

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE ANUROS E
TESTE DA HIPÓTESE DO DISTÚRBO
INTERMEDIÁRIO EM CAMPOS ÚMIDOS
COSTEIROS NO EXTREMO SUL DO BRASIL**

TESE DE DOUTORADO

Maurício Beux dos Santos

Santa Maria, RS, Brasil

2016

**ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE ANUROS E TESTE
DA HIPÓTESE DO DISTÚRBO INTERMEDIÁRIO EM
CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS NO EXTREMO SUL DO
BRASIL**

Maurício Beux dos Santos

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da
Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para
obtenção do título de
Doutor em Ciências Biológicas, Área Biodiversidade Animal.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Sania Zanini Cechin
Co-orientador: Prof. Dr. Alexandro Marques Tozetti

Santa Maria, RS, Brasil

2016

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Santos, Maurício Beux

Estruturação da comunidade de anuros e teste da hipótese do distúrbio intermediário em campos úmidos costeiros no extremo sul do Brasil / Maurício Beux Santos.- 2016.

96 p.; 30 cm

Orientadora: Sonia Zanini Cechin

Coorientadora: Alexandro Marques Tozetti

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2016

1. Campos úmidos 2. Anuros 3. Atividade de vocalização 4. Padrões reprodutivos 5. Distúrbio I. Cechin, Sonia Zanini II. Tozetti, Alexandro Marques III. Título.

2016

Todos os direitos reservados a Maurício Beux dos Santos.

A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita com a autorização por escrito do autor.

End. Eletr.: mbeuxs@gmail.com

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
BIODIVERSIDADE ANIMAL**

A comissão examinadora, abaixo assinada,
aprova a Tese de Doutorado

**ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE ANUROS E TESTE DA HIPÓTESE
DO DISTÚRBO INTERMEDIÁRIO EM CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS NO
EXTREMO SUL DO BRASIL**

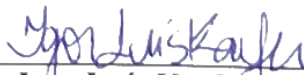
elaborada por
Maurício Beux dos Santos

como requisito parcial para obtenção do título de **Doutor em Ciências Biológicas,**
Área Biodiversidade Animal.

COMISSÃO EXAMINADORA:



Sonia Zanini Cechin, Dra. (Presidente/Orientadora)



Igor Luis Kaefer, Dr. (UFAM)



Paulo Afonso Hartmann, Dr. (UFFS)



Marília Teresinha Hartmann, Dra. (UFFS)



Raúl Eduardo Maneyro Landó, Dr. (UDELAR)

Santa Maria, 24 de março de 2016.

À minha mãe, por compreender a minha ausência e pelo apoio às minhas decisões. À meu pai, que infelizmente não está mais entre nós, mas deixou grandes exemplos de determinação, carinho e cuidado.

AGRADECIMENTOS

Os quatro anos necessários para o doutoramento trouxeram experiências, no mínimo, interessantes. Em 2012 ingressei no **PPG Biodiversidade Animal** e no **Laboratório de Herpetologia**, tendo a oportunidade de trocar conhecimento com professores, colegas de pós-graduação e alunos da graduação. Alguns colegas se tornaram grandes amigos, proporcionando o meu crescimento e amadurecimento pessoal e profissional e me apoiando em momentos muito difíceis.

O bom andamento das atividades na base Santa Marta (TAIM) não seria possível sem o total apoio da bióloga responsável **Ana Carolina Canary**, sempre dedicada a expandir as pesquisas na unidade de conservação, disponibilizando o equipamento necessário para deslocamento e a manutenção das condições do alojamento utilizado. Ao **Prof. Dr. Cassio Arthur Wollmann** (UFSM), por ceder os dados climáticos que complementaram essa tese. Agradeço também **aos guardas patrimoniais da base Santa Marta**, em especial à **Edmilson Feijó** e **Alexandre “Pitybull”**, por garantirem a minha integridade física e pelos conselhos dados. Ao **Sr. Dalvino**, proprietário das terras que dão acesso ao local em que este estudo foi desenvolvido, as conversas que tivemos possibilitaram a compreensão de uma série de fatores ligados ao clima peculiar dessa região, agradeço também pelas “dicas” de como administrar algumas “convivências difíceis”. Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (**FAPERGS/CAPES**) pela bolsa de doutorado concedida. Ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (**ICMBIO/IBAMA**) pela concessão da licença de coleta (**#37077-2**).

À minha orientadora, **Dra. Sônia Zanini Cechin**, por confiar em minha decisão, colocando o laboratório e os estagiários a disposição para executar projetos e desenvolver ideias, bem como pela prontidão para resolver toda e qualquer burocracia. Ao amigo, ex-orientador de mestrado e atual co-orientador **Dr. Alexandre Marques Tozetti**, pelo constante e incansável estímulo, por sempre querer o engrandecimento intelectual dos orientados e pelas incansáveis revisões, sempre pertinentes. Agradeço a confiança e disposição dos **estagiários** e **pós-graduandos** do **Laboratório de Herpetologia da UFSM**, apesar da sempre haver muito trabalho a ser feito vocês sempre tiveram tempo para ouvir e executar alguns projetos e ideias não muito convencionais mas, no mínimo, divertidas. Ao secretário do PPGBA **Sidney Cruz**, por me guiar pelos labirintos burocráticos.

Agradeço ao amigo, colega de pós-graduação e parceiro de trabalhos **Vinicius Mathes Caldart**, por dar ouvidos a “devaneios”, “ideias malucas” e acreditar que muito disso é possível. A tua sede por conhecimento e visão singular da biologia são estimulantes, ainda há muita coisa para descobrir e inventar. Ao amigo, colega de pós-graduação e parceiro de trabalhos **Bruno Madalozzo**, um dos primeiros a me acolher e aconselhar nessa caminhada. Ao grande amigo e colega de pós-graduação **Victor Mendes Lipinski**, é impossível transcrever em palavras o apoio e suporte que recebi durante esses quatro anos de convivência. Simplesmente, muito obrigado bruxo. Aos “**Bruxos**” **Bernardo Carvalho**, **Bruno Madalozzo**, **Carla Hedges**, **Jonas Sponchiado**, **Marcelo da Rocha**, **Marcelo Dalosto**, **Paulo Mesquita**, **Samanta Iop**, **Sherida Pinheiro**, **Tiago Bertaso**, **Victor Lipinski** e **Vinicius Caldart**, cheguei em Santa Maria procurando formação, encontrei amigos e família. Obrigado pelo apoio constante e por receber de braços abertos um desconhecido careca e de cavanhaque, a amizade e descontração de vocês fará muita falta.

É impossível pensar em todo o caminho necessário para chegar até aqui e não lembrar do apoio constante da família. Mesmo, muitas vezes, que não tivessem a mínima ideia do trabalho que eu estava executando escutavam atentos as minhas preocupações. Agradeço de todo o coração à minha mãe **Neiva Beux dos Santos** por todo o carinho e cuidado, compreendendo a minha ausência e sempre respeitando meu espaço. Também à meus irmãos, **Claudia Beux dos Santos Roduyt da Rosa** e **Fernando Beux dos Santos**, por sempre tentarem fazer com que seus conhecimentos em psicologia e informática (respectivamente) interagissem com os trabalhos que desenvolvo. Como fechamento de minhas memórias desses últimos quatro anos, deixo aqui uma homenagem póstuma a meu pai, **Jorge Nunes dos Santos**. Fico contente de ter proporcionado a ele a alegria de ver um de seus filhos entrar no doutorado. Me baseio em muitos exemplos que recebi, e nos momentos de maior desgaste, físico e mental, lembro da incansável dedicação deste homem. Era o que mais ansiava por ver seu filho, um dia, se tornar doutor, e o que mais se preocupava com os “efeitos colaterais” gerados pelas horas de estudo e de campo. Tu faz falta.

RESUMO

Tese de Doutorado
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal
Universidade Federal de Santa Maria

ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE ANUROS E TESTE DA HIPÓTESE DO DISTÚRBO INTERMEDIÁRIO EM CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS NO EXTREMO SUL DO BRASIL

AUTOR: Maurício Beux dos Santos

ORIENTADORA: Sônia Zanini Cechin

CO-ORIENTADOR: Alexandro Marquez Tozetti

Santa Maria, 24 de março de 2016

As variações ambientais decorrentes do clima representam um limitador para a atividade reprodutiva em anuros. A atividade de vocalização, por exemplo, é um importante indicativo do padrão de atividade diária e sazonal dos anuros e pode ser regulada por diversos fatores. As estratégias reprodutivas, tais como períodos de vocalização, época de recrutamento de girinos e juvenis, são utilizadas para amenizar a influência dessas variáveis. Adicionalmente, as variações climáticas podem refletir na forma de distúrbios sobre uma comunidade. Os distúrbios (e.g. alagamentos, pastejo, eventos climáticos) agem no ambiente alterando a disponibilidade de recursos, podendo causar o declínio ou aumento da diversidade de espécies. Nesse contexto a hipótese do distúrbio intermediário (HDI) prediz que em níveis intermediários de distúrbio a diversidade de espécies seria máxima. Em sistemas dulcícolas, por exemplo, corpos d'água com hidroperíodos intermediários (temporários) apresentariam maior diversidade, por possuir menor número de predadores em relação aos permanentes e mais recursos disponíveis em relação aos efêmeros. Dessa forma, objetivamos averiguar os efeitos de fatores abióticos sobre a atividade de vocalização em uma comunidade de zona úmida temperada no extremo sul do Brasil. Identificamos os padrões reprodutivos das espécies, através do período de recrutamento de girinos e juvenis e tempo de desenvolvimento larval, bem como a influência de variáveis abióticas sobre a sazonalidade das espécies. Por fim, estabelecemos os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio em corpos d'água continentais, verificando a relação dos níveis de distúrbio com o hidroperíodo e diversidade de espécies de anuros. Os dados foram coletados ao longo de 17 meses em campos úmidos costeiros no extremo sul do Brasil. Foram registradas 11 espécies ativas de dezembro de 2012 a abril de 2014, distribuídas em três famílias: Hylidae, Leptodactylidae e Bufonidae. A atividade de vocalização sazonal da comunidade foi relacionada com a temperatura da água e pluviosidade, havendo respostas diferentes quando consideradas as espécies separadamente. O recrutamento de girinos ocorreu no período de chuvas, sendo independente das variáveis abióticas. O recrutamento de juvenis também ocorreu no período de chuvas e foi relacionado ao aumento da temperatura da água. Observamos, também, uma ligação entre os níveis dos atributos frequência e duração de distúrbio com o hidroperíodo, bem como com a abundância e riqueza de espécies de girinos presentes nesses ambientes. De uma forma geral, os resultados adquiridos mostram que grande parte da dependência abiótica apresentada pela atividade das espécies esteve ligada à filogenia e padrões comportamentais reprodutivos, onde a ocorrência de muitas espécies está ligada ao regime hídrico dos corpos d'água. Por fim, os resultados encontrados no presente estudo demonstram a ação direta de um evento de distúrbio, bem como da HDI, sobre

a comunidade de anuros, onde corpos d'água temporários, com níveis intermediários de distúrbio, apresentam um maior número de espécies que efêmeros ou permanentes.

Palavras-Chave: Campos úmidos; Anuros; Atividade de vocalização; Padrões reprodutivos; Distúrbio;

ABSTRACT
Doctoral thesis
Graduate Program in Animal Biodiversity
Universidade Federal de Santa Maria

**STRUCTURE OF ANURAN COMMUNITY AND INTERMEDIATE DISTURBANCE
HYPOTHESIS TEST IN THE COASTAL WETLANDS OF THE EXTREME
SOUTHERN BRAZIL**

AUTHOR: Maurício Beux dos Santos
ADVISOR: Sônia Zanini Cechin
CO-ADVISOR: Alexandro Marquez Tozetti
Santa Maria, march 24, 2016

Environmental changes resulting from climatic conditions may limit the reproductive activity of anurans. The calling activity is an important indicator of the temporal patterns of anuran activity, which may be regulated by several factors. Reproductive strategies, including the period of calling activity, time of tadpole and juvenile recruitment, and the larval rate of development, can be used for minimizing the adverse influence of environmental variables. Moreover, local environmental changes may generate disturbances (e.g., flooding, grazing, climatic events) and alter the availability of resources in the environment, which may lead to either a reduction or an increase in the local species diversity. In this context, the intermediate disturbance hypothesis (IDH) predicts that the species diversity would be higher at intermediate levels of disturbance. In freshwater systems, for instance, water bodies with intermediate hydroperiods (temporary ponds) would have higher species diversity because they would have fewer predators in relation to permanent ponds, and more resources availability in relation to ephemeral ponds. Thus, we aimed to determine the environment abiotic effects on the calling activity of an anuran community from the temperate wetlands of the extreme southern Brazil. We identified the reproductive patterns of species considering the periods of tadpole and juvenile recruitment, the larval development rate, and the influence of environmental variables on the species' activity seasonality. We also established the disturbance frequency, duration and extent in water bodies, through the investigation of the relationship between the disturbance levels, the hydroperiod and the diversity of anurans. Data were collected over 17 months in coastal wetlands of the extreme portion of southern Brazil. Between December 2012 and April 2014 we registered 11 active species, distributed in the families Hylidae, Leptodactylidae, and Bufonidae. The calling activity of the community was positively related to water temperature and rainfall. The recruitment of tadpoles occurred during the rainy period, regardless of variation in the measured abiotic variables. The recruitment of juveniles also occurred during the rainy period and was related to increased water temperature. Our results indicate a link between the frequency and duration of the disturbance with the hydroperiod, as well as with tadpole richness and abundance. Overall, much of the species' abiotic dependence was linked to the patterns of reproductive behavior and phylogeny; the occurrence of many species was also linked to the hydrological regime of water bodies. Also, our study demonstrates the direct effect of a disturbance event and the IDH on the studied anuran community, in which temporary water bodies presented a richest anuran community than ephemeral or permanent ones.

