso de uma dispersão mais agregada do que o esperado ao acaso, é possível verificar se essas variáveis estão relacionadas de modo funcional, havendo partes do espaço bivariado que não são ocupados por pontos, definindo uma “área de limite ecológico”, ou funcional, poligonal. Nessa área, o limite superior direito estaria associado à probabilidade de ocorrência de espécies de grande porte que possuem cantos de anúncio com alta frequência fundamental. É possível definir essa área de restrição ecológica com base nos pontos máximos, mínimos e medianos das duas variáveis (Gotteli & Entsminger 2004). Em seguida, o número de pontos dentro ou fora dessa área é registrado e comparado ao modelo nulo, gerado pela aleatorização da matriz original. Caso o número de pontos (espécies) dentro da área de limite ecológico seja significativamente maior do que o previsto pelo modelo nulo é plausível a existência de limitações ecológicas na relação entre as variáveis testadas.

Para estes testes, foram realizadas 1000 aleatorizações da matriz de dados originais e todos os cálculos realizados com o auxílio do software EcoSim v. 7.72 (Gotelli & Entsminger 2004).

Para verificar se a relação entre o comprimento total e a frequência fundamental do canto de anúncio é devida a uma restrição morfológica ou ecológica, os procedimentos descritos acima foram realizados com base em duas matrizes: uma com os valores brutos de frequência dominante e a outra com os valores de frequência dominante corrigidos pelo efeito do tamanho, para remover efeitos morfológicos na modulação da frequência fundamental. Para a correção da frequência dominante em função do tamanho foi realizada uma análise de regressão linear entre estas duas variáveis, cuja relação resultante pode ser expressa pela equação: $y = xa+b$, onde: y é a

freqüência dominante, x o tamanho, a é uma constante que representa o valor de y quando x é igual a zero e b é o coeficiente de regressão, que determina a inclinação da reta. Depois calculamos a distância vertical de cada ponto até a linha de regressão. Essa distância é o resíduo da regressão (Motulsky & Christopoulos 2004) e corresponde a quantidade de variação que não pode ser explicada pelo modelo. No presente estudo, utilizamos o resíduo como a quantidade de variação entre a freqüência fundamental do canto de anúncio das espécies de anfíbios anuros que não pode ser explicada apenas pelo tamanho dos indivíduos e assumimos que qualquer padrão existente na relação entre os resíduos e o comprimento total deve ser resultante de pressões ecológicas.

3.4. RESULTADOS

Uso do espaço acústico

A segregação entre as espécies de anfíbios anuros no uso do espaço acústico para as localidades estudadas pode ser explicada por três características do canto de anúncio: freqüência fundamental, freqüência máxima e freqüência dominante (figs. 1, 2 e 3). Em função destas três características, três guildas foram caracterizadas em Atibaia: guilda 1: espécies de banda larga (*Aplastodiscus leucopygius*, *Scinax crospedospilus* e *S. hayii*) – espécies cujo canto de anúncio em banda larga, ocupa uma ampla faixa do espectro de freqüência (fig. 4); guilda 2: sopranos (*Hylodes sazimai*, *Hypsiboas* aff. *polytaenius* e *Eleutherodactylus guentheri*) – espécies cujo canto de anúncio ocupa uma menor faixa no espectro de freqüência agudo do espaço acústico, i.e., freqüências altas (fig. 5); e guilda 3: barítonos (*Rhinella ornata*, *Rhinella icterica*, *Hypsiboas prasinus*, *Hypsiboas faber* e *Proceratophrys boiei*) – espécies cujo canto de anúncio ocupa uma menor faixa de freqüência, no espectro grave do espaço acústico, i.e., freqüências baixas (fig. 6). *Aplastodiscus arildae*, *Dendropsophus minutus* e *Hypsiboas albopunctatus* apresentaram características intermediárias entre as guildas acima descritas, não sendo associadas a nenhuma guilda específica. Por exemplo, o canto de anúncio de *H. albopunctatus* ocupa uma banda de freqüência relativamente mais larga que a dos sopranos e barítonos, mas mais estreita em relação as espécies de banda larga, enquanto que o canto de *D. minutus* ocupa uma faixa pequena do espectro de freqüência, mas não tão agudo quanto as espécies sopranas.

Tanto em Palestina quanto em Vitória Brasil, as guildas formadas foram definidas de acordo com os mesmos critérios utilizados para a definição das guildas encontradas em Atibaia. As espécies de banda larga em Palestina são *Hypsiboas raniceps*, *Physalaemus cuvieri* e *P. centralis*, enquanto que em Vitória Brasil esta guilda foi representada por *Hypsiboas albopunctatus*, *Leptodactylus fuscus* e *Physalaemus cuvieri*. Os sopranos são representados por *Dendropsophus nanus*, *D. elianae* e *Pseudopaludicola* aff. *falcipes*, em Palestina, e *Dendropsophus nanus*, *D. elianae*, *D. sanborni* e *Elachistocleis* sp., em Vitória Brasil, e os barítonos por *Eupemphix nattereri*, *Leptodactylus mystaceus* e *Scinax fuscovarius*, em Palestina, e *Eupemphix nattereri*, *Leptodactylus chaquensis* e *Scinax fuscovarius*, em Vitória Brasil. Espécies com características intermediárias entre estas guildas também foram consideradas para Palestina e Vitória Brasil: *Leptodactylus podicipinus*, *L. mystacinus* em ambas as localidades, *Pseudis paradoxa*, apenas Palestina, e *Dermatonotus muelleri*, apenas em Vitória Brasil.

É interessante observar que nas situações em que uma mesma espécie foi encontrada em mais de uma localidade, esta espécie foi classificada na mesma guilda, indicando que há pouca ou nenhuma variação interpopulacional para estas três características espectrais. Uma única exceção ocorreu com *H. albopunctatus* em Atibaia, onde o canto de anúncio desta espécie foi considerado com características intermediárias entre espécies de banda larga e barítonos, e Vitória Brasil, onde a espécie foi associada às espécies de banda larga. Mesmo quando as três taxocenoses foram analisadas em conjunto, o canto de anúncio destas duas populações apresentaram diferenças nas frequências dominantes, fundamentais e máximas (fig. 7).

Ainda considerando todas as espécies estudadas como um único conjunto de amostras, foi possível perceber uma segregação entre as espécies de banda larga de Atibaia com as espécies de banda larga de Palestina e Vitória Brasil (fig. 7). As espécies encontradas em Atibaia utilizam uma banda muito maior do espectro de frequência quando comparadas as espécies das demais localidades estudadas. Como consequência, quando comparadas às espécies que compõem o grupo 1 em Palestina e Vitória Brasil com as espécies de banda larga de Atibaia, estas espécies apresentam características de canto mais similares aos barítonos do que com as espécies de banda larga.

Limitações ecológicas relacionadas ao comprimento total dos anuros: relações com a frequência fundamental do canto de anúncio

A correlação entre o tamanho corporal e a frequência fundamental do canto de anúncio das espécies estudadas foi significativamente diferente do esperado ao acaso (fig. 8A e B, tab. 1) e as espécies apresentaram uma tendência a se agruparem no quadrante inferior esquerdo (fig. 9A e B, tab. 1). Desta maneira, é possível observar uma área de restrição para a relação entre tamanho corporal e frequência fundamental do canto de anúncio, representada pela ausência de observações no quadrante superior direito quando comparado com a distribuição esperada ao acaso (fig. 9B). Isso demonstra que apesar de ser esperado encontrar ao acaso espécies de anuros de grande porte com o canto de anúncio com altas frequências fundamentais, isto não ocorre na natureza. Tanto o número de observações na área prevista pela relação comprimento total e frequência fundamental, quanto a distância destas observações do limite da área prevista é significativamente maior do que o esperado pelo acaso (fig. 9A e B, tab. 1). Entretanto, essa área de restrição pode ser decorrente de efeitos tanto morfológicos quanto ecológicos.

Quando removemos a influência da morfologia na produção de som, a relação entre o comprimento total e a frequência fundamental do canto de anúncio perde a linearidade e tanto a correlação entre estas duas grandezas (fig. 8C), quanto a dispersão das observações no espaço amostral (fig. 9C) não mais diferem da distribuição esperada ao acaso (figs. 8D e 9D, tab. 1). Entretanto, ainda existe uma maior quantidade de observações dentro da área prevista pela relação comprimento total – frequência fundamental do que o esperado pelo modelo nulo (tab. 1) e é possível observar na figura 8D uma maior agregação das observações no quadrante superior esquerdo. Isto sugere que, apesar dos anuros de grande porte não emitirem o canto de anúncio numa frequência mais grave do que seria esperado sem o efeito da morfologia, os anuros de pequeno porte parecem emitir o canto de anúncio numa frequência mais aguda do que o esperado. Quando comparamos esta tendência com o modelo nulo (fig. 10), o padrão observado apresenta uma quantidade significativamente maior de observações de anuros de pequeno porte que apresentaram canto de anúncio mais agudo do que o esperado, mesmo quando removido o efeito da morfologia na produção do som (tab. 1).

3.5. DISCUSSÃO

Diversos componentes do canto, como a taxa de repetição, são importantes para o reconhecimento específico (Schwartz 1987, Gerhardt 1994), entretanto, no presente estudo apenas características espectrais foram importantes para a partilha do espaço acústico nas taxocenoses estudadas. Para as espécies de anuros onde o canto oferece oportunidade de seleção de machos pelas fêmeas, é observado um desvio a favor de sinais acima da média da espécie ou até mesmo supernormais quando consideradas as propriedades temporais do canto de anúncio, especialmente a taxa de repetição (Ryan & Kaddy-Hector 1992). Entretanto, as fêmeas são conservadoras na escolha dos sinais espectrais, em particular a frequência dominante, havendo uma preferência para a banda de frequência média da espécie (Castellano & Giacoma 1998, Ryan & Kaddy-Hector 1992). Isto ocorre porque há uma relação entre a banda de frequência média do canto de anúncio com a banda de frequência de maior estimulação do sistema auditivo (Gerhardt & Schwartz 2001), o que permite a detecção de sinais de co-específicos contra um ambiente de ruído em banda larga (Gerhardt 1994, Drewry & Rand 1983).

Quando existe seleção de machos pelas fêmeas, estas selecionam cantos que divergem da frequência média para frequências baixas, mas não cantos que divergem para frequências altas (Ryan & Kaddy-Hector 1992). Este tipo de preferência é possível porque ocorrem pequenas variações na sensibilidade da frequência média do sistema auditivo com a frequência média do canto de anúncio dos machos em uma mesma população (Gerhardt & Schwartz 2001). Mas estas diferenças parecem ser mais relevantes para as relações intra-específicas do que relações interespecíficas. Por exemplo, em uma população, essa variação na sensibilidade do sistema auditivo pode indicar uma preferência da fêmea por machos de tamanho corporal maior, mas ao nível da comunidade, essa variação não é grande o suficiente para promover sobreposição no uso do espaço acústico, considerando os componentes espectrais do canto de anúncio.

Há evidências que, em determinadas situações sociais, os machos possam alterar as características espectrais do canto. Por exemplo, em algumas espécies os machos podem aumentar ou diminuir a frequência dominante do canto territorial durante interações agonísticas entre machos competidores (Lopez et al. 1988, Bee et al. 1999, Bee et al. 2000, Bee & Bowling 2002). Desta maneira, é possível que machos também possam ajustar a frequência fundamental do canto de anúncio em função da amplitude

do espectro de frequência poluído por ruído ambiental. Entre as guildas estabelecidas em função das características espectrais do canto de anúncio, as espécies de banda larga podem ser mais aptas a este tipo de ajuste que as espécies barítonas e sopranas, que são mais especializadas no uso do espaço acústico.

A relação entre a frequência do som produzido e o tamanho corporal já era conhecida para anfíbios anuros e mesmo para outros grupos animais, como mamíferos e aves (Reby & McComb 2003, Castellano & Giacoma 1998, Castellano et al. 1999, Fitch 1997, Fitch 1998). No presente estudo, quando removido o efeito da morfologia sobre a frequência fundamental do canto de anúncio, a relação entre tamanho e produção de som não diferiu do modelo nulo. Isto sugere que em anuros essa relação é aparentemente resultado de uma restrição morfológica (Castellano & Giacoma 1998, Martin 1972). Apesar de oferecer oportunidades de seleção sexual (Ryan & Kaddy-Hector 1992), a relação entre o tamanho corporal e a frequência fundamental do canto parece não sofrer a influência de fatores ecológicos, já que não houve tendência de espécies de maior porte emitirem sons mais graves do que o esperado ao acaso. Entretanto, para o outro extremo, nas taxocenoses estudadas parece haver alguma pressão ecológica que resulta em espécies de pequeno porte produzindo sons com frequência mais alta do que o esperado ao acaso. O significado biológico desta observação é de difícil interpretação. Sons de alta frequência geralmente têm propagação de menor alcance do que os de baixa frequência e são mais propensos a sofrerem os efeitos da atenuação e da reverberação (Gerhardt 1994). Produzindo sons mais agudos do que o esperado, essas espécies seriam mais eficientes na comunicação a curtas distâncias. Como espécies de menor porte apresentam maior abundância populacional, os cantos mais agudos, por possuírem menor alcance, permitem um menor espaçamento entre os sítios de vocalização, diminuindo as interações agonísticas entre machos em grandes agregações. Além disso, a comunicação a curta distância pode ter um papel importante na seleção dos machos pelas fêmeas, após sua aproximação dos corpos d'água.