Keywords: Wetlands; Anura; Calling activity; Reproductive patterns; Intermediate Disturbance Hypothesis;

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO

- Figura 1 – Localização geográfica da área de estudos, no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil..... 20
- Figura 2 – Representação gráfica das variações da temperatura média (linha contínua), mínima (linha tracejada) e máxima (linha pontilhada) e pluviosidade acumulada (área preenchida) registradas por Wollmann et al. (2015) em campos úmidos costeiros no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil..... 20

CAPÍTULO I

- Figura 1 – Diagrama de rosa da análise circular e comprimento médio do vetor (r), indicado pela seta, para o número de espécies de anfíbios anuros vocalmente ativas (A; $r = 0,36$) e frequência de registros de vocalização ao longo do dia (B; $r = 0,46$). A seta representa uma medida de concentração de espécies vocalmente ativas ao longo dos meses (A) e frequência de registro ao das horas (B)..... 35
- Figura 2 – (A) Variação mensal da temperatura máxima (linha contínua) e mínima (linha tracejada) da água ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar mínima absoluta (linha pontilhada; %), pluviosidade acumulada em sete dias (área cinza; mm) e horas de chuva de dezembro de 2012 a abril de 2014. (B) Atividade de vocalização mensal das espécies de anfíbios anuros em área de campos alagados no extremo sul do Brasil, durante dezembro de 2012 a abril de 2014. O número de espécies vocalmente ativas em cada mês é mostrado no topo do gráfico e as categorias de machos vocalizando foram representadas por: branco - nenhum registro; cinza claro - entre 0,1 e 3,99 horas de atividade diária; cinza médio - entre 4 e 7,99 horas de atividade diária; cinza escuro - entre 8 e 11,99 horas de atividade diária e; preto - entre 12 e 17 horas de atividade diária..... 36
- Figura 3 – Horário de vocalização das espécies de anfíbios anuros em área de campos alagados no extremo sul do Brasil com respectivas estações de maior atividade, primavera (setembro a novembro) e verão (dezembro de 2012 a fevereiro de 2013) de 2013 e verão (dezembro de 2013 a fevereiro de 2014) de 2014. As amostragens foram realizadas a cada 15 minutos e a atividade de vocalização estimada a partir do somatório da frequência de ocorrência

em nove dias (três dias em cada mês da estação). O número de registros por hora está representado por: branco - nenhum registro; cinza claro - 1 a 7 registros; cinza médio - 8 a 14 registros; cinza escuro - 15 a 21 registros; preto - 22 a 36 registros e; barras transversais - pico de atividade indicado pelo vetor médio (μ) da análise circular..... 37

CAPÍTULO II

- Figura 1 – Atividade de vocalização (barras horizontais) e recrutamento de girinos (G) e juvenis (J) de dezembro de 2012 a abril de 2014. As letras em negrito representam os meses de déficit hídrico..... 55
- Figura 2 – Tempo médio de desenvolvimento larval de espécies com padrão reprodutivo contínuo, prolongado e explosivo..... 56

CAPÍTULO III

- Figura 1 – Localização geográfica da área de estudos (Estação ecológica do TAIM: TAIM), localizada no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil..... 73
- Figura 2 – Temperatura média ($^{\circ}\text{C}$; linha contínua), pluviosidade acumulada (mm; área preenchida) e área média mensal ($\text{m}^2 \times 10^{-2}$) de corpos d'água permanente (barras horizontais), temporários (barras transversais) e efêmero (Barras pontilhadas) de dezembro de 2012 a abril de 2014..... 77
- Figura 3 – Valor médio de desvio padrão das variáveis abióticas registrados em ambiente permanente (barra sólida), temporário (barras transversais) e efêmero (barras pontilhadas). As letras sobrescritas indicam a similaridade entre cada variável analisada no teste post-hoc. Mh = número de microhabitats; Od = oxigênio dissolvido (mg/l); Tu = Turbidez ($\text{NTU} \cdot 10^{-2}$); Ca = concentração de algas ($\text{mg/ml} \cdot 10^{-1}$)..... 77
- Figura 4 – Gráfico de ordenação por NMDS representando a similaridade entre corpos d'água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E) com base nos valores adquiridos para os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio. A linha contínua representa similaridade de 50% entre os ambientes ($\text{stress} = 0,01$)..... 78
- Figura 5 – Valor médio de desvio padrão da densidade, abundância (10^{-1}) e riqueza de predadores invertebrados registrados em corpos d'água permanentes (barra sólida), temporários (barras transversais) e efêmero (barras pontilhadas)..... 79

Figura 6 – Gráfico de ordenação por NMDS representando a similaridade da composição de espécies de girinos presentes em corpos d'água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E). As linhas contínua (55%) e pontilhada (45%) representam a similaridade entre os ambientes..... 81

Figura 7 – Valores médios de abundância e riqueza (índice de Simpson) de girinos, com linha de tendência poligonal, ao longo dos atributos frequência (triângulo; linha contínua), duração (cruz; linha tracejada) e extensão (quadrado; linha pontilhada) de distúrbio..... 82

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

- Tabela 1 – Resultados da análise estatística circular para sazonalidade da atividade de vocalização e resultados para o Modelo de Regressão Generalizado com “*forward stepwise*”. Valores de “F” e R^2 para os modelos gerados para cada espécie e coeficiente Beta para as variáveis explicativas (coeficiente de regressão obtido pelo comparativo das variáveis independentes). Rayleigh = valor “z” para uniformidade do teste de Rayleigh; μ ($^\circ$) = valor, em graus, do vetor médio, acompanhado do mês e estação correspondente; SD ($^\circ$) = desvio padrão circular, em graus; r = comprimento do vetor. Chuva = frequência de incidência de chuva; $T_{\text{mín}} \text{ ag}$ = temperatura mínima absoluta da água; $T_{\text{máx}} \text{ ag}$ = temperatura máxima absoluta da água; $U_{\text{mín}}$ = umidade mínima absoluta do ar; Pluv = pluviosidade acumulada em sete dias; Foto = fotoperíodo..... 34
- Tabela 2 – Resultados da análise estatística circular para variação da frequência de ocorrência ao longo das horas do dia e resultados para o Modelo de Regressão Generalizado com “*forward stepwise*”. Valores de “F” e R^2 para os modelos gerados para cada espécie e coeficiente Beta para as variáveis explicativas (coeficiente de regressão obtido pelo comparativo das variáveis independentes). Rayleigh = valor “z” para uniformidade do teste de Rayleigh; μ ($^\circ$) = valor, em graus, do vetor médio, acompanhado do horário correspondente; SD ($^\circ$) = desvio padrão circular, em graus; r = comprimento do vetor. $T_{\text{mín}} \text{ ar}$ = temperatura mínima absoluta do ar; $T_{\text{máx}} \text{ ar}$ = temperatura máxima absoluta do ar; $U_{\text{mín}}$ = umidade mínima absoluta do ar; $U_{\text{máx}}$ = umidade máxima absoluta do ar e; Chuva = frequência de incidência de chuva..... 38

CAPÍTULO II

- Tabela 1 – Espécies de anuros registradas em corpos d’água permanentes (P) e temporários (T), padrão reprodutivo (PR) e número médio de meses necessários para o desenvolvimento completo dos girinos (VD)..... 55

CAPÍTULO III

Tabela 1 – Valores registrados para os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio em corpos d’água permanente (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E).....	77
Tabela 2 – Densidade, abundância e riqueza de predadores invertebrados registrados de dezembro de 2012 a abril de 2014 em corpos d’água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E) amostrados na Estação Ecológica do TAIM, sul do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.....	79
Tabela 3 – Densidade, abundância, riqueza e modos reprodutivos (MR) das espécies de anuros (girinos) registradas de dezembro de 2012 a abril de 2014 em corpos d’água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E) amostrados na Estação Ecológica do TAIM, sul do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.....	80

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	15
A hipótese do distúrbio intermediário.....	15
Campos úmidos costeiros.....	19
Estrutura da Tese.....	21
REFERÊNCIAS	22
CAPÍTULO I	
Dependência climática da atividade de vocalização diária e sazonal de anuros em campos úmidos costeiros no extremo sul do Brasil	27
RESUMO	27
ABSTRACT	28
INTRODUÇÃO	29
MATERIAL E MÉTODOS	30
Área de estudo.....	30
Coleta de dados.....	31
Análise de dados.....	31
RESULTADOS	33
DISCUSSÃO	38
REFERÊNCIAS	42
CAPÍTULO II	
Padrões de atividade reprodutiva, recrutamento de girinos e plasticidade do desenvolvimento larval de anuros (Amphibia) em campos úmidos costeiros do extremo sul do Brasil	47
RESUMO	47
ABSTRACT	48
INTRODUÇÃO	49
MATERIAL E MÉTODOS	52
Área de estudo.....	52
Coleta de dados.....	52
Análise de dados.....	53
RESULTADOS	54
DISCUSSÃO	56
REFERÊNCIAS	61

CAPÍTULO III

Ação da hipótese do distúrbio intermediário sobre comunidade de anuros no sul do

Brasil	67
RESUMO	67
ABSTRACT	68
INTRODUÇÃO	69
MATERIAL E MÉTODOS	72
Área de estudo.....	72
Amostragem de girinos e microhabitats.....	73
Definições de hidroperíodo e atributos de distúrbio.....	74
Análise de dados.....	74
RESULTADOS	76
Caracterização dos corpos d'água, hidroperíodo e distúrbio.....	76
Diversidade e dependência abiótica de girinos.....	80
DISCUSSÃO	82
REFERÊNCIAS	85
CONCLUSÕES	91

INTRODUÇÃO

A Hipótese do distúrbio intermediário

Distúrbios no ambiente promovem alterações e/ou substituições de espécies (HOBBS; HUENNEKE, 1992), o que torna a compreensão dos mecanismos fundamentais na manutenção da diversidade um grande desafio. Comumente o termo distúrbio é utilizado para fazer inferências quanto a ação de fatores que alteram a disponibilidade de recursos para a ocupação das espécies em uma comunidade (furacões, incêndios, pastejo, fragmentação, etc.; ROXBURGH et al., 2004; SHEA et al., 2004). Neste contexto, os eventos de distúrbio removeriam biomassa gerando mudanças diretas na disponibilidade de recursos e nicho espacial dos organismos (MAY et al., 2007), em consequência o espaço livre disponível favorece o estabelecimento de novas espécies (BUCKLING et al., 2000). Assim, o balanço entre habilidade competitiva e de colonização de espaços recém disponibilizados é mediado por distúrbios, influenciando a diversidade de espécies (SHEA et al., 2004). Em geral, ambientes com oferta constante de recursos são favoráveis a espécies com nichos (espacial ou temporal) mais estreitos e menos sobrepostos, o que favorece o surgimento de espécies especialistas (PIANKA 1969; MAY et al., 2007). Dessa forma, os distúrbios têm sido sugeridos como um dos principais fatores que influenciam a estrutura das comunidades, onde a ação da hipótese do distúrbio intermediário (HDI) regularia a diversidade de espécies em um ambiente (SHEA et al., 2004; SHEIL; BURSLEM, 2013).

Há uma grande discussão sobre a real ação da HDI, sendo exaltada a importância de levar em consideração as bases de definição, antes da realização de estudos ou especulações sobre sua ação (FOX, 2013; SHEIL; BURSLEM, 2013). Nesse contexto é necessário esclarecer que a Hipótese do Distúrbio Intermediário foi primeiramente abordada por Connell (1978), em uma revisão dos mecanismos que podem impedir a exclusão competitiva em comunidades sésseis (SHEIL; BURSLEM, 2013). Connell (1978) identificou que florestas em regeneração seguiam uma sequência sucessional, onde a riqueza de espécies aumenta durante os estágios colonizadores e diminui durante a sucessão tardia (CONNELL, 1978; SHEIL; BURSLEM, 2013). Assim, um distúrbio facilitaria o estabelecimento de espécies de estágio tardio em formações iniciais, aumentando a diversidade, enquanto distúrbios excessivos seriam intoleráveis para algumas espécies, reduzindo a diversidade mesmo em estágios iniciais (CONNELL, 1978; SHEIL; BURSLEM, 2013). Para que esse padrão seja corretamente detectado são necessárias amostragens suficientes de ambas as seções de subida e descida da

curva de distribuição unimodal (SHEIL; BURSLEM, 2013). Esse mecanismo, quando presente, produz uma convivência estável e picos de diversidade em níveis intermediários de distúrbios (FOX, 2013). No entanto, é necessário lembrar que um distúrbio pode ter inúmeros efeitos sobre a diversidade, podendo não se enquadrar na HDI descrita por Connell (1978), e que o mesmo não reivindicou a aplicação de sua teoria em organismos móveis (CONNELL, 1978; SHEA; CHESSON, 2002; SHEA et al., 2004; FOX, 2013; SHEIL; BURSLEM, 2013).

A HDI descrita por Connell (1978) tem estimulado aplicação prática e discussões sobre a ação em comunidades móveis (SHEA et al., 2004; SHEA; CHESSON, 2002), e vem sendo aplicada em comunidades marinhas, dulcícolas e terrestres (WILLBY et al., 2001, ZACHARIAS; ROFF, 2001; VUJNOVIC et al., 2002). Neste contexto, um evento de distúrbio pode ser considerado como a ação de um fator (fogo, furacão, presença de gado, etc) sobre a comunidade, modificando a disponibilidade de recursos (SEMLITSCH et al., 1996; SHEA et al., 2004). Dessa forma, uma baixa diversidade ocorreria na ausência de distúrbios ou em regimes de distúrbios muito intensos, devido à persistência de competidores superiores ou colonizadores, enquanto a diversidade máxima seria observada sob níveis intermediários de distúrbio (SHEA et al., 2004).

Uma forma conhecida de distúrbio conferida ao ambiente está relacionada ao processo de evaporação da água em corpos d'água continentais, definindo seu hidroperíodo (WELLBORN et al., 1996). Desse modo, a distribuição de várias espécies que habitam ambientes lênticos parece estar relacionada com o gradiente do hidroperíodo (WELLBORN et al., 1996), onde a heterogeneidade dos corpos d'água, bem como a abundância de predadores, têm sido consideradas responsáveis pela variação da riqueza em comunidades de anuros (SNODGRASS et al., 2000; BABBITT et al., 2009; VASCONCELOS et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; IOP et al., 2012). Dessa forma, o modelo do hidroperíodo pode ser visto à luz da HDI, fazendo com que os corpos d'água com nível intermediário de distúrbio sejam os mais favoráveis para uma maior diversidade (SEMLITSCH et al., 1996). Como consequência, as taxocenoses de anfíbios anuros representam um bom modelo para averiguar a ação da HDI, devido à dependência existente em relação aos corpos d'água para o desenvolvimento de seu estágio larval e comportamento reprodutivo (WELLS, 2007). Nesse contexto, corpos d'água permanentes possuiriam distúrbios menos intensos, devido a menor perda de massa d'água quando comparados com temporários. A ação da HDI em corpos d'água é reforçada pelo fato de que corpos d'água permanentes são considerados como habitats mais complexos (HEYER et al., 1975), o que favorecem um maior número de espécies de anfíbios em relação a corpos d'água efêmeros. Assim, a maior permanência da água seria capaz de proporcionar o

estabelecimento de diferentes tipos vegetacionais (ROLON et al., 2013; ESTEVES, 1998), fornecendo maior disponibilidade de recursos (MACARTHUR, 1972). No entanto, os corpos d'água permanentes também podem suportar um maior número de predadores, que exercem uma forte pressão sobre a comunidade (BOTH et al., 2009). No outro extremo, em corpos d'água com curta duração, o número de ambientes disponíveis para ocupação seria menor, no entanto, com baixa ocorrência de predadores (MACARTHUR, 1972; BOTH et al., 2009; ROLON et al., 2013). Dessa forma, as condições mais favoráveis para a existência de um maior número de espécies de anfíbios, parece ser a permanência intermediária de água, encontrada em corpos d'água temporários (BABBITT et al., 2009; BOTH et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; GREEN et al., 2013). Ambos os fatores, presença de predadores e complexidade do habitat, têm sido capazes de explicar parte das variações em comunidades de anfíbios (SNODGRASS et al., 2000). No entanto, em muitos casos onde a maior riqueza de anuros é atribuída à HDI, os diferentes critérios utilizados para a determinação do hidroperíodo acabam se sobrepondo com os atributos da HDI, sendo utilizada como uma explicação potencial quando padrões unimodais são observados (SHEIL; BURSLEM, 2013).