3.6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bee MA, Bowling AC (2002) Socially Mediated Pitch Alteration by Territorial Male Bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Journal of Herpetology* 36(1):140-143.
- Bee MA, Perrill SA, Owen P (1999) Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45:177-184.
- Bee MA, Perrill SA, Owen PC (2000) Male green frogs lower the pitch of acoustical signal in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral Ecology* 11(2):169-177.
- Cardoso AJ, Vielliard J (1990) Vocalizações de anfíbios anuros de um ambiente aberto, em Cruzeiro do Sul, Estado do Acre. *Rev. Bras. Biol.* 50:229-242.
- Castellano S, Giacoma C (1998) Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. *Animal Behaviour* 56(2):275-287.
- Castellano S, Rosso A, Doglio S, Giacoma C (1999) Body size and calling variation in the green toad (*Bufo viridis*). *J. Zool. Lond.* 248:83-90.
- Drewry GE, Rand AS (1983) Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia* 1983:941-953.
- Fitch WT (1997) Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in *Rhesus* macaques. *J. Acoust. Soc. Am.* 102 (2):1213-1222.
- Fitch WT (1999) Acoustic exaggeration of size in birds via tracheal elongation: comparative and theoretical analyses. *J. Zool., Lond.* 248:31-48.
- Gerhardt HC (1994) The evolution of vocalization in frogs and toads. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25:293-324.
- Gerhardt HC, Schwartz JJ (2001) Auditory tuning and frequency preferences in anurans. In: Ryan M (ed.) *Anuran communication*. Smithsonian Institution Press: 73-85.
- Gotelli N.J, Entsminger GL (2004) EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Haddad CFB (1995) Comunicação em anuros (Amphibia). *Anais de Etologia* 13:116-132.
- Hammer Ø, Ryan PD (2001) Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontological Electronica* 4(1):9pp

- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical ecology. Second English Edition. Elsevier, Amsterdam.
- Lopez PT, Narins PM, Lewis ER, Moore SW (1988) Acoustically-induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. Anim. Behav. 36:1295-1308.
- Motulsky H, Christopoulos AC (2004) Fitting models to biological data using linear and nonlinear regression: a practical guide to curve fitting. Oxford University Press. 351 pp.
- Pombal JP (1997) Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. Rev. Bras. Biol. 57(1):583-594.
- Pough FH, Andrews RM, Cadle JE, Crump ML, Savitzky AH, Wells K (2001) Herpetology. 2° Ed. Prentice Hall. 610pp.
- Prestwich K, Brugger K, Topping M (1989) Energy and communication in three species of hylid frogs: power input, power output and efficiency. Journal of Experimental Biology 144:53-80.
- Reby B, McComb K (2003) Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. Animal Behaviour 65:519-530.
- Ryan, M, Keddy-Hector A (1992) Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. The American Naturalist 139(supl.):4-35.
- Schwartz JJ (1987) The importance of spectral and temporal properties in species and call recognition in a neotropical treefrog with a complex vocal repertoire. Anim. Behav. 35:340-347.
- Taigen T, Wells K, Marsh R (1985) The enzymatic basis of high metabolic rates in calling frogs. Physiological zoology 58:719-727.
- Wells K, Taigen T (1989) Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. Behavioral Ecology and Sociobiology 25:13-22.
- Wilczynsky W, Chu J(2001) Acoustic communication, endocrine control, and the neurochemical systems of the brain. In: Ryan M (ed.) Anuran communication. Smithsonian Institution Press: 23-35.

3.7. FIGURAS E TABELAS

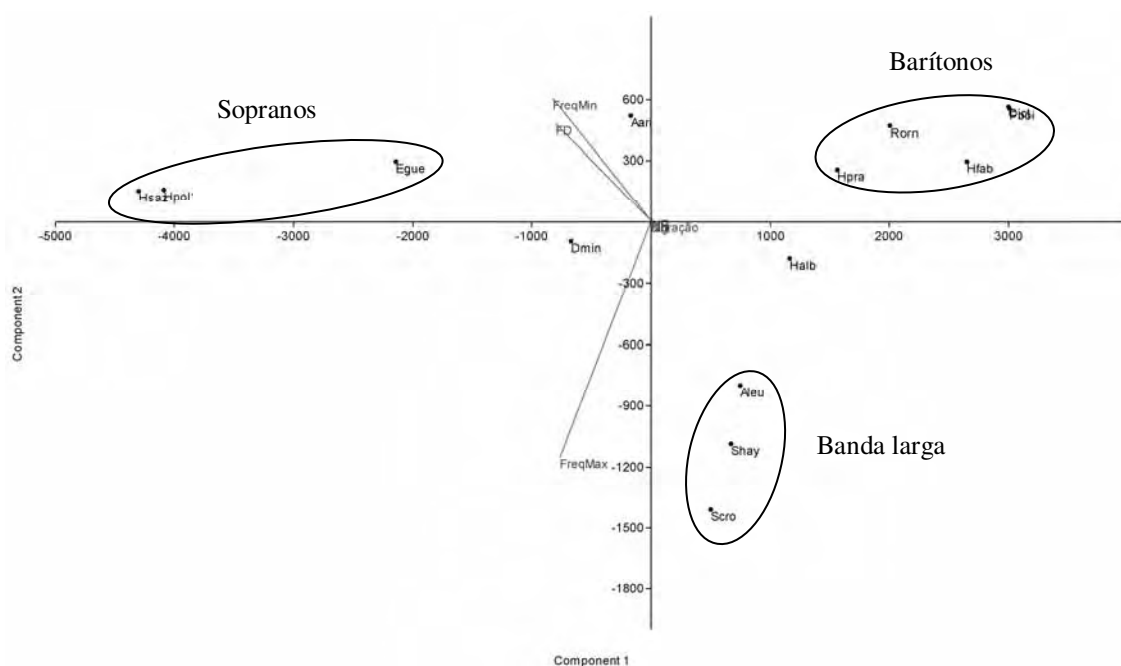


Figura 1. Análise de componentes principais para as características do canto de anúncio dos machos de Atibaia. Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Rict – *Rhinella icterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Hpol – *Hypsiboas aff. polytaenius*, Hsaz – *Hylodes sazimai*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Shay – *Scinax hayii*, Scro – *Scinax crospedospilus*.

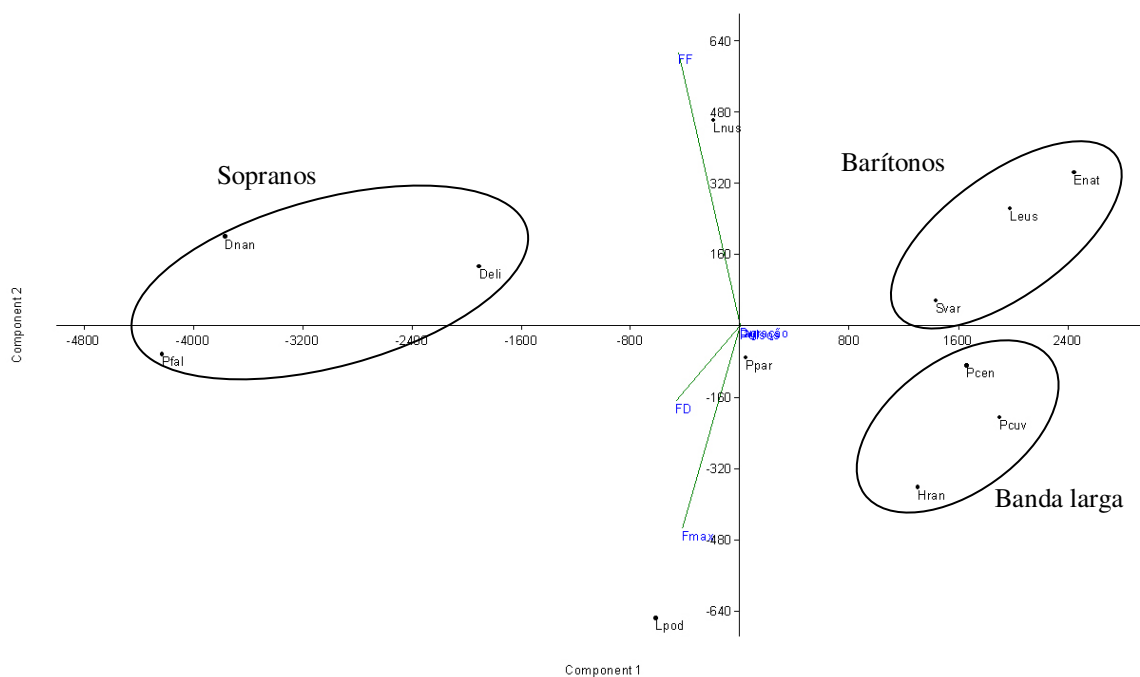


Figura 2. Análise de componentes principais para as características do canto de anúncio dos machos de Palestina. Deli – *Dendropsophus elianae*, Dnan - *Dendropsophus nanus*, Enat - *Eupemphix nattereri*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Leus – *Leptodactylus mystaceus*, Lmys – *Leptodactylus mystacinus*, Pcen – *Physalaemus centralis*, Pcuu – *Physalaemus cuvieri*, Ppar – *Pseudis paradoxa*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Pfal – *Pseudopaulidcola aff. falcipes*.

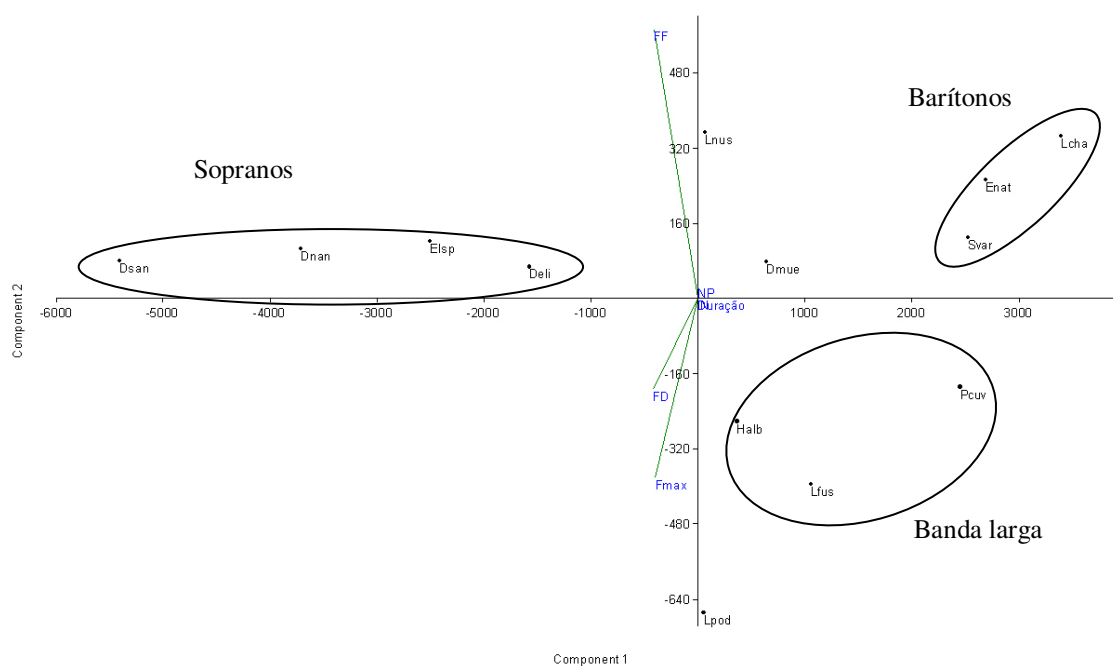


Figura 3. Análise de componentes principais para as características do canto de anúncio dos machos de Vitória Brasil. Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elsp – *Elachistocleis* sp., Enat – *Eupemphix nattereri*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Lnus – *Leptodactylus mystacinus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Pcuvi – *Physalaemus cuvieri*, Svar – *Scinax fuscovarius*.