Apesar do aumento no número de estudos que atribuem a maior diversidade de espécies de anfíbios anuros à ação da HDI, a maioria não considera os atributos fundamentais para a sua determinação, tais como frequência, duração, extensão e intensidade do distúrbio (SHEA et al., 2004). Em resumo, o distúrbio em corpos d'água continentais pode ser definido como a perda de massa d'água ao longo do tempo, o que gera variação no espaço físico disponível e consequente alteração no número de microhabitats (HEYER, 1975; JOHST; HUTH, 2005). Dessa forma, levando em consideração a HDI definida por Connel (1978), bem como os mecanismos envolvidos onde são considerados a predição, constância e contingente de fenômenos periódicos (CONNEL, 1978; SHEA et al., 2004; SHEIL; BURSLEM, 2013), a ação de cada atributo de distúrbio pode ser definida independentemente. Segundo Shea et al. (2004), os critérios de definição de frequência de eventos de distúrbio devem ser calculados levando em consideração o tempo de geração dos organismos da comunidade. Dessa forma, aplicada às comunidades de anuros, se um distúrbio tem uma frequência tão alta que mesmo os girinos com tempo de eclosão e metamorfose mais acelerados não conseguem completar o ciclo de desenvolvimento, teremos a biodiversidade mínima, sendo o limite superior para um regime intermediário estabelecido por exclusão competitiva ou predação (SHEA et al., 2004; SHEA; CHESSON, 2002; HEYER, 1975). A duração de um evento de distúrbio é pouco abordada em estudos envolvendo HDI devido à sua sobreposição com o conceito de intensidade (SHEA et al., 2004). No entanto é necessário distinguir entre quanto tempo dura uma perturbação e o quão

grave ela é (medida de variações ambientais, levando em consideração as variações temporais). A exclusão da duração do distúrbio exigiria que o evento de distúrbio (secagem ou seca) fosse instantâneo. Assim, o processo de secagem de um corpo d'água pode ser considerado um evento estocástico (JOHST; HUTH, 2005), que depende diretamente do estágio sucessional anterior para ser definido. Isso permite a inclusão da variável duração como componente integrante do distúrbio em corpos d'água continentais que apresentam variação no hidroperíodo. Por último, o atributo extensão de distúrbio é relacionado à capacidade de dispersão e/ou movimentação do organismo a ser estudado, exigindo uma avaliação das características das espécies a serem estudadas (SHEA et al., 2004). Levando em consideração o efeito da HDI sobre a comunidade de girinos, e que os mesmos estão “presos” aos corpos d'água em que foram colocadas as desovas, a extensão de distúrbio pode ser relacionada à perda de massa d'água do corpo d'água.

Levando em consideração que o distúrbio presente em corpos d'água continentais se refere ao processo de perda de massa d'água, fica evidente a sobreposição entre as definições do hidroperíodo e os atributos de distúrbio. A sobreposição entre os atributos de distúrbio com as definições de hidroperíodo pode ser vista na maioria dos trabalhos que utilizam a ação da HDI para explicar uma maior densidade, abundância ou riqueza em corpos d'água temporários (BOTH et al., 2009; BABBITT et al., 2009; VASCONCELOS et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). Neste contexto, é necessário ressaltar que os atributos do distúrbio podem agir de forma diferente sobre a comunidade estudada (SHEA et al., 2004), sendo necessária uma maior atenção na determinação do hidroperíodo em trabalhos que mencionam a ação da HDI. Como consequência dessa sobreposição, a HDI acaba sendo utilizada simplesmente como uma explicação potencial quando um padrão unimodal é visualizado (SHEIL; BURSLEM, 2013), não sendo levado em consideração os atributos fundamentais que determinam a sua ação (SHEA et al., 2004). De uma forma geral, para a determinação do hidroperíodo nesses trabalhos, os autores acabam considerando, de forma indireta, a frequência (BABBITT et al., 2000; BABBITT et al., 2009), duração (PETRANKA et al., 2003; NECKEL-OLIVEIRA, 2007; SANTOS et al., 2007; VASCONCELOS et al., 2009; BUNNELL; CIRAOLO, 2010; COHEN et al., 2012; GREEN et al., 2013) ou extensão de distúrbio (BOTH et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; AMBURGEY et al., 2012). Corpos d'água que não secam são subdivididos em permanentes e semipermanentes conforme a variação de área registrada (sobreposição com o atributo extensão), sendo os temporários categorizados conforme o número de amostragens em que o corpo d'água apresentou secagem total (sobreposição com o atributo frequência e/ou duração (BOTH et al., 2008; IOP et al., 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). A importância da determinação dos atributos é reforçada

pelos resultados adquiridos em estudos que utilizam a variação de área do corpo d'água para a definição do hidroperíodo (BOTH et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; IOP et al., 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). De uma forma geral, esses estudos acabam relacionando a maior riqueza de espécies a corpos d'água com hidroperíodo temporário, o que representaria, em termos de distúrbio, valores intermediários do atributo extensão.

Apesar da constante atribuição da ação da HDI sobre as comunidades de anuros, são raras as pesquisas que levam em consideração os diferentes atributos que podem estar agindo, ou a sobreposição existente entre as definições de hidroperíodo e distúrbio. Nesse contexto, se faz necessária a realização de um estudo pontual sobre a real ação da Hipótese do Distúrbio Intermediário, estabelecendo a relação de seus atributos com as definições de hidroperíodo, bem como a influência de cada atributo com a variação de densidade, abundância e riqueza das espécies que compõe a comunidade. Estudos que buscam estabelecer padrões de variação em populações e comunidades perante hipóteses gerais, como a HDI, geralmente são baseadas em taxocenoses que possuem sua composição e seus padrões de atividade já descritos. Dessa forma é possível compreender a variação da comunidade e estabelecer os parâmetros que estão agindo sobre a sazonalidade de ocorrência das espécies. No entanto, a comunidade de anuros abordada no presente estudo, em campos úmidos no sul do Brasil, carece de informações quanto a esses fatores.

Campos úmidos costeiros

Apesar de ser constantemente atribuído um padrão climático subtropical à região sul do Brasil (OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015), o extremo sul do Rio Grande do Sul pode ser considerado uma área de transição climática (MALUF, 2000; WOLLMANN et al., 2015). Isso faz com que algumas regiões, como a do presente estudo (Figura 1; 32°43'41" S; 52°36'40" O), sejam classificadas como clima temperado úmido (MALUF, 2000), com temperatura média anual igual a 16,4°C, média do mês mais frio inferior a 11°C e pluviosidade acumulada anual de 1452 mm (WOLLMANN et al., 2015), enquanto regiões próximas (aprox. 100 km) são subtropicais (MALUF, 2000; OLIVEIRA et al., 2013; WOLLMANN et al., 2015; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Esse fato não traz apenas consequências de modificações de nomenclatura, mas nos mostra que o clima da região temperada no extremo sul do Brasil é sazonalmente marcado pela temperatura (WOLLMANN et al., 2015), com grandes variações térmicas ao longo do dia e das estações do ano, podendo ir de -7,2 à 28,1°C no mês mais frio

(julho) e de 9,3 à 42,8°C no mês mais quente (janeiro; Figura 2; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014; WOLLMANN et al., 2015).



Figura 1 – Localização geográfica da área de estudos, no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

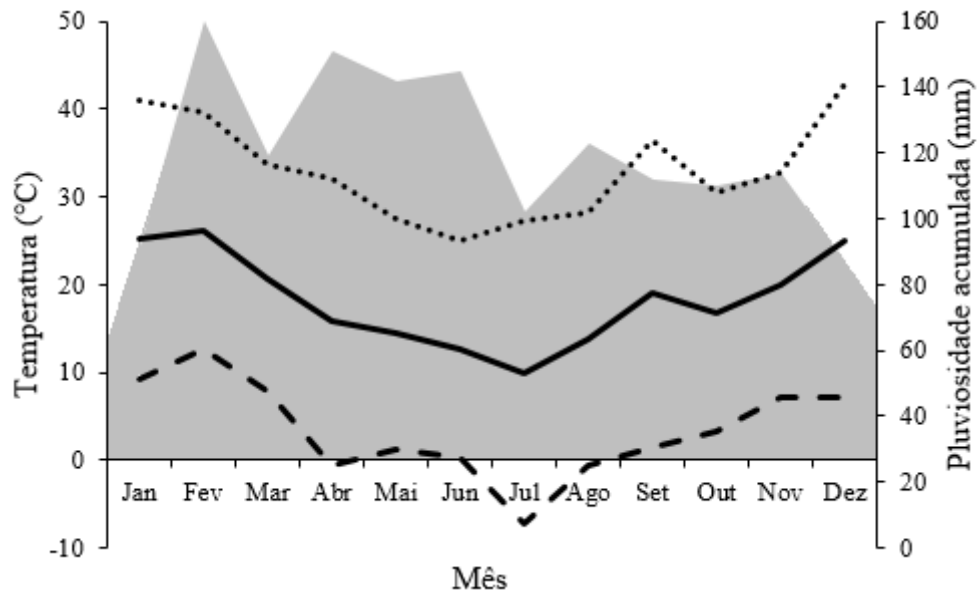


Figura 2 – Representação gráfica das variações da temperatura média (linha contínua), mínima (linha tracejada) e máxima (linha pontilhada) e pluviosidade acumulada (área preenchida) registradas por Wollmann et al. (2015) em campos úmidos costeiros no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

Não apenas a variação da temperatura apresenta características peculiares. O regime pluviométrico da região é definido como homogêneo, com uma pluviosidade anual acumulada

de 1448 mm distribuída igualmente entre as estações do ano (WOLLMANN et al., 2015). No entanto, devido à constituição plana e arenosa do solo nessas regiões, associados com a elevação das temperaturas e maior espaçamento dos eventos de chuva, em alguns períodos do ano pode haver déficit hídrico (WOLLMANN et al., 2015), reduzindo o número de corpos d'água temporários presentes no ambiente e/ou o tamanho de corpos d'água permanentes (XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Assim, pode ser considerado que mesmo sem haver sazonalidade pluviométrica, esses ambientes possuem estações secas e chuvosas.

Esse fato, associado aos campos úmidos costeiros, poderia produzir padrões de atividade distintos, tornando os campos úmidos costeiros um ambiente favorável para estudos envolvendo variações sazonais da atividade e estruturação, bem como estratégias reprodutivas em comunidades de anuros, extremamente sensíveis às variações ambientais. As variações climáticas da região geram padrões diferenciados de atividade quando comparados com áreas subtropicais adjacentes (HUCKEMBECK et al., 2012, OLIVEIRA et al., 2013, XIMENEZ; TOZETTI, 2015), tornando essencial a compreensão de mecanismos básicos de reprodução, tais como atividade de vocalização, padrões reprodutivos, período de recrutamento de girinos e juvenis. Adicionalmente, as extensas áreas naturais com predomínio de campos associados a corpos d'água com diferentes padrões de hidroperíodo (XIMENEZ et al., 2014) torna esse ambiente um laboratório a céu aberto. Esse fato, associado à baixa riqueza de espécies de anuros registrada para essa região (apx. 15 espécies; XIMENEZ et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2013), quando comparada com regiões tropicais, possibilita o isolamento de variáveis e proporciona um melhor entendimento da ação de fatores sobre a comunidade.

Estrutura da tese

Em um primeiro momento esta tese aborda a composição da comunidade e a variação sazonal da atividade de vocalização das espécies, bem como a influência de fatores abióticos e do hidroperíodo sobre a atividade reprodutiva, recrutamento e desenvolvimento dos girinos. Após essa caracterização foi possível determinar a ação da HDI sobre a densidade, abundância e riqueza das espécies presentes. Todos os capítulos da presente tese estão estruturados de acordo com as normas da Estrutura e apresentação de monografias, dissertações e teses da Universidade Federal de Santa Maria (MDT, 2015), e está dividida em três capítulos, a saber:

Capítulo I. *Dependência climática da atividade de vocalização diária e sazonal de anuros em campos alagados costeiros no extremo sul do Brasil.* Neste capítulo determinamos

os principais fatores responsáveis pela variação da atividade de vocalização sazonal e diária da comunidade de anuros. Para isso foi utilizado o sistema de registro de áudio automatizado, que potencializa a tomada de dados permitindo o registro consecutivo e ininterrupto em diversos corpos d'água;

Capítulo II. *Padrões de atividade reprodutiva, recrutamento de girinos e plasticidade do desenvolvimento larval de anuros (Amphibia) em campos úmidos costeiros do extremo sul do Brasil.* Este capítulo trata diretamente de fatores que permitem fazer inferências sobre a atividade reprodutiva das espécies. Para isso identificamos os padrões reprodutivos das espécies, levando em consideração os períodos de recrutamento de girinos e juvenis, bem como o tempo de desenvolvimento larval em ambiente natural. Identificamos a influência de variáveis abióticas, períodos de chuvas e secas, estações do ano e hidroperíodo sobre os padrões reprodutivos, recrutamento de girinos e juvenis e tempo de desenvolvimento larval;

Capítulo III. *Ação da hipótese do distúrbio intermediário sobre comunidade de anuros no sul do Brasil.* Neste capítulo, determinamos a composição dos principais atributos de um distúrbio (frequência, duração e extensão) presentes na *Hipótese do Distúrbio Intermediário*, com base em eventos de seca e variações de área em corpos d'água com diferentes padrões de hidroperíodo. Adicionalmente, verificamos a relação dos níveis de cada atributo de distúrbio com o hidroperíodo, averiguando as consequências sobre a densidade, abundância e riqueza de espécies presentes na comunidade.