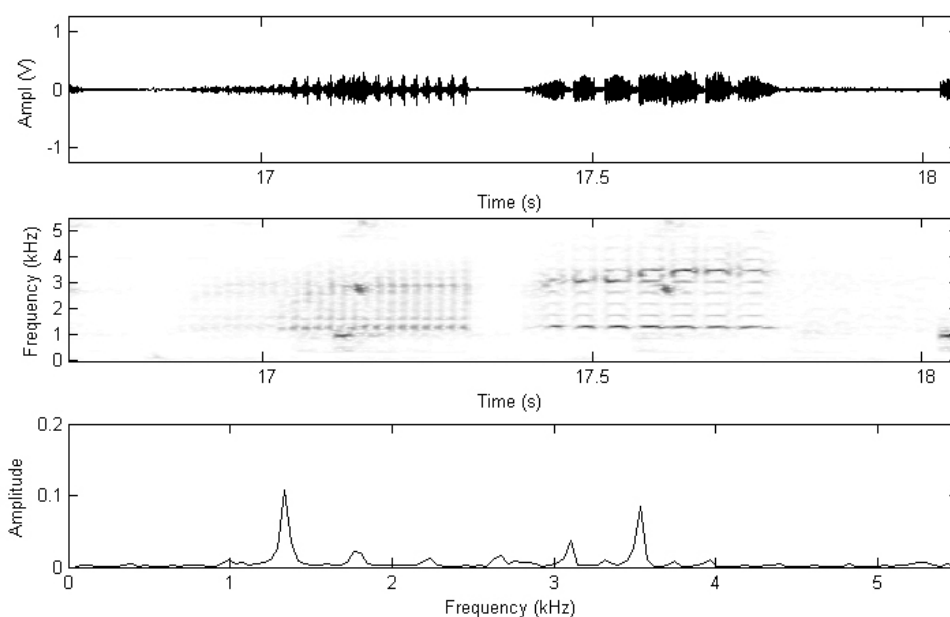


Figura 4. oscilograma, espectrograma e espectro de potência do canto de anúncio de *Scinax hayii* (direita) e *Scinax crospedospilus* (esquerda), ilustrando espécies com canto de anúncio em banda larga, i.e., que ocupam uma ampla banda do espectro de frequência. Atibaia, açude permanente no alto da serra do Itapetinda, no parque municipal Grota Funda, 6 de novembro de 2006. Temperatura do ar: 14,9°C. Umidade do ar: 92,5%.

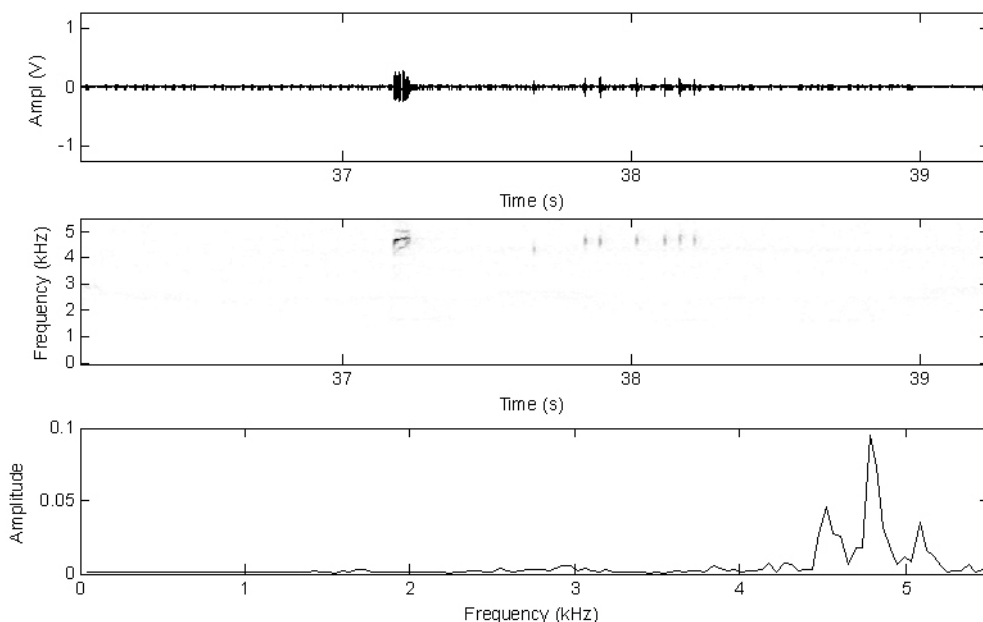


Figura 5. Oscilograma, sonograma e espectro de potência do canto de anúncio de *Hypsiboas* aff. *polytaenius*, ilustrando espécies sopranas, i.e., com canto de anúncio ocupando uma pequena banda do espectro agudo de frequência (alta frequência). Atibaia, açude permanente ao lado da sede do parque municipal Grota Funda, 16 de novembro de 2006. Temperatura do ar: 15,0°C. Umidade do ar: 96,7%.

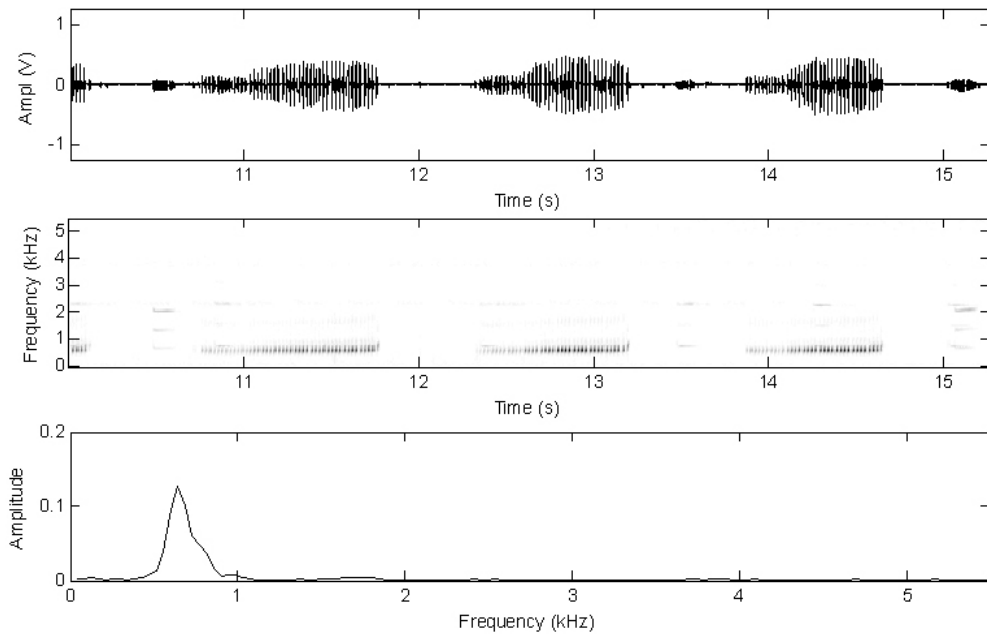


Figura 6. Oscilograma, sonograma e espectro de potência do canto de anúncio de *Proceratophrys boiei*, ilustrando espécies barítonas, i.e., com canto de anúncio ocupando uma pequena banda do espectro grave de frequência (baixa frequência). Atibaia, córrego Milho Vermelho, parque municipal Grota Funda, 16 de novembro de 2006. Temperatura do ar: 17,2°C. Umidade do ar: 77,5%.

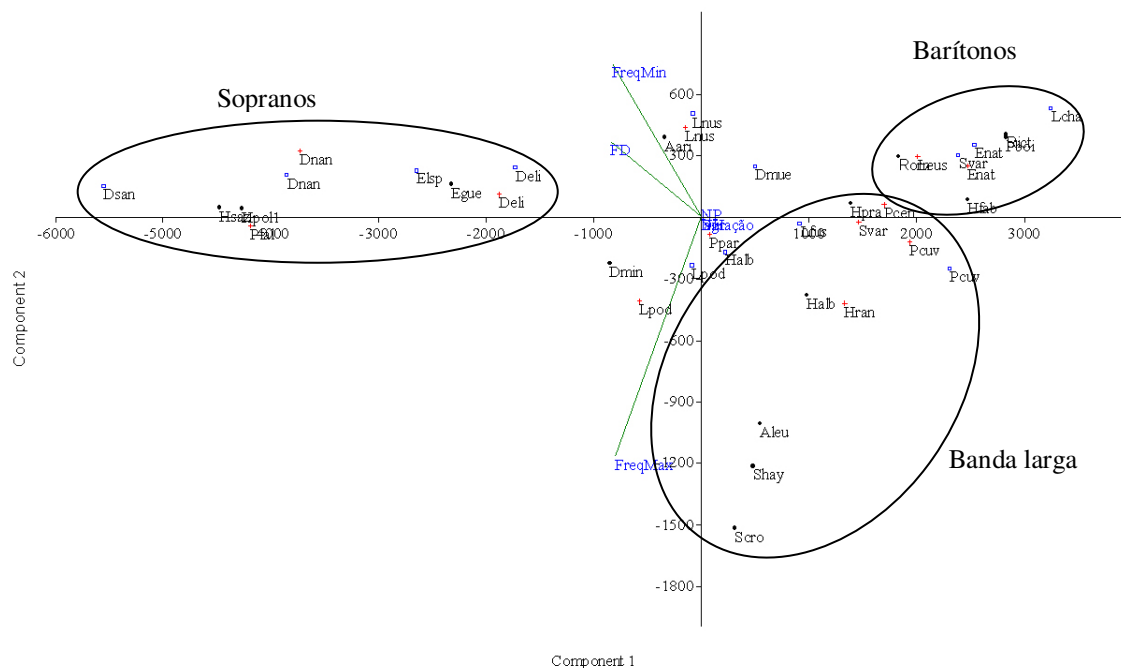


Figura 7. Análise de componentes principais para as características do canto de anúncio dos machos das taxocenose de anfíbios anuros estudadas. Preto – Atibaia, Azul – Vitória Brasil, Vermelho – Palestina, Aleu – *Aplastodiscus leucopygius*, Aari – *Aplastodiscus arildae*, Rict – *Rhinella icterica*, Rorn – *Rhinella ornata*, Deli – *Dendropsophus elianeae*, Dnan – *Dendropsophus nanus*, Dsan – *Dendropsophus sanborni*, Dmue – *Dermatonotus muelleri*, Elsp – *Elachistocleis* sp., Egue – *Eleutherodactylus guentheri*, Enat – *Eupemphix nattereri*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Hfab – *Hypsiboas faber*, Hpra – *Hypsiboas prasinus*, Hpol – *Hypsiboas* aff. *polytaenius*, Hran – *Hypsiboas raniceps*, Hsaz – *Hylodes sazimai*, Lcha – *Leptodactylus chaquensis*, Lfus – *Leptodactylus fuscus*, Leus – *Leptodactylus mystaceus*, Lnus – *Leptodactylus mystacinus*, Lpod – *Leptodactylus podicipinus*, Scro – *Scinax crospedospilus*, Shay – *Scinax hayii*, Svar – *Scinax fuscovarius*, Halb – *Hypsiboas albopunctatus*, Pboi – *Proceratophrys boiei*, Pcu – *Physalaemus cuvieri*,

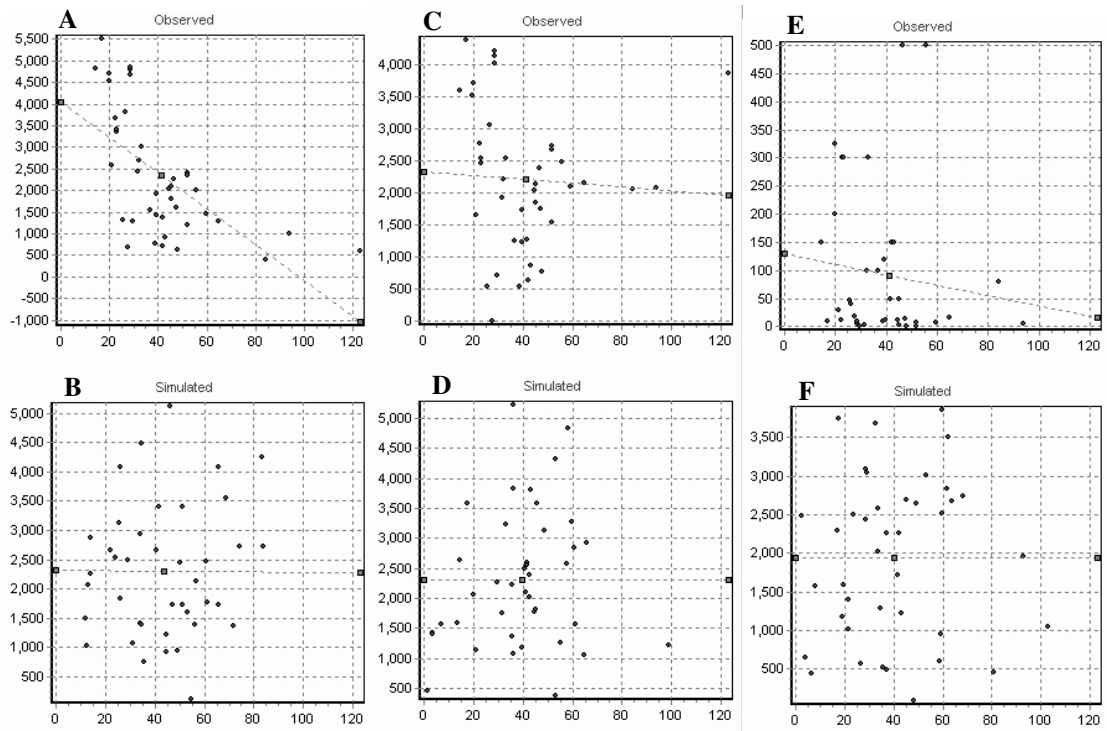


Figura 8. Gráfico de dispersão para a relação entre a frequência fundamental do canto de anúncio das espécies de anfíbios anuros e comprimento total (A- observada, B- simulada), frequência fundamental corrigida pelo efeito do tamanho e comprimento total (C- observada, D- simulada), e abundância média durante eventos reprodutivos e comprimento total (E- observada, F- simulada). Linha pontilhada representa a curva de tendência da correlação.