REFERÊNCIAS

- AMBURGEY, S.; FUNK, W.C; MURPHY, M.; MUTHS, E. Effects of hydroperiod duration on survival, developmental rate, and size at metamorphosis in boreal chorus frog tadpoles (*Pseudacris maculata*). **Herpetologica**, v. 68, n. 4, p. 456-467. 2012.
- BABBITT, K.J.; BABER, M.J.; CHILDERS, D.L.; HOCKING, D. Influence of agricultural upland habitat type on larval anuran assemblages in seasonally inundated wetlands. **Wetlands**, v. 9, n. 1, p. 294-301. 2009.
- BABBITT, K.J.; TANNER, F.D. Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. **Wetlands**, v. 20, n. 2, p. 313-322. 2000.
- BOTH, C.; KAEFER, I.L.; SANTOS, T.G.; ZECHIN, S.T.Z. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. **Journal Natural History**, n. 42, v. 3, p. 205-222. 2008.

- BOTH, C.; SOLÉ, M.; SANTOS, T.G.; CECHIN, S.Z. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 324, n. 1, p. 125-138. 2009.
- BUCKLING, A.; KASSEN, R.; BELL, G.; RAINEY P.B. Disturbance and diversity in experimental microcosms. **Nature**, v. 408, n. 1, p. 961-964. 2000.
- BUNNELL, J.F.; CIRAOLO, J.L. The potential impact of simulated ground-water withdrawals on the oviposition, larval development, and metamorphosis of pond-breeding frogs. **Wetlands Ecology and Management**, v. 18, n. 1, p. 495-509. 2010.
- COHEN, J.S.; STACEY, N.G.; BLOSSEY, B. Quantity Counts: Amount of litter determines tadpole performance experimental microcosms. **Journal of Herpetology**, v. 46, n. 1, p. 85-90. 2012.
- CONNELL, J.H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1311 Denver R.J., Mirhadi N; Phillips M 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis : Response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. **Ecological Society of America**, v. 79, n. 6, p. 1859-1872. 1978.
- ESTEVEZ, F.A. **Fundamentos de limnologia**. 2ª Ed. Rio de Janeiro, Interciência, 1998, 602p. 1998.
- FOX, J.W. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 1, p. 86-92. 2013.
- GREEN, A.W.; HOOTEN, M.B.; GRANT, E.H.C.; BAILEY, L.L. Evaluating breeding and metamorph occupancy and vernal pool management effects for wood frogs using a hierarchical model. **Journal of Applied Ecology**, v. 50, n. 5, p. 1116-1123. 2013.
- HEYER, W.R.; MCDIARMID, R.W.; WEIGMANN, D.L. Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, v. 7, n. 1, p. 100-111. 1975.
- HOBBS, R.J.; HUENNEKE L.F. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. **Conservation Biology**, v. 6, n. 1, p. 324-337. 1992.
- HUCKEMBECK, S.; CLAUDINO, M.; CORREA, F.; BASTOS, R.F.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A.M.; GARCIA, A.M. Pattern activity and microhabitat use of *Pseudis minuta* Günther, 1858 (Anura, Hylidae) in a subtropical Biosphere Reserve in Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 1, p. 331-336. 2012.
- IOP, S.; CALDART, V. M.; GOMES, T.; CECHIN S. Z. T. What is the role of heterogeneity and spatial autocorrelation of ponds. **Zoological Studies**, v. 51, n. 1, p. 1094-1104. 2012.
- JOHST, K., HUTH, A. Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? **Diversity and Distribution**, v. 11, n. 1, p. 11-20. 2005.
- MACARTHUR, R.H. **Geographical ecology: patterns in the distribution of species**. Harper and Row, New York. 1972.

- MALUF, J.R.T. Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 8, n. 1, p. 141-150. 2000.
- MAY, R.M.; CRAWLEY, M.J.; SUGIHARA, G. **Communities: patterns. In Theoretical ecology principles and applications** (R. M. May; A. R. McLean, eds.). Oxford University Press, New York, p. 111-131. 2007.
- MDT. **Estrutura e apresentação de monografias, dissertações e teses**. 8th ed. Santa Maria: Editora da UFSM, 2015.
- NECKEL-OLIVEIRA, S. Effects of forest disturbance on breeding habitat availability for two species of anurans in the Amazon. **Copeia**, v. 1, n. 1, p. 186-192. 2007.
- OLIVEIRA, M.C.L.M.; SANTOS, M.B.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A.M. Diversity and associations between coastal habitats and anurans in southernmost Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 1, p. 575-582. 2013.
- PETRANKA, J. W.; MURRAY, S. S.; KENNEDY, C. A. Responses of amphibians to restoration of a southern Appalachian wetland: Perturbations confound postrestoration assessment. **Wetlands**, v. 23, n. 1, p. 278-290. 2003.
- PIANKA, E.R. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. **Ecology**, v. 50, n. 1, p. 498-502. 1969.
- PRADO, V.H.M.; ROSSA-FERES, D.C. *Multiple determinants of Anuran richness and occurrence in an agricultural region in South-eastern Brazil*. **Environmental Management**, v. 53, n. 1, p. 823-837. 2014.
- ROLON, A.S.; ROCHA, O.; MALTCHIK, L. Does the Lagoa do Peixe sandbar opening influence the macrophyte richness and composition in Southern Brazil wetlands? **Revista de Biologia Tropical**, v. 61, n. 1, p. 409-417. 2013.
- ROXBURGH, S.H.; SHEA, K.; WILSON, J.B. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. **Ecology**, v. 85, n. 1, p. 359-371. 2004.
- SANTOS, T. G.; ROSSA-FERES, D. C.; CASATTI, L. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 97, n. 1, p. 37-49. 2007.
- SEMLITSCH, R.D.; SCOTT, D.E.; PECHMAN, J.H.K.; GIBBONS, J.W. Structure and Dynamics of an Amphibian Community. In: **Long-term studies of vertebrate communities**. (Cody ML, Smallwood JA, eds). San Diego: Academic Press; 217-248. 1996.
- SHEA, K.; CHESSON, P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology*; **Evolution**, v. 17, n. 1, p. 170-176. 2002.
- SHEA, K.; ROXBURGH, S.H.; RAUSCHERT, E.S.J. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 491-508. 2004.

- SHEIL, D.; BURSLEM, D.F.R.P. Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. **Trends in Ecology & Evolution**, v. **28**, n. **1**, p. 571-572. 2013.
- SNODGRASS, J.W.; JAGOE, C.H.; BRYAN JR. A.L.; BRANT, H.A.; BURGER, J. Effects of trophic status and wetland morphology, hydroperiod, and water chemistry on mercury concentrations in fish. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. **57**, n. **1**, p. 171-180. 2000.
- VASCONCELOS, T.S.; SANTOS, T.G.; ROSSA-FERES, D.C.; HADDAD, C.F.B. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. **Canadian Journal Zoology**, v. **87**, n. **1**, p. 699-707. 2009.
- VIEIRA, M.V.; OLIFIERS, N.; DELCIELLOS, A.C.; ANTUNES, V.Z.; BERNARDO, L.R.; GRELLE, C.E.V.; CERQUEIRA, R. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. **Biological Conservation**, v. **142**, n. **1**, p. 1191-1200. 2009.
- VUJNOVIC, K.; WEIN, R.W.; DALE, M.R.T. Predicting plant species diversity in response to disturbance magnitude in grassland remnants of central Alberta. **Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne de Botanique**, v. **80**, n. **1**, p. 504-511. 2002.
- WELBORN, G.A.; SKELLY, D.K.; WERNER, E.E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. **27**, n. **1**, p. 337-63. 1996.
- WILLBY, N.J.; PYGOTT, J.R.; EATON, J.W. Inter-relationships between standing crop, biodiversity and trait attributes of hydrophytic vegetation in artificial waterways. **Freshwater Biology**, v. **46**, n. **1**, p. 883-902. 2001.
- WOLLMANN, C.A.; SIMIONI, J.P.D.; IENSEE, A.C. **Atlas climático da Estação Ecológica do TAIM: contribuição ao estudo do clima em unidades de conservação no Rio Grande do Sul**. Santa Maria, E-BOOK-PDF. 2015.
- XIMENEZ, S. S.; OLIVEIRA, M. C. L. M.; SANTOS, M. B.; TOZETTI, A. M. The influence of habitat configuration on anuran species composition in subtemperate wetlands of southernmost Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. **9**, n. **3**, p. 235-243. 2014.
- XIMENEZ, S. S.; TOZETTI, A. M. Seasonality in anuran activity and calling season in a Brazilian subtemperate wetland. **Zoological Studies**, v. **2015**, n. **1**, p. 54-47. 2015.
- ZACHARIAS, M.A.; ROFF, J.C. Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. **Journal of Biogeography**, v. **28**, n. **1**, p. 471-483. 2001.

CAPÍTULO I

**DEPENDÊNCIA CLIMÁTICA DA ATIVIDADE DE VOCALIZAÇÃO DIÁRIA E
SAZONAL DE ANUROS EM CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS NO EXTREMO SUL
DO BRASIL.**

DEPENDÊNCIA CLIMÁTICA DA ATIVIDADE DE VOCALIZAÇÃO DIÁRIA E SAZONAL DE ANUROS EM CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS NO EXTREMO SUL DO BRASIL.

Maurício Beux dos Santos¹, Bruno Madalozzo¹, Alexandro Marques Tozetti² & Sonia Zanini Cechin¹

¹Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

²Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.

RESUMO

A atividade de vocalização é um importante indicativo do padrão de atividade diária e sazonal dos anuros e pode ser regulada por diversos fatores. Nós estudamos os efeitos de fatores abióticos sobre a atividade de vocalização em uma comunidade de zona úmida subtemperada no extremo sul do Brasil. Através do sistema de registro de áudio automatizado, que potencializa a aquisição de dados, foram registradas 11 espécies ativas de dezembro de 2012 a abril de 2014. Diferente dos padrões subtropicais, onde a temperatura do ar exerce principal influência, a atividade de vocalização sazonal da comunidade foi relacionada com a temperatura da água e pluviosidade. Grande parte da dependência abiótica apresentada pela atividade das espécies esteve ligada à filogenia e padrões comportamentais reprodutivos, tornando as espécies da família Leptodactylidae ativas em estações quentes e evidenciando uma menor dependência térmica na família Hylidae. Em escala diária, a maioria das espécies encontradas apresentou atividade noturna e relação negativa com temperatura, reforçando a hipótese de que o principal preditor para o início da atividade de espécies noturnas é o pôr do sol.

Palavras chave: Anura; Atividade; Clima temperado; Campos úmidos; Pluviosidade.

CLIMATIC DEPENDENCE IN THE DAILY AND SEASONAL CALLING ACTIVITY OF ANURANS FROM THE COASTAL WETLANDS OF SOUTHERN BRAZIL

Maurício Beux dos Santos¹, Bruno Madalozzo¹, Alexandro Marques Tozetti² & Sonia Zanini Cechin¹

¹ Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.

ABSTRACT

The calling activity is an important indicator of the daily and seasonal patterns of frog activity, which can be regulated by several factors. We studied the effects of abiotic factors on the calling activity of a wetland frog community from the subtemperate climate of southern Brazil. Through automated audio recording system, an approach which enhances data acquisition in the field, we recorded 11 active frog species from December 2012 to April 2014. In contrast to subtropical patterns, in which the air temperature exerts major influence on frog activity, the calling activity of the studied community was mostly influenced by water temperature and rainfall. Much of the species' abiotic dependence was linked to the patterns of reproductive behavior and phylogeny, indicating that species of Leptodactylidae were more often active in the warmer seasons, whilst there was minor temperature dependence in Hylidae species. Most of the species was nocturnally-active and presented a calling activity negatively related to temperature, a pattern that reinforces the role of the sunset as a main abiotic predictor of the onset of calling activity in nocturnal species.

Keywords: Anura; Activity; Temperate climate; Wetlands; Rainfall.

INTRODUÇÃO

Para a maioria das espécies de anfíbios anuros a temporada de vocalização é o principal indicativo da atividade reprodutiva (WELLS, 2007; BARDIER et al., 2014). Diferentes abordagens têm sido adotadas em estudos de campo sobre a atividade de vocalização, tais como seu custo energético (RYAN et al., 1981), nicho temporal (CARDOSO; MARTINS, 1987; WILLACY et al., 2015), interações agonísticas (MARTINS; JIM, 2003), interferência acústica (SUN; NARINS, 2005; AMÉZQUITA et al., 2011) e comportamento reprodutivo (GOTTSBERGER; GRUBER, 2004). As atividades de vocalização diária e sazonal de anuros são reguladas por diferentes fatores ambientais, tais como precipitação (FUKUYAMA; KUSANO, 1992; HATANO et al., 2002), umidade relativa do ar (BOQUIMPANI-FREITAS et al., 2002), temperatura (NAVAS, 1996; XIMENEZ; TOZETTI, 2015) e fotoperíodo (BOTH et al., 2008; VAN SLUYS et al., 2012). Mais recentemente fatores como a disponibilidade e temperatura da água também foram apontados como causadores de modificações dos padrões de atividade diária e sazonal de anuros (WELLS, 2007; HILLMAN et al., 2009; AKMENTIS et al., 2014).

A baixa temperatura do ar, por exemplo, afeta diretamente os animais ectotérmicos devido a redução da atividade metabólica (OSEEN; WASSERSUG, 2002; TOZETTI et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2013), podendo causar uma redução da atividade de vocalização ou forrageio. A influência direta da temperatura sobre a atividade de anuros pode ser vista de forma clara em clima subtropical, onde as espécies das famílias Leptodactylidae, Bufonidae e Microhylidae, de uma forma geral, possuem a atividade diretamente ligada ao período mais quente do ano (HUCKEMBECK et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Em regiões subtropicais (BOTH et al., 2008; CANAVERO et al., 2008), apesar de curtos períodos de estiagem, as taxas pluviométricas são consideradas constantes ao longo do ano (CANAVERO; ARIM, 2009). Algumas espécies apresentam um padrão diferente, como a maioria das espécies pertencentes a família Hylidae (OSEEN; WASSERSUG, 2002) ou espécies cuja atividade parece estar intrinsicamente ligada a pluviosidade, ou umidade elevada. Um exemplo desse padrão é conferido a espécie *Pseudopaludicola falcipes* que, apesar de possuir uma maior atividade em meses quentes, pode apresentar picos de atividade em meses frios devido a presença de chuvas concentradas em um período (XIMENEZ; TOZETTI 2015).

Apesar de alguns padrões de atividade constantes para regiões tropicais e subtropicais, os fatores ambientais podem influenciar de forma diferente as espécies que ocupam um mesmo local (GOTTSBERGER; GRUBER, 2004). De forma que a variação diária e sazonal no da

atividade tem sido explicada através da interação entre os fatores ambientais e características ecológicas de cada espécie (AKMENTIS et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Fatores como o turno de vocalização (PIZZATTO et al., 2008), modos reprodutivos (VAN SLUYS et al., 2012), filogenia (BARDIER et al., 2014) e aspectos comportamentais tornam as espécies mais suscetíveis a determinados fatores abióticos. Por exemplo, algumas espécies que vocalizam durante o dia apresentam um comportamento associado à condições particulares de umidade elevada e/ou presença de chuvas (AKMENTIS et al., 2014), ou espécies que depositam os ovos em câmaras subterrâneas aumentariam a atividade em resposta a quantidade de chuva diária ou sazonal, devido ao alagamento das margens dos corpos d'água (BARDIER et al., 2014). Uma forma de melhorar a quantidade e qualidade dos dados em pesquisas de biodiversidade está na utilização do sistema de gravação automatizado (PETERSON; DORCAS, 1994; WILLACY et al., 2015). O monitoramento automatizado é considerado uma ferramenta eficaz para detecção de espécies (BLUMSTEIN et al., 2011), produzindo grandes quantidades de dados em campo, sobre escalas temporais prolongadas, o que não é viável quando consideradas as técnicas tradicionais de monitoramento (procura visual e auditiva) que necessitam trabalho intensivo, caro e logisticamente desafiador (ACEVEDO; VILLANUEVA-RIVERA, 2006; WILLACY et al., 2015).

Em comunidades de anuros de clima subtropical as chuvas são regularmente distribuídas ao longo do ano, sem estação de seca bem definida, havendo uma grande variação da temperatura entre as estações, o que torna a atividade da maioria das espécies de anuros concentrada nos meses mais quentes (setembro a março; BOTH et al., 2008). Algumas dessas divergências podem ser influenciadas pelo baixo esforço amostral empregado em comparação com o sistema de gravação automatizado (ACEVEDO; VILLANUEVA-RIVERA, 2006), de forma que o monitoramento intensivo pode fornecer dados mais precisos quanto a atividade de vocalização. A região costeira do extremo sul do Brasil, é considerada uma área de transição climática, possuindo características únicas (OLIVEIRA et al., 2013; WOLLMANN et al., 2015; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Esse fato, associados aos campos úmidos costeiros, poderia produzir padrões de atividade distintos. Nesse contexto, temos como objetivo verificar a influência de fatores abióticos sobre a atividade de vocalização sazonal e diária das espécies presentes em campos úmidos costeiros.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido de dezembro de 2012 a abril de 2014 na Estação Ecológica do TAIM (Esec TAIM; S 32° 20' - 33° 00':W 52° 20' - 52° 45'), que corresponde a uma área de 333950 km² distribuídos entre ambientes de banhados, praias, dunas, lagoas e ilhas (WOLLMANN et al., 2015). O local de amostragem (32°49'24''S : 52°38'31''O) corresponde a uma área de 16,2 Km² e conta com corpos d'água permanentes e temporários. A seleção dos corpos d'água foi feita com base em observações realizadas de agosto a novembro de 2012, obedecendo uma distância mínima de 400 metros entre os corpos d'água amostrados. O clima da região é classificado como temperado úmido (MALUF, 2000), com temperatura média anual igual a 16,4°C, média do mês mais frio inferior a 11°C e pluviosidade acumulada anual de 1452 mm (WOLLMANN et al., 2015).

Coleta de dados

Os dados foram coletados mensalmente, durante três dias seguidos, de dezembro de 2012 a abril de 2010 em nove corpos d'água consecutivamente através do sistema de gravação automatizado (ACEVEDO; VILLANUEVA-RIVERA, 2006). Foi instalado um gravador a um metro da margem de cada corpo d'água, inserido dentro de um cano PVC para evitar danos gerados pela chuva ao sistema eletrônico (Diâmetro = 40mm; Comprimento = 15 cm) e fixado ao topo de uma estaca de madeira medindo um metro de comprimento. Dessa forma, foram registradas 648 horas de áudio a cada mês, perfazendo um total de 11.016 horas de gravação.

A partir dos dados adquiridos, com a utilização de programa editor de áudio e automação de tarefa por *macro* (programado em linguagem C) foi selecionado 1 a cada 15 minutos de gravação transcorrida, quatro amostras por hora. O tratamento do áudio gerou 288 amostras, cada uma com 1 minuto de duração, por corpo d'água/mês, totalizando 44.064 amostras (734 horas e 24 minutos) em nove corpos d'água ao longo dos 17 meses. Para a análise das gravações foram verificadas a presença/ausência de vocalização emitida pelas espécies. Consideramos atividade de vocalização como qualquer atividade vocal realizada por um ou mais indivíduos de uma espécie nos intervalos de tempo analisados em nove corpos d'água. Através da análise dos áudios foi registrada, também, a presença/ausência de precipitação, pelo som que as gotas de chuva fazem na proteção dos gravadores. Os dados climáticos foram adquiridos por uma estação meteorológica móvel (WS-218), instalada na área de estudos.

Análise de dados

Para a verificação da variação sazonal da atividade de cada espécie foi calculada a frequência de ocorrência da vocalização mensal. Para tanto foram somados os registros de vocalizações de cada amostra dos três dias de gravações, posteriormente divididas pelo número total de amostras (288 amostras). Para testar a existência de sazonalidade no número de espécies vocalmente ativas, na atividade de vocalização da comunidade e de cada espécie que a compõe, foi utilizada a análise estatística circular (ZAR, 1999), através do programa ORIANA 4.0 (KOVACH, 2004). Os meses foram convertidos em ângulos variando de zero grau (janeiro) até 330° (dezembro). Nessa análise, cada ângulo (mês) foi associado ao número de espécies vocalmente ativas, a média da frequência de registro das espécies presentes na comunidade em cada mês e a frequência de registro de cada espécie individualmente. Os meses com maior frequência de registros correspondem a picos da atividade da comunidade ou da espécie analisada. Foram considerados na análise: (1) vetor médio (μ), que corresponde à média do período do ano na qual a maioria das espécies estava ativa ou que há maior atividade da espécie considerada; (2) desvio circular padrão (SD); e (3) o vetor r , que corresponde a média de concentração dos dados em torno do círculo (ano), variando de 0 (dados dispersos) a 1 (dados concentrados na mesma direção). Um resultado significativo do teste de Rayleigh ($p < 0,05$) indica que os dados não são uniformemente distribuídos e existe um significativo ângulo médio ou direção média (KOVACH, 2004), ou seja, há sazonalidade na atividade de vocalização da comunidade ou da espécie. Após identificada a estação de maior atividade, o mesmo teste foi utilizado para verificar a variação diária da atividade de cada espécie. As horas foram convertidos em ângulos variando de zero (00:00 hora) até 331° (23:00 horas).

Foram construídos Modelos de Regressão Generalizados (GRM, “*Generalized Regression Models*”; NELDER, 1972; MCCULLAGH, 1983), tanto para a comunidade como para cada espécie ao longo dos meses de estudo. Foram consideradas as variáveis contínuas temperatura mínima e máxima absoluta do ar (°C), temperatura mínima e máxima absoluta da água (°C), umidade relativa do ar mínima e máxima absoluta (%), pluviosidade acumulada em 3, 7, 15 e 30 dias anteriores ao final da coleta de dados de cada mês (mm), fotoperíodo (número de horas que compõe o período diurno) e frequência de chuva registrada durante o período amostral. Para a construção dos modelos para cada espécie ao longo das horas da estação de pico foram consideradas as variáveis temperatura mínima e máxima absoluta do ar (°C), umidade relativa do ar mínima e máxima absoluta (%) e frequência de chuva registrada durante o período amostral. Os dados de frequência e umidade relativa do ar foram transformados por Hellinger e o restante dos dados por $\text{Log}_{10}x+1$ (ZAR, 1999). Os GRM são tipos de análises que

ultrapassam limitações impostas pelas regressões lineares comuns, visto que, os dados utilizados podem ser considerados como sendo de várias famílias de distribuições de probabilidades e diferentes tipos de funções de regressão. Esses modelos foram construídos com a inclusão de variáveis passo-a-passo (“forward stepwise”; ZAR, 1999).

RESULTADOS

Foram registradas 11 espécies distribuídas em 4 famílias, com suas respectivas subfamílias, sendo elas: Hylidae (Hylinae – 4 spp.); Leptodactylidae (Leptodactylinae – 3 spp.), Leptodactylidae (Leiuperinae – 3 spp.) e Bufonidae (1 spp.; Tabela 1). Devido a dificuldades em diferenciar a vocalização das espécies do gênero *Physalaemus* (*P. gracilis* e *P. biligonigerus*), as mesmas foram agrupadas. O número de espécies vocalmente ativas varia sazonalmente ($R = 9,55$; $p < 0,01$) de forma que o número médio de indivíduos vocalmente ativos, apontada pelo vetor médio (Figura 1A), é encontrada em dezembro ($\mu = 343,8^\circ$; $SD = 81,21^\circ$; $r = 0,36$). O mês com maior número de indivíduos vocalmente ativos foi fevereiro de 2013 (10 espécies; Figura 1A) e coincide com a maior pluviosidade acumulada registrada (230 mm em 15 dias), bem como com o maior número de horas de chuva durante as amostragens (27,5 em 72 horas; Figura 2). O modelo gerado ($R^2=0,826$; $F=39,127$; $p<0,001$) mostra que a atividade de vocalização da comunidade ao longo do ano foi influenciada pela temperatura máxima da água ($\beta=0,844$ $p<0,001$) e pluviosidade acumulada em 15 dias ($\beta=0,357$; $p=0,004$; Tabela 1; Figura 1B; Figura 2). Em escala diária, a atividade de vocalização da comunidade foi considerada cíclica ($R = 1706,95$; $p < 0,01$; Figura 1B) com valor médio às 23:00 ($\mu = 350^\circ$; $SD = 62,39^\circ$; $r = 0,55$) e considerada noturna (Figura 1B). A maior atividade de vocalização foi registrada a 01:00 hora, de forma que o modelo gerado ($R^2=0,74$; $F=67,663$; $p<0,001$) apontou a influência da umidade relativa do ar mínima absoluta ($B=0,869$; $p<0,001$).

Tabela 1 – Resultados da análise estatística circular para sazonalidade da atividade de vocalização e resultados para o Modelo de Regressão Generalizado com “*forward stepwise*”. Valores de “F” e R² para os modelos gerados para cada espécie e coeficiente Beta para as variáveis explicativas (coeficiente de regressão obtido pelo comparativo das variáveis independentes). Rayleigh = valor “z” para uniformidade do teste de Rayleigh; μ (°) = valor, em graus, do vetor médio, acompanhado do mês e estação correspondente; SD (°) = desvio padrão circular, em graus; r = e comprimento do vetor. Chuva = frequência de incidência de chuva; T_{mín} ag = temperatura mínima absoluta da água; T_{máx} ag = temperatura máxima absoluta da água; U_{mín} = umidade mínima absoluta do ar; Pluv = pluviosidade acumulada em sete dias; Foto = fotoperíodo.

Espécie	Análise estatística circular				Modelo de Regressão Generalizado							
	Rayleigh	μ (°)	SD (°)	r	F	R ²	Chuva	T _{mín} ag	T _{máx} ag	U _{mín}	Pluv	Foto
Hylidae												
Hyliinae												
<i>Dendropsophus sanborni</i>	185,44***	327,76	31,27	0,56	17,08	0,66***				0,38*		0,92***
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	26,16***	326,32	109,65	0,16	7,67	0,45**			1,52**			-1,13*
<i>Pseudis minuta</i>	236,15***	323,16	66,68	0,50	14,44	0,62***		-1,17*	1,85**			
<i>Scinax squalirostris</i>	13,12***	36,12	92,81	0,26	-	-						
Leptodactylidae												
Leptodactylinae												
<i>Leptodactylus gracilis</i>	149,47***	2,71	24,70	0,91	5,98	0,23*						0,53*
<i>Leptodactylus latinasus</i>	77,71***	344,13	55,85	0,62	21,93	0,56***						0,77***
<i>Leptodactylus latrans</i>	172,19***	349,60	41,36	0,77	23,26	0,84***		-0,62**		0,53***		0,18***
Leiuperinae												
<i>Physalaemus spp.</i>	190,97***	1,20	46,21	0,72	18,23	0,76***		-0,50*			0,55**	0,89***
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	180,84***	338,09	69,11	0,48	9,58	0,34**					0,62**	
Bufonidae												
<i>Rhinella dorbignyi</i>	99,35***	19,78	30,12	0,87	12,82	0,59***	4,41**					

^PPrimavera; ^VVerão; *** p<0,001; ** p<0,01; *p<0,05.

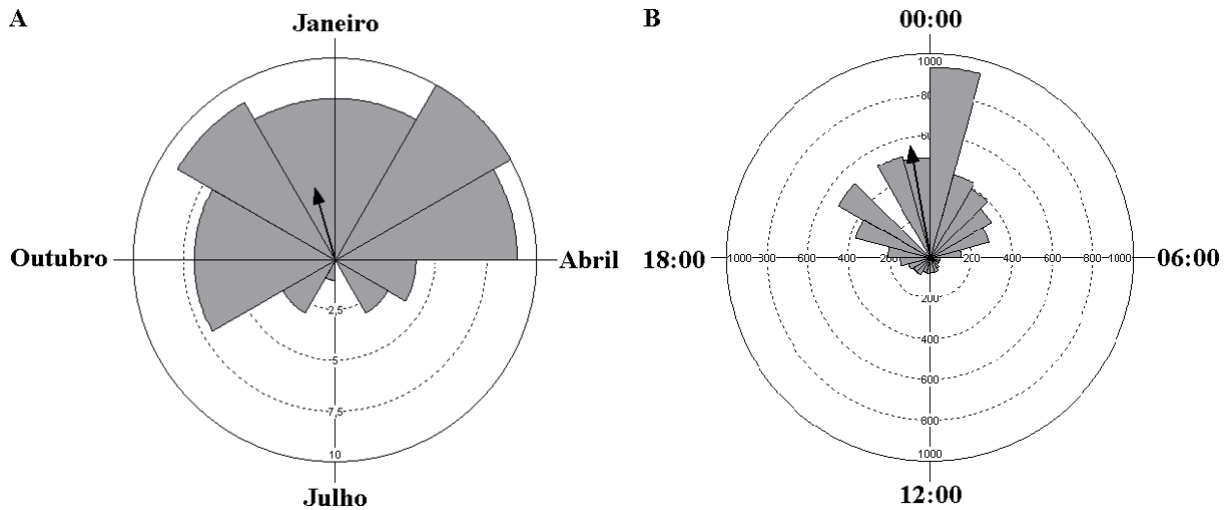


Figura 1 - Diagrama de rosa da análise circular e comprimento médio do vetor (r), indicado pela seta, para o número de espécies de anfíbios anuros vocalmente ativos (A; $r = 0,36$) e frequência de registros de vocalização ao longo do dia (B; $r = 0,46$). A seta representa uma medida de concentração de espécies vocalmente ativos ao longo dos meses (A) e frequência de registro ao das horas (B).