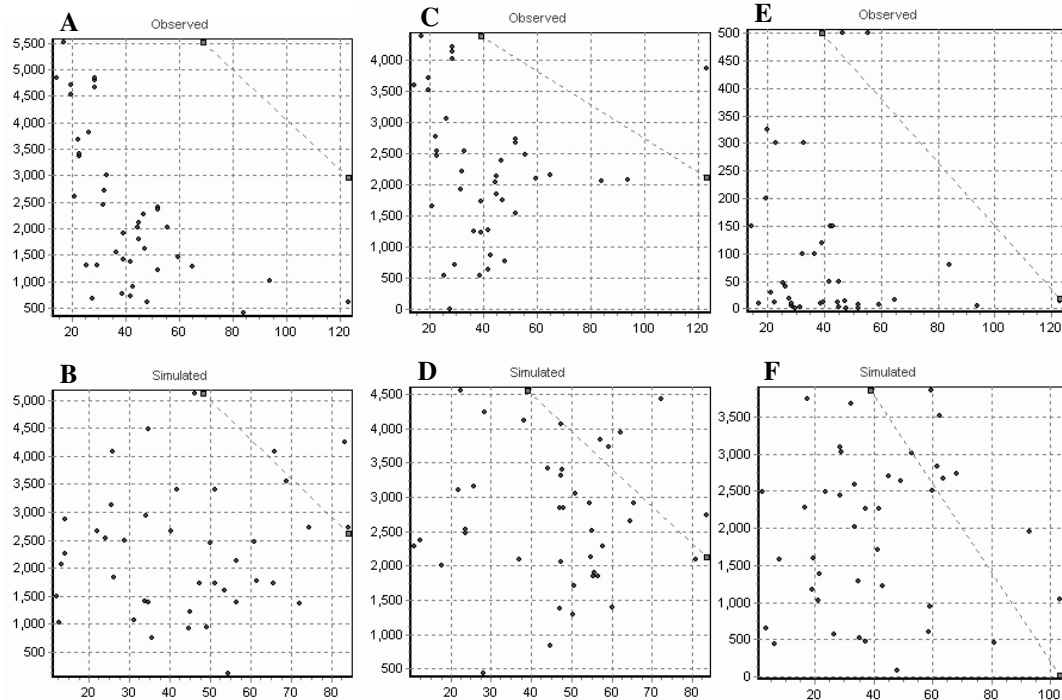


Figura 9. Gráfico de dispersão para a relação entre a frequência fundamental do canto de anúncio das espécies de anfíbios anuros e comprimento total (A- observada, B- simulada), frequência fundamental corrigida pelo efeito do tamanho e comprimento total (C- observada, D- simulada), e abundância média durante eventos reprodutivos e comprimento total (E- observada, F- simulada). Linha pontilhada representa o limite ecológico analisado, considerando que espécies com maiores comprimentos totais apresentam cantos de anúncio com frequência fundamental mais grave e vice-versa (A, B, C e D) e considerando que espécies com maiores comprimentos totais apresentam menor abundância durante eventos reprodutivos (E e F).

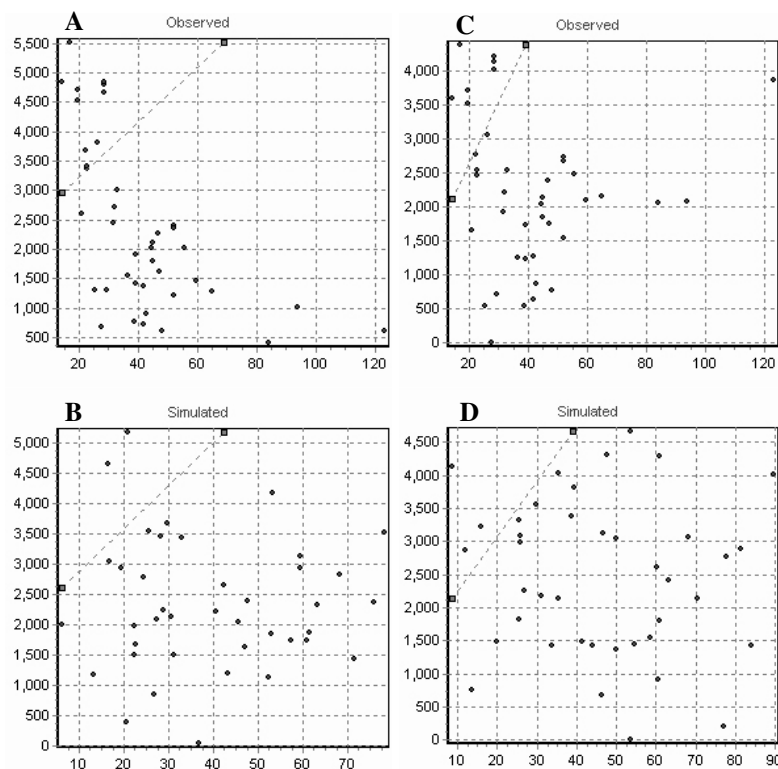


Figura 10. Gráfico de dispersão para a relação entre a frequência fundamental do canto de anúncio das espécies de anfíbios anuros e comprimento total (A- observada, B- simulada), frequência fundamental corrigida pelo efeito do tamanho e comprimento total (C- observada, D- simulada). Linha pontilhada representa o limite ecológico analisado, considerando apenas se espécies com menores comprimentos totais apresentam cantos de anúncio com maior frequência fundamental.

Tabela1. Resultados para a análise nula entre os índices observados vs simulados para os limites ecológicos analisados. CT – Comprimento total, FD – Frequência fundamental, resFD – Frequência fundamental corrigida pelo efeito do tamanho corporal, Abundância – abundância de machos em atividade de vocalização durante eventos reprodutivos.