Todas as espécies apresentaram variação da atividade ao longo do ano, no entanto o pico de atividade anual diverge entre as espécies (Tabela 1; Figura 2). As espécies das famílias Leptodactylidae e Bufonidae tiveram o pico de atividade de vocalização no verão e as pertencentes a família Hylidae na primavera, com exceção de *S. squalirostris* que teve maior atividade no verão (Tabela 1; Figura 2). Apesar da similaridade dos picos de vocalização o fator determinante para a atividade de vocalização variou, de forma que: *D. sanborni*, *L. gracilis*, *L. latinasus* e *Physalaemus spp.* foram influenciadas principalmente pelo fotoperíodo; *H. pulchellus* e *P. minuta* pela temperatura máxima absoluta da água; *L. latrans* pela temperatura mínima da água; *P. falcipes* pela pluviosidade acumulada; *R. dorbignyi* pela frequência de chuva ao longo dos dias amostrados (Tabela 1; Figura 2).

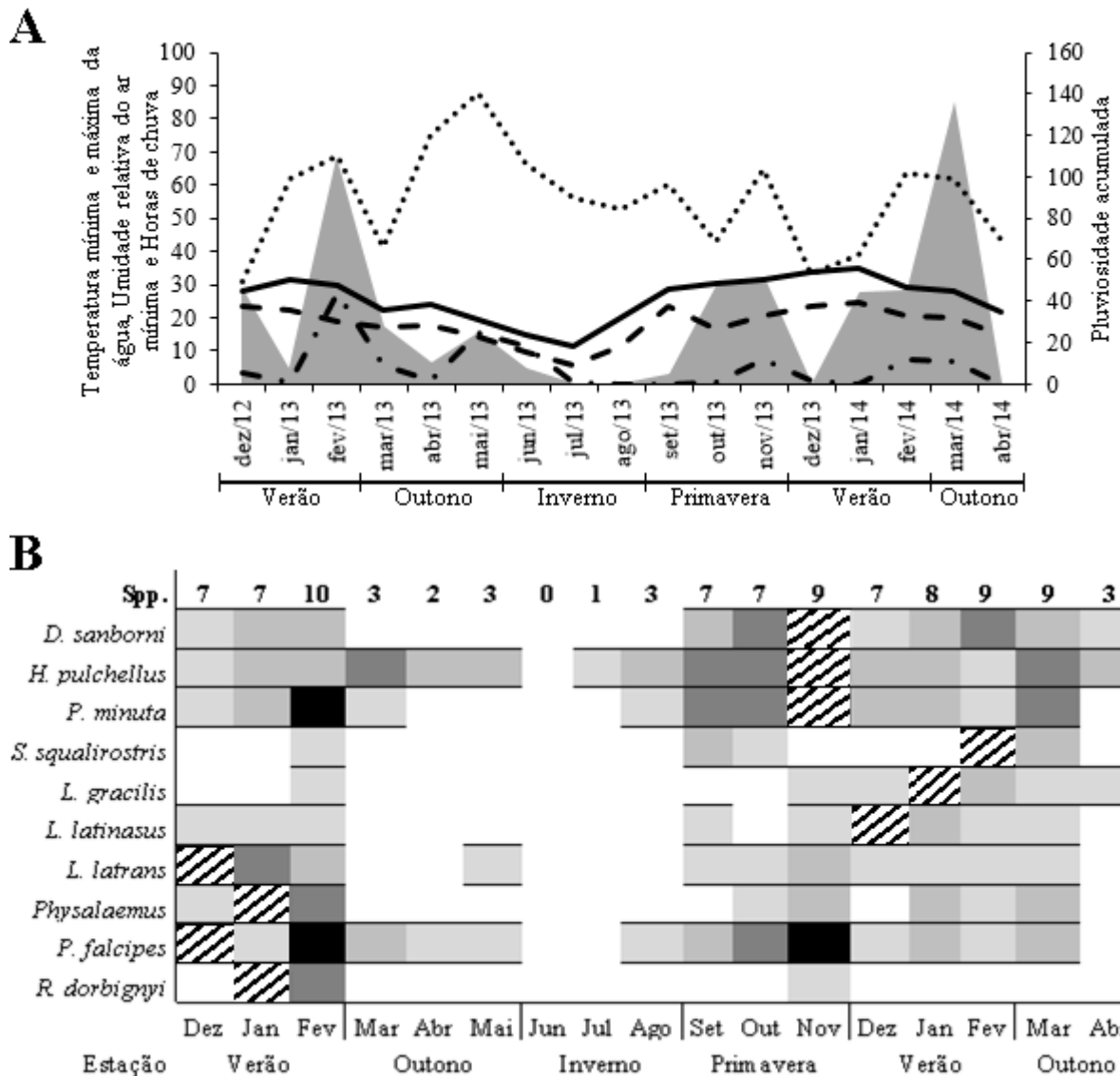


Figura 2 – (A) Variação mensal da temperatura máxima (linha contínua) e mínima (linha tracejada) da água (°C), umidade relativa do ar mínima absoluta (linha pontilhada; %), pluviosidade acumulada em sete dias (área cinza; mm) e horas de chuva de dezembro de 2012 a abril de 2014. (B) Atividade de vocalização mensal das espécies de anfíbios anuros em área de campos alagados no extremo sul do Brasil, durante dezembro de 2012 a abril de 2014. O número de espécies vocalmente ativas em cada mês é mostrado no topo do gráfico e as categorias de machos vocalizando foram representadas por: branco - nenhum registro; cinza claro - entre 0,1 e 3,99 horas de atividade diária; cinza médio - entre 4 e 7,99 horas de atividade diária; cinza escuro - entre 8 e 11,99 horas de atividade diária e; preto - entre 12 e 17 horas de atividade diária; barras transversais – atividade máxima.

A maioria das espécies foi considerada noturna, com pico de atividade variando das 20:00 à 01:00 hora (Figura 3), havendo continuidade da atividade de vocalização durante o período noturno e redução ao amanhecer (06:00 horas). Apenas uma das espécies, *P. falcipes*, foi considerada diurna, com pico de atividade as 17:00 horas e rápida redução no decorrer das horas (Tabela 2; Figura 3). A atividade de vocalização da espécie *L. gracilis* aparenta estar ligada às

primeiras horas da noite. Da mesma forma que a atividade anual, o principal fator determinante para a atividade de vocalização ao longo das horas do dia variou (Tabela 2), sendo: *P. minuta*, *L. latrans*, *Physalaemus spp.* e *R. dorbignyi* influenciadas negativamente pela temperatura máxima; *S. squalirostris* negativamente pela temperatura mínima do ar; *P. falcipes* positivamente pela temperatura mínima do ar e; *L. gracilis* positivamente pela umidade relativa do ar máxima absoluta. Apesar do resultado positivo dos modelos gerados, a atividade diária das espécies *D. sanborni*, *H. pulchellus* e *L. latinasus* não apresentaram relação com as variáveis abióticas.

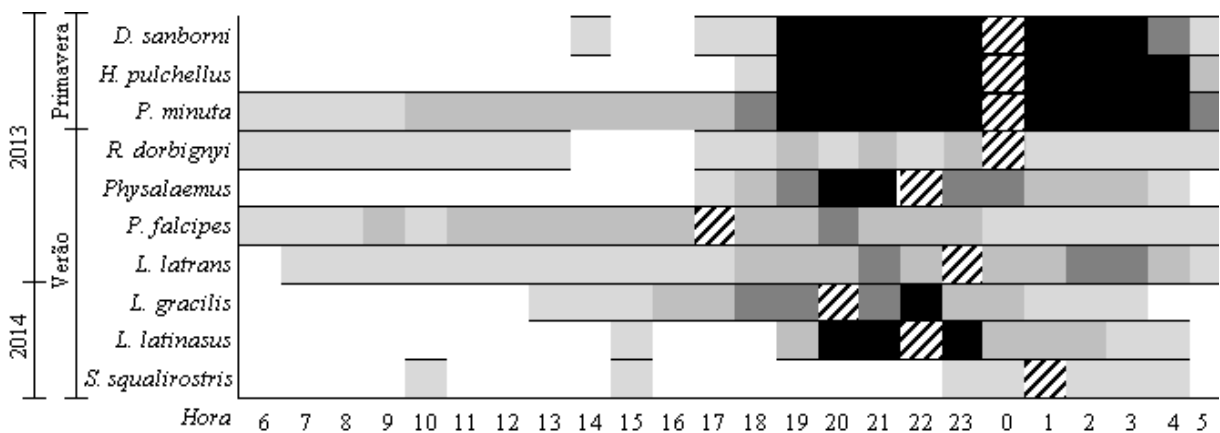


Figura 3 - Horário de vocalização das espécies de anfíbios anuros em área de campos alagados no extremo sul do Brasil com respectivas estações de maior atividade, primavera (setembro a novembro) e verão (dezembro de 2012 a fevereiro de 2013) de 2013 e verão (dezembro de 2013 a fevereiro de 2014) de 2014. As amostragens foram realizadas a cada 15 minutos e a atividade de vocalização estimada a partir do somatório da frequência de ocorrência em nove dias (três dias em cada mês da estação). O número de registros por hora está representado por: branco - nenhum registro; cinza claro - 1 a 7 registros; cinza médio - 8 a 14 registros; cinza escuro - 15 a 21 registros; preto - 22 a 36 registros e; barras transversais - pico de atividade indicado pelo vetor médio (μ) da análise circular.

Tabela 2 – Resultados da análise estatística circular para variação da frequência de ocorrência ao longo das horas do dia e resultados para o Modelo de Regressão Generalizado com “*forward stepwise*”. Valores de “F” e R² para os modelos gerados para cada espécie e coeficiente Beta para as variáveis explicativas (coeficiente de regressão obtido pelo comparativo das variáveis independentes). Rayleigh = valor “z” para uniformidade do teste de Rayleigh; μ (°) = valor, em graus, do vetor médio, acompanhado do horário correspondente; SD (°) = desvio padrão circular, em graus; r = e comprimento do vetor. T_{mín ar} = temperatura mínima absoluta do ar; T_{máx ar} = temperatura máxima absoluta do ar; U_{mín} = umidade mínima absoluta do ar; U_{máx} = umidade máxima absoluta do ar e; Chuva = frequência de incidência de chuva;

Espécie	Análise estatística circular				Modelo de Regressão Generalizado					
	Rayleigh	μ (°)	SD (°)	r	F	R ²	T _{mín ar}	T _{máx ar}	U _{máx}	Chuva
Hylidae										
Hylinae										
<i>D. sanborni</i>	131,00***	334,67	50,98	0,67	10,75	0,61***				
<i>H. pulchellus</i>	161,91***	349,46	50,76	0,67	15,75	0,70***				
<i>P. minuta</i>	47,62***	337,72	86,36	0,32	13,61	0,67***		-1,81*	-1,62**	
<i>S. squalirostris</i>	5,72**	21,86	58,10	0,59	8,21	0,43**	-1,62**			
Leptodactylidae										
Leptodactylinae										
<i>L. gracilis</i>	95,98***	293,12	43,31	0,75	8,85	0,45**	1,27*		1,79**	
<i>L. latinasus</i>	99,00***	318,65	34,94	0,83	7,22	0,40**				
<i>L. latrans</i>	23,28***	339,56	83,42	0,34	9,54	0,58***		-1,09*		-0,74***
Leiuperinae										
<i>Physalaemus</i>	97,26***	319,65	44,74	0,73	9,21	0,58***		-1,45**		-0,63***
<i>P. falcipes</i>	16,84***	252,49	91,52	0,27	8,44	0,55***	1,10*			-0,37*
Bufonidae										
<i>R. dorbignyi</i>	8,93***	336,52	90,95	0,28	19,71	0,74***	1,35***	-2,07***		-0,42**

*** p<0,001; ** p<0,01; *p<0,05.

DISCUSSÃO

Nossos dados revelam um padrão sazonal de atividade similar ao já descrito em outras comunidades de anuros em banhados subtemperado (HUCKEMBECK et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015) onde há um padrão sazonal predominantemente relacionado com temperatura da água e pluviosidade. A dependência da temperatura tem sido atribuída ao inverno rigoroso para os padrões tropicais registrado no extremo sul do Brasil. Nessa região, as baixas temperaturas (próximas a zero nos dias mais frios do ano) impõem limitações devido à redução da taxa metabólica (LILLYWHITE, 1974; OLIVEIRA et al., 2013;

XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Essa relação com o clima da região também é abordada por Ximenez e Tozetti (2015), onde a captura de indivíduos nos meses mais frios do ano esteve ligada a dias de temperaturas mais altas, e reforçada pelos resultados encontrados neste estudo, onde um maior número de espécies vocalmente ativas foi registrada em um dos meses mais quentes do ano. Adicionalmente, 60% das espécies do presente estudo (famílias Leptodactylidae e Bufonidae) apresentaram pico de atividade no verão e 70 % não estiveram ativas durante o inverno. Por fim, a atividade sazonal das espécies pode estar relacionada às características filogenéticas (BARDIER et al., 2014), de forma que, com exceção de *S. squalirostris*, as espécies pertencentes à família hilídea tiveram pico de atividade na primavera e todas as espécies da família Leptodactylidae e *R. dorbignyi* (Bufonidae) tiveram o pico de atividade no verão, a estação de maior fotoperíodo e com chuvas mais intensas e frequentes. Elementos da história de vida ou estratégias reprodutivas podem influenciar o padrão da temporada de reprodução das espécies. As espécies do gênero *Leptodactylus* que constroem ninhos de espuma, por exemplo, contam com um recurso que minimiza dependência do ambiente aquático para reprodução (BARDIER et al., 2014). Mais especificamente, espécies do grupo *L. fuscus* (*L. gracilis* e *L. latinasus*) possuem uma certa independência dos ambientes aquáticos para reprodução porque seus ninhos de espuma são construídos em câmaras subterrâneas (BARDIER et al., 2014).

A relação de dependência da atividade de vocalização com a temperatura da água, ao invés da temperatura do ar, encontrada nesse estudo já foi relatada para anuros de clima temperado e é considerada importante tanto para a atividade dos girinos quanto para a dos adultos (OSEEN; WASSERSUG, 2002). De uma forma geral, espécies com pico de atividade de vocalização na primavera são fisiologicamente adaptadas para águas com temperaturas mais baixas (SALTHER; MECHAM, 1974; OSEEN; WASSERSUG, 2002). Adicionalmente, para espécies predominantemente aquáticas, o efeito das baixas temperaturas do ar pode ser contornado pela utilização dos ambientes mais rasos do corpo d'água, que aquecem mais rapidamente (VAN GELDER; HOEDEMAEKERS, 1971; OSEEN; WASSERSUG, 2002). O presente estudo é o primeiro a relacionar a temperatura da água com a atividade de vocalização nessa região, de forma que a relação com essa variável pode ser algo recorrente, mas pouco explorado (HUCKEMBECK et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). As taxas de sobrevivência de ovos e girinos dependem criticamente da temperatura da água (OSEEN; WASSERSUG, 2002), por isso é razoável esperar que a temperatura da água, principalmente em ambientes abertos devido a maior amplitude térmica, seja uma das influências principais para a reprodução. Dessa forma, é

pertinente apontar que a temperatura da água presente no ambiente possui uma menor amplitude térmica quando comparada com a temperatura do ar. Assim, a maior constância térmica presente nos corpos d'água reflete melhor a passagem das estações, uma vez que a amplitude térmica encontrada no inverno ($10,19 \pm 8,21^{\circ}\text{C}$) e verão ($24,05 \pm 11,25^{\circ}\text{C}$) seria amenizada nesse ambiente (inverno = $12,15 \pm 4,71^{\circ}\text{C}$; verão = $27,79 \pm 5,89$). Não obstante, a temperatura da água tem sido apontada como um dos principais determinantes para a presença de girinos em um ambiente, onde a temperatura máxima crítica de uma espécie seria um dos fatores responsáveis pela estação reprodutiva (DUARTE et al., 2012). Dessa forma, mesmo que hipoteticamente, espécies cujos girinos apresentam uma menor tolerância térmica iniciariam o período reprodutivo mais cedo (primeiros meses de primavera; e. g. *H. pulchellus*, *P. minuta* e *D. sanborni*) enquanto espécies com maior tolerância térmica teriam uma maior atividade nos meses de verão (e. g. *L. latrans*, *L. latinasus* e *L. gracilis*). Embora essa hipótese necessite de corroboração empírica, estudos recentes abordando tolerância térmica das espécies subtropicais e temperadas têm demonstrado que as temperaturas da água exercem grande influência no estabelecimento de espécies e desenvolvimento dos girinos (DUARTE et al., 2012), reforçando a importância de avaliar os efeitos das variáveis ambientais de forma independente para cada espécie (STEELMAN et al., 2010; XIMENEZ; TOZETTI, 2015).

A influência da pluviosidade acumulada sobre a comunidade vai de encontro ao que é postulado para regiões subtropicais, devido a homogeneidade no padrão de chuvas (HEYER, 1973; BOQUIMPANI-FREITAS et al., 2002; OLIVEIRA et al., 2013), sendo também pouco relatada em comunidades de clima temperado (HARTEL et al., 2007; AKMENTIS et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Esse fato pode ser explicado pelas características do local de estudo. A região costeira do extremo sul do Brasil é situada em uma área de transição climática (MALUF, 2000), sofrendo influências diretas de grandes sistemas lagunares e do Oceano Atlântico (WOLLMANN et al., 2015). Embora o regime pluviométrico da região possa ser considerado homogêneo (MALUF, 2000; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014), com 314,5 mm registrados para estação do ano mais seca (outono), a área de estudo possui períodos em que os corpos d'água sofrem uma redução abrupta, ou secagem total (dezembro e janeiro). Esse fato coincide com a redução ou interrupção da atividade da maioria das espécies estudadas, de forma que a dependência da atividade pode estar diretamente ligada ao hidroperíodo dos corpos d'água. A intensificação das chuvas, mesmo nos períodos mais secos, possui relação direta com o tamanho dos corpos d'água dessa região, proporcionando um aumento da disponibilidade de ambientes a serem ocupados (e.g. margens alagadas; dados não publicados). Esse fato poderia estar proporcionando o início, ou intensificação, da atividade de

algumas espécies, como por exemplo *L. gracilis* e *L. latinasus*, que possuem o modo reprodutivo 13 (HADDAD; PRADO, 2005) onde as desovas são realizadas em cavernas subterrâneas em ambientes úmidos na beira dos corpos d'água (BARDIER et al., 2014), *P. falcipes* que utiliza as margens alagadas dos corpos d'água como sítio de vocalização (XIMENEZ; TOZETTI, 2015) ou *R. dorbignyi* cujo padrão reprodutivo é classificado como explosivo, apresentando uma forte relação com a frequência diária de chuvas.

Mesmo que em alguns casos tenha sido um dos fatores de menor contribuição no modelo gerado, o fotoperíodo foi considerado um dos definidores da atividade ao longo dos meses, para a maioria das espécies (*D. sanborni*, *H. pulchellus*, *L. gracilis*, *L. latinasus*, *L. latrans*, *Physalaemus spp.*). O uso dessa variável, e as inferências feitas a partir dela, vêm sendo abordada em alguns trabalhos (CANAVERO; ARIM, 2009; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Segundo os autores, em regiões de clima tropical a influência do fotoperíodo é menos intensa devido à baixa amplitude anual. Por outro lado, em regiões subtropicais há uma maior associação com a temperatura, umidade do ar e, em alguns casos, pluviosidade (BOTH et al., 2008; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Os dados do presente estudo reforçam essa hipótese, uma vez que 60% das espécies registradas apresentaram alguma relação com o fotoperíodo. Um padrão de dependência similar foi mostrado para uma comunidade de regiões próximas (XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Dessa forma, um maior fotoperíodo aumentaria o tempo que o solo fica exposto à incidência solar, afetando diretamente a temperatura e umidade (CANAVERO; ARIM, 2009). Essa maior exposição, associada com os ambientes abertos de solo arenoso da região, pode gerar maior variação térmica influenciando diretamente a comunidade (HUCKEMBECK et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015).

Não foi encontrado um padrão claro de dependência da atividade ao longo do dia. A única resposta constante adquirida foi que a comunidade é predominantemente noturna. A partir do nascer do sol a temperatura do ar aumenta havendo também a redução da umidade relativa, o que torna as noites, comparadas ao período diurno, mais frias e úmidas. Segundo Oseen e Wassersug (2002), anuros podem usar a baixa luz ambiente como uma sugestão para a atividade, tornando o pôr do sol um dos melhores preditores para a atividade de muitas espécies (OSEN; WASSERSUG, 2002; BOTH et al., 2008; BARDIER et al., 2014), o que explica a falta de relações com variáveis abióticas e resultados de relação negativa dos modelos encontrados no presente estudo. Neste caso, a resposta a fatores abióticos seria uma resposta secundária, de forma que a maior intensidade da atividade de vocalização estaria sendo

determinada pelo pôr do sol. Esse fato é reforçado pela relação positiva da temperatura mínima do ar com a atividade de vocalização da única espécie considerada diurna, *P. falcipes*.

O presente estudo é o primeiro a associar a atividade de vocalização à temperatura da água no sul do Brasil. É importante salientar que grande parte da dependência abiótica apresentada pela comunidade pode ser explicada com base em características comportamentais das espécies, onde a temperatura da água mostrou exercer uma influência pouco conhecida, ou explorada. Apesar dos padrões gerais para comunidades de anuros de zonas subtropicais no sul do Brasil estar ligados a temperatura, mostramos que em regiões temperadas e subtemperada adjacentes pode existir influência direta da precipitação. Por fim, a grande divergência na dependência da atividade ao longo do dia, e alguns casos ao longo do ano, sugere que muitos fatores abióticos estão agindo de forma secundária, havendo influência direta do fotoperíodo ao longo das estações e do pôr do sol ao longo do dia.

REFERÊNCIAS

- ACEVEDO, M. A.; VILLANUEVA-RIVERA, L. J. Using automated digital recording systems as effective tools for the monitoring of birds and amphibians. **Wildlife Society Bulletin**, v. 34, n. 1, p. 211-214. 2006.
- AKMENTIS, M. S.; PEREYRA, L. C.; SANABRIA, E. A.; VAIRA, M. Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct-developing frog of subtropical Andean forests of Argentina. **Bioacoustics**, v. 24, n. 1, p. 89-99. 2014.
- AMÉZQUITA, A.; FLECHAS, S. V.; LIMA, A. P.; GASSER, H.; HÖDL, W. Acoustic interference and recognition space within a complex assemblage of dendrobatid frogs. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, v. 108, n. 1, p. 17058-17063. 2011.
- BARDIER, C.; CANAVERO, A.; MANEYRO, R. Temporal and Spatial Activity Patterns of Three Species in the *Leptodactylus fuscus* Group (Amphibia, Leptodactylidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 9, n. 2, p. 106–113. 2014.
- BLUMSTEIN, D. R.; MENNHIL, D. J.; CLEMINS P. Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 1, p. 758-67. 2011.
- BOQUIMPANI-FREITAS, L.; ROCHA, C. F. D.; VAN SLUYS, M. Ecology of the horned leaf-frog, *Proceratophrys appendiculata* (Leptodactylidae), in an insular atlantic rainforest area of southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 1, p. 318-322. 2002.

- BOTH, C.; KAEFER, I. L.; SANTOS, T. G.; ZECHIN, S. T. Z. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. **Journal Natural History**, v. 42, n. 3, p. 205-222. 2008.
- CANAVERO, A.; ARIM, M.; BRAZEIRO, A. Geographic variations of seasonality and coexistence in communities: the role of diversity and climate. **Austral Ecology**, v. 34, n. 1, p. 741-750. 2009.
- CANAVERO, A.; ARIM, M.; NAYA, D. E.; CAMARGO, A.; ROSA, I.; MANEYRO, R. Calling activity patterns in anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. **Northwest Journal of Zoology**, v. 4, n. 1, p. 29-41. 2008.
- CARDOSO, A. J.; MARTINS, J. E. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. **Papeis Avulsos de Zoologia**, v. 36, n. 1, p. 279-285. 1987.
- DUARTE, H.; TEJEDO, M.; KATZENBERGER M. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. **Global Change Biology** v. 18, n. 1, p. 412–421. 2012.
- FUKUYAMA, K.; KUSANO, T. Factors affecting breeding activity in a stream-breeding frog, *Buergeria buergeri*. **Journal of Herpetology**, v. 26, n. 1, p. 88-91. 1992.
- GOTTSBERGER, B.; GRUBER, E. Temporal partitioning of reproductive activity in a Neotropical anuran community. **Journal of Tropical Ecology**, v. 20, n. 1, p. 271-280. 2004.
- HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Bioscience**, v. 55, n. 3, p. 207-217. 2005.
- HARTEL, T.; SAS, I.; PERNETTA, A. P.; GELTSH, I. C. The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review. **Northwest Journal of Zoology**, v. 3, n. 1, p. 127-145. 2007.
- HATANO, F. H.; ROCHA, C. F. D.; VAN SLUYS, M. Environmental factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hylodes phyllodes*: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 1, p. 314-318. 2002.
- HEYER, W. R. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. **Journal of Herpetology**, v. 7, n. 1, p. 337-361. 1973.
- HILLMAN, S. S.; WITHERS, P. C.; DREWES, R. C.; HILLYARD, S. D. **Ecological and environmental physiology of amphibians**. New York, NY: Oxford University Press. 2009.
- HUCKEMBECK, S.; CLAUDINO, M.; CORREA, F.; BASTOS, R. F.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A. M.; GARCIA, A. M. Pattern activity and microhabitat use of *Pseudis minuta* Günther, 1858 (Anura, Hylidae) in a subtropical Biosphere Reserve in Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 1, p. 331-336. 2012.

- KOVACH COMPUTING SERVICES. **MultiVariate Statistical Package. v. 3.13I**. Available from: www.kovcomp.com 2004.
- LILLYWHITE, H. B. How frogs regulate their body temperature. **Environ Southwest**, v. 465, n. 1, p. 3-6. 1974.
- MCCULLAGH, P.; NELDER, J. A. **Generalized Linear Models**. Chapman and Hall, London. 1983.
- MALUF, J. R. T. Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 8, n. 1, p. 141-150. 2000.
- MARTINS, I. A.; JIM, J. Bioacoustic analysis of advertisement call in *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura, Hylidae) in Botucatu, São Paulo, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n. 1, p. 507-516. 2003.
- NAVAS, C. A. The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation species. **Journal of Herpetology**, n. 30, v. 4, p. 488-497. 1996.
- NELDER, J. A; WEDDERBURN, R. W. M. Generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 135, n. 1, p. 370-384. 1972.
- OLIVEIRA, M. C. L. M.; SANTOS, M. B.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A. M. Diversity and associations between coastal habitats and anurans in southernmost Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 1, p. 575-582. 2013.
- OSEEN, K.L.; WASSERSUG, R. J. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. **Oecologia**, v. 133, n. 1, p. 616-625. 2002.
- PETERSON, C.R.; DORCAS, M.E. Automated data acquisition. 47-57. *In*: W.R. Heyer, R.W. McDiarmid, M. Donnelly, and L. Hayek, (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1994
- PIZZATO, L. P.; CANTOR, M.; OLIVEIRA, J. L.; MARQUES, O. A. V.; COPOVILLA, V.; MARTINS, M. Reproductive ecology of dipsadine snakes, with emphasis on south american species. **Herpetologica**, v. 64, n. 2, p. 168-179. 2008.
- RYAN, M. J.; TUTTLE, M. D.; TALF, L. K. The cost and benefits of frog chorusing behavior. **Behavioral Ecology Sociobiology**, v. 8, n. 1, p. 273-278. 1981.
- SALTHER, S. N.; MECHAM, J. S. Reproductive and courtship patterns. *In*: Lofts B (ed) **Physiology of the amphibia**, vol II. Academic Press, New York, pp 310–521. 1974.
- SUN, J. W. C.; NARINS, P. M. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. **Biological Conservation**, v. 121, n. 1, p. 419-427. 2005.
- STEELMAN, C. K.; DORCAS, M. E. Anuran calling survey optimization: developing and testing predictive models of anuran calling activity. **Journal of Herpetology**, v. 44, n. 1, p. 61-68. 2010.