	Relação tamanho vs frequência do canto de anúncio ou relação tamanho vs abundância durante evento reprodutivos		Relação menor tamanho vs maior frequência fundamental	
	CT vs FD	CT vs resFD	CT vs FD	CT vs resFD
Índice de dispersão				
Observado	33.33333	12	33.33333	12
Simulação (média)	14.94533	12.316	15.426	12.35133
Simulação (variância)	121.41	85.69339	128.9706	93.26806
Valor de p para observado < simulado	0.936	0.589	0.915	0.591
Valor de p para observado > simulado	0.064	0.432	0.087	0.426
Índice de regressão				
Observado	-41.4634	-2.91735	-41.46338	-2.91735
Simulação (média)	-0.28834	-0.0228	0.26777	-0.28637
Simulação (variância)	78.16026	80.90523	74.48177	71.34282
Valor de p para observado > simulado	0.00	0.369	0.001	0.38
Valor de p para observado < simulado	1.00	0.631	0.999	0.62
Número de pontos dentro do limite ecológico				
Observado	37	25	37	25
Simulação (média)	24.142	19.098	23.876	19.243
Simulação (variância)	16.63847	9.19159	17.25388	10.16812
Valor de p para observado < simulado	1.00	0.977	1.00	0.969
Valor de p para observado > simulado	0.002	0.044	0.001	0.053

Cont.

	Relação tamanho vs frequência do canto de anúncio ou relação tamanho vs abundância durante evento reprodutivos		Relação menor tamanho vs maior frequência fundamental	
	CT vs FD	CT vs resFD	CT vs FD	CT vs resFD
Soma dos quadrados da distância dos pontos dentro do limite ecológico até o limite ecológico				
Observado	1.96E+08	4.12E+07	1.96E+08	4.12E+07
Simulação (média)	6.86E+07	4.61E+07	6.89E+07	4.59E+07
Simulação (variância)	1.13E+15	4.66E+14	1.12E+15	4.17E+14
Valor de p para observado < simulado	0.993	0.463	0.992	0.473
Valor de p para observado > simulado	0.007	0.537	0.008	0.527
Número de pontos acima do limite ecológico				
Observado	0	1	10	7
Simulação (média)	2.048	3.161	3.312	3.065
Simulação (variância)	2.26196	2.66574	4.00466	2.44922
Valor de p para observado < simulado	0.144	0.149	0.997	0.993
Valor de p para observado > simulado	1	0.979	0.004	0.024
Soma dos quadrados da distância dos pontos além do limite ecológico até o limite ecológico				
Observado	0	3081675	1.76E+07	9810583
Simulação (média)	1224626	2305172	2040137	2577616
Simulação (variância)	2.38E+12	5.10E+12	3.59E+12	6.37E+12
Valor de p para observado < simulado	0.144	0.72	1.00	0.979
Valor de p para observado > simulado	1.00	0.28	0.00	0.021

CONCLUSÕES

- A simplificação de hábitat observada pelas diferentes proporções de cobertura vegetal afetou distintamente as taxocenoses das localidades estudadas.

- A comparação entre a co-ocorrência das espécies de anuros entre o observado e o esperado ao acaso foi significativamente maior para o local de máxima cobertura florestal, mas não diferiu para as localidades com cobertura florestal intermediária e mínima. Com o aumento da proporção de cobertura vegetal e conseqüente aumento da heterogeneidade estrutural, há a possibilidade de maior especialização reprodutiva, aumentando a diferença na composição específica das taxocenoses em cada hábitat.

- Foi detectada uma gradação na importância dos fatores que estruturam as diversidades alfa e gama em taxocenoses de anuros. Na condição de maior cobertura vegetal, fatores estruturais são positivamente correlacionados com estas diversidades, enquanto que na condição de pouca cobertura vegetal fatores climáticos foram mais importantes para explicar os padrões de diversidade encontrados.

- Em situações com pouca cobertura vegetal onde as condições climáticas influenciam a estruturação da taxocenose, espécies especialistas em ambientes áridos e semi-áridos podem promover um incremento na diversidade quando comparada a condição intermediária.

- O hábito arborícola pode ser explorado por uma quantidade limitada de formas, mas, apesar dessa limitação, a diversificação de espécies de hábito arborícola pode ter ocorrido pelo fato deste hábito possibilitar a exploração de uma maior diversidade de recursos alimentares e espaciais (e.g., sítios de oviposição e abrigos), indisponíveis para formas terrícolas ou aquáticas.

- Com base no hábito locomotor foi possível caracterizar três guildas para as formas de hábito arborícola foram: caminhadoras-arborícolas (*Phyllomedusa burmeisteri*), saltadoras-aquáticas (*Pseudis paradoxa*) e saltadoras-arborícolas (demais espécies).

- Entre as formas terrícolas, a influência de fatores ecológicos na morfologia parece ser mais evidente, porque as variações ao nível familiar parecem estar relacionadas ao hábito fossorial e alimentar.

- Guildas caracterizadas para as formas de hábito terrícola foram: Saltadores-cavadores com o focinho (*Pseudopaludicola* aff. *falcipes* + espécies escavadoras de Leptodactylidae) – agrupamento formado pelas espécies que escavam com o focinho e apresentam locomoção aos saltos, i.e., deslocam-se mais de 10 vezes o comprimento rostro-cloacal a cada deslocamento e puladores-cavadores com as pernas (*Eupemphix nattereri* + *Physalaemus centralis* + Bufonidae) agrupamento formado pelas espécies que escavam utilizando os membros posteriores e apresentam locomoção aos pulos, i.e., deslocam-se menos que 10 vezes o comprimento rostro-cloacal por pulo.

- Parece haver uma tendência a espécies com maior valor de CRM (saltadoras) apresentarem os menores valores para PRO (olhos próximos entre si ou visão mais binocular) e para TRC (capturam presas pequenas), enquanto espécies com maior valor de CRM (caminhadoras ou puladoras) apresentaram os menores valores para TRC (capturam presas grandes) e apresentaram olhos mais afastados ou maior visão periférica (maior valor de PRO).

- Para as espécies de pequeno porte foi observada uma diferença entre a frequência do canto de anúncio destas espécies daquela esperada ao acaso. O significado biológico desta observação é de difícil interpretação. Sons de alta frequência geralmente são mais eficientes na comunicação a curtas distâncias. Como espécies de menor porte apresentam maior abundância populacional, os cantos mais agudos, por possuírem menor alcance, permitem um menor espaçamento entre os sítios de vocalização, diminuindo a frequência de possíveis interações agonísticas entre machos em grandes agregações.