- TOZETTI, A. M.; PONTES, G. M. F.; MARTINS, M. B.; OLIVEIRA, R. B. Temperature preferences of *Xenodon dorbignyi*: field and experimental observations. **Herpetological Journal**, v. 20, n. 1, p. 277-280. 2010.
- VAN GELDER, J. J.; HOEDEMAEKERS, H. C. M. Sound activity and migration during the breeding period of *Rana temporaria* L. *R. arvalis* Nilsson, *Pelobates fuscus* Laur. and *Rana esculenta* L. **Journal of Animal Ecology**, v. 40, n. 1, p. 559-568. 1971.
- VAN SLUYS, M.; MARRA, R. V.; BOQUIMPANI-FREITAS, L.; ROCHA, C. F. D. Environmental factors affecting calling behavior of sympatric frog species at an Atlantic Rain Forest Area, southeastern Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 46, n. 1, p. 41-46. 2012.
- WELLS, K.W.; SCHWARTZ, J.J. The behavioral ecology of Anuran communication. In: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN, editors. **Hearing and sound communication in amphibians**. New York, NY: Springer. 2007.
- WILLACY, R. J.; MAHONY, M.; NEWELL, A. If a frog calls in the forest: Bioacoustic monitoring reveals the breeding phenology of the endangered Richmond Range mountain frog (*Philoria richmondensis*). **Austral Ecology**, v. 40, n. 1, p. 652-633. 2015.
- WOLLMANN, C. A.; SIMIONI, J. P. D.; IENSEE, A. C. **Atlas climático da Estação Ecológica do TAIM: contribuição ao estudo do clima em unidades de conservação no Rio Grande do Sul**. Santa Maria, E-BOOK-PDF. 2015.
- XIMENEZ, S. S.; TOZETTI, A. M. Seasonality in anuran activity and calling season in a Brazilian subtemperate wetland. **Zoological Studies**, v. 2015, n. 1, p. 54-47. 2015.
- XIMENEZ, S. S.; OLIVEIRA, M. C. L. M.; SANTOS, M. B.; TOZETTI, A. M. The influence of habitat configuration on anuran species composition in subtemperate wetlands of southernmost Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 9, n. 3, p. 235-243. 2014.
- ZAR, J. H. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey. 1999.

CAPÍTULO 2

**PADRÕES DE ATIVIDADE REPRODUTIVA, RECRUTAMENTO DE GIRINOS E
PLASTICIDADE DO DESENVOLVIMENTO LARVAL DE ANUROS (AMPHIBIA)
EM CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS DO EXTREMO SUL DO BRASIL.**

PADRÕES DE ATIVIDADE REPRODUTIVA, RECRUTAMENTO DE GIRINOS E PLASTICIDADE DO DESENVOLVIMENTO LARVAL DE ANUROS (AMPHIBIA) EM CAMPOS ÚMIDOS COSTEIROS DO EXTREMO SUL DO BRASIL

Maurício Beux dos Santos¹, Bruno Madalozzo¹, Alexandro Marques Tozetti² e Sonia Zanini Cechin¹

¹ Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Laboratório de Ecologia de Vertebrados Terrestres, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.

RESUMO

As variações ambientais decorrentes do clima representam um limitador para a atividade reprodutiva em anuros. Estratégias reprodutivas, tais como períodos de vocalização, época de recrutamento de girinos e juvenis e velocidade de desenvolvimento do estágio larval, são utilizadas para amenizar a influência dessas variáveis. O presente trabalho teve como objetivo identificar os padrões reprodutivos das espécies, considerando os períodos de recrutamento de girinos e juvenis e tempo de desenvolvimento larval, bem como a influência de variáveis abióticas sobre a sazonalidade das espécies. Os dados foram coletados ao longo de 17 meses nos campos úmidos costeiros no extremo sul do Brasil. Foram registradas 11 espécies distribuídas em três famílias: Hylidae, Leptodactylidae e Bufonidae. O recrutamento de girinos ocorreu no período de chuvas, sendo independente das demais variáveis abióticas. O recrutamento de juvenis também ocorreu no período de chuvas e foi relacionado ao aumento da temperatura da água. Os girinos das espécies com padrão reprodutivo contínuo apresentaram um desenvolvimento larval mais lento que espécies com padrões reprodutivos prolongado e explosivo. A ocorrência de muitas espécies que apresentam reprodução explosiva parece ser comum em corpos d'água que apresentam grande variação sazonal, principalmente em áreas abertas que com eventos de precipitação imprevisíveis, como é o caso dos campos úmidos costeiros.

Palavras-Chave: Campos úmidos costeiros; padrão reprodutivo; recrutamento de girinos; velocidade de desenvolvimento larval;

**PATTERNS OF ANURAN (AMPHIBIA) REPRODUCTIVE ACTIVITY,
RECRUITMENT OF TADPOLES AND PLASTICITY OF LARVAL
DEVELOPMENT IN THE COASTAL WETLANDS OF SOUTHERN BRAZIL.**

Maurício Beux dos Santos¹, Bruno Madalozzo¹, Alexandro Marques Tozetti² e Sonia Zanini
Cechin¹

¹ Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Laboratório de Ecologia de Vertebrados Terrestres, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.

ABSTRACT

Environmental changes resulting from climatic conditions may represent a limiter to the reproductive activity of anurans. Reproductive strategies, including the period of calling activity, time of tadpole and juvenile recruitment, and the larval rate of development, can be used for minimizing the adverse influence of environmental variables. This study aimed to identify the reproductive patterns of anuran species, considering the periods of tadpole and juvenile recruitment, the larval development rate, and the influence of environmental variables on the species' activity seasonality. Data were collected over 17 months in the coastal wetlands of the extreme portion of southern Brazil. We registered 11 species, distributed in three families: Hylidae, Leptodactylidae, and Bufonidae. The recruitment of tadpoles occurred during the rainy period, regardless of variation in the measured abiotic variables. The recruitment of juveniles also occurred during the rainy period and was related to increased water temperature. Tadpoles of species that reproduce continuously throughout the year presented a slower larval development when compared to that of tadpoles of prolonged- and explosive-breeding species. The occurrence of several species with explosive pattern of reproduction seems to be common in water bodies that exhibit major seasonal variation, particularly in open areas where precipitation events are unpredictable, as is the case of the coastal wetlands.

Keywords: Coastal wetlands; pattern of reproduction; tadpole recruitment; larvae development rate;

INTRODUÇÃO

Estudos relacionados à estrutura etária, concorrência ou distribuição temporal da fase larval dos anuros podem auxiliar na compreensão de diversos aspectos ecológicos da fase adulta, tais como estratégias reprodutivas, seleção de habitats e atividade reprodutiva (BOTH et al., 2008; MADALOZZO et al., 2013). De fato, para completar o ciclo de vida, adultos e girinos necessitam ultrapassar obstáculos relacionados à dessecação, o que implica em depender das variações do hidropérido e da umidade atmosférica de seus sítios reprodutivos (WELLS, 2007). Dessa forma que as variações ambientais desempenham um importante papel na estruturação e regulação das comunidades, afetando traços do desenvolvimento e história de vida dos organismos (WALTHER et al., 2002). A distribuição de chuvas normalmente regula os padrões reprodutivos e demográficos dos anuros (HATANO et al., 2002; HILLMAN et al., 2009; AKMENTIS et al., 2014) e pode influenciar o período de vocalização e recrutamento de algumas espécies de anfíbios (NAVAS, 1996; ARZABE, 1999). De uma forma geral, a variação sazonal da atividade de anuros pode ser representada por dois padrões básicos, onde espécies tropicais são capazes de reproduzir durante todo o ano e têm seu período reprodutivo controlado pela precipitação; e espécies subtropicais/temperadas com reprodução dependente da combinação de temperatura e precipitação (CANAVERO et al., 2008; XIMENEZ; TOZETTI, 2015).

Neste contexto, as variações ambientais podem ser amenizadas a partir do uso de estratégias reprodutivas, tais como os diferentes períodos de vocalização (BARDIER et al., 2014), época de recrutamento (PRADO et al., 2002) e tempo de desenvolvimento dos girinos (ARZABE, 1999). Os diferentes padrões reprodutivos apresentados pelas espécies em uma comunidade (contínuo, prolongado e explosivo; CRUMP, 1974; WELLS, 1977) consistem em mecanismos que podem evitar a competição ou aumentar as chances de sobrevivência da prole (SCHOENER, 1974). No entanto, a partilha de recursos seria um fator secundário quando consideradas as limitações fisiológicas geradas pelo ambiente (DUELLMAN; TRUEB, 1986; DONNELLY; GUYER, 1994). Ambientes que sofrem grandes modificações sazonais relacionadas à menor temperatura e diminuição da disponibilidade de água, podem exercer efeitos prejudiciais sobre algumas espécies. De forma adaptativa à essas variações, um padrão comum em ambientes sazonais neotropicais é a existência de um número maior de espécies com padrão reprodutivo explosivo, cuja atividade é relacionada à chuvas esporádicas em períodos mais secos ou aumentos de temperatura em estações mais frias (ETEROVICK;

SAZIMA, 2000; BERTOLUCI; RODRIGUEZ, 2002; OLIVEIRA et al., 2013). As espécies com padrão reprodutivo contínuo geralmente estão presentes em menor número em uma comunidade, sendo comumente associadas a corpos d'água permanentes, que apresentam menor variação do hidroperíodo e maior estabilidade dos fatores abióticos (ARZABE, 1999; PRADO et al., 2002).

Juntamente com a seleção de períodos propícios para a atividade de vocalização, representada pelos padrões reprodutivos (contínuo, prolongado e explosivo), as estratégias de crescimento e desenvolvimento larval são diretamente relacionadas com o sucesso reprodutivo e estabilidade da população dentro de condições climáticas flutuantes (WELLS, 2007). O período de seca é considerado largamente responsável pela ausência de recrutamento de girinos e juvenis de várias espécies (BERVEN, 1990; PECHMANN et al., 1991). Neste sentido, a análise da estrutura etária de populações permite determinar o grau de sazonalidade do ciclo reprodutivo a partir do período de recrutamento das populações (BARRETO; MOREITA, 1996; WELLS, 2007), onde a instabilidade de corpos d'água pode determinar um ajuste da duração do período larval (PRADO et al., 2002), fazendo com que as espécies apresentem diferentes adaptações com relação à variação nos níveis de água da poça frente à constância dos habitats utilizados (WILBUR; COLLINS, 1973; ARZABE, 1999). Por um lado, espécies presentes em corpos d'água permanentes (maior estabilidade de fatores abióticos), geralmente apresentam um longo período de desenvolvimento larval (ARZABE, 1999; WELLS, 2007). Por outro lado, espécies que ocupam corpos d'água temporários possuem um desenvolvimento larval acelerado, devido as altas temperaturas e os baixos níveis de oxigênio dissolvido (CARDOSO; ARZABE, 1993; ARZABE, 1999).

A relação entre atividade sazonal, padrões reprodutivos e desenvolvimento larval em ambientes naturais vem sendo abordada de forma conjunta para a determinação dos períodos reprodutivos das espécies. Assim é possível estabelecer com maior precisão a estação reprodutiva de espécies em uma comunidade biológica (BERTOLUCI, 1998; BASTOS; HADDAD, 1999; CANELAS; HADDAD, 2007). Apesar disso, dados descritivos sobre o padrão reprodutivo e desenvolvimento larval em ambiente natural estão disponíveis apenas para algumas assembleias tropicais (DONNELLY; GUYER, 1994), abrangendo ambientes neotropicais de mata na Amazônia Central (CRUMP, 1974; AICHINGER, 1987; NECKEL-OLIVEIRA et al., 2000) e Mata Atlântica do sudeste do Brasil (por exemplo, HADDAD; SAZIMA, 1992; BERTOLUCI, 1998; BERTOLUCI; RODRIGUEZ, 2002), bem como ambientes abertos no centro oeste do Brasil (ETEROVICK; SAZIMA, 2000), Caatinga

(ARZABE, 1999) e Pantanal (PRADO et al., 2002). Estudos que abordem este contexto em regiões subtropicais e temperadas são escassos, ou mesmo inexistentes.

A região de campos úmidos costeiros constitui um ecossistema único para o desenvolvimento de estudos que abordam a variação da atividade de espécies de anuros em escala de comunidades (OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). O clima da região temperada no extremo sul do Brasil é sazonalmente marcado pela temperatura (WOLLMANN et al., 2015), com grandes variações térmicas ao longo do dia e das estações do ano, e com regime pluviométrico caracterizado como homogêneo (OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014; WOLLMANN et al., 2015). No entanto, pode haver déficit hídrico em alguns períodos do ano, devido à constituição plana e arenosa do solo nessas regiões associados com a elevação das temperaturas e maior espaçamento dos eventos de chuva, alterando o número e/ou tamanho dos corpos d'água (WOLLMANN et al., 2015). Estas características tornam os campos úmidos costeiros um ambiente favorável para estudos envolvendo variações sazonais da atividade e estruturação de comunidades, bem como estratégias reprodutivas dos anuros, os quais são extremamente sensíveis às variações ambientais. As variações do clima temperado da região geram padrões diferenciados de atividade quando comparados com áreas subtropicais adjacentes (HUCKEMBECK et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015), tornando essencial a compreensão de mecanismos básicos de reprodução, tais como os padrões reprodutivos das espécies e período de recrutamento de girinos e juvenis.

A intensa variação do hidroperíodo de corpos d'água temporários pode inviabilizar o estabelecimento de espécies que necessitam de longos períodos para o desenvolvimento de seus girinos (WILBUR, 1987; SNODGRASS et al. 2000). Não obstante, espécies características de corpos d'água com hidroperíodos permanentes e temporários podem possuir diferentes padrões reprodutivos sazonais, apresentando diferentes tempos de desenvolvimento do estágio larval (HEYER et al., 1975; MOREY; REZNICK, 2004). Dessa forma, temos como hipótese que ambientes com hidroperíodo permanente abrigam espécies com padrões reprodutivos e tempo de desenvolvimento larval mais longo quando comparados com corpos d'água temporários, que abrigam espécies com padrões reprodutivos e tempo de desenvolvimento larval mais curto. Assim, o presente trabalho tem como objetivos: *i* - identificar a influência de variáveis abióticas e períodos de chuvas e secas sobre o recrutamento de girinos e juvenis em corpos d'água permanentes e temporários; *ii* - determinar os padrões reprodutivos das espécies, levando em consideração o recrutamento de girinos e períodos de vocalização; *iii* - determinar a plasticidade do tempo de desenvolvimento larval das espécies em ambiente natural, estabelecendo conexões

com os diferentes padrões reprodutivos e a utilização de corpos d'água permanentes e temporários.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em ambiente de campos úmidos costeiros no extremo sul do Brasil (32°49'24''S : 52°38'31''O). Devido a formação vegetacional, constituída por gramíneas (WOLLMANN et al., 2015), e relevo plano da planície costeira, a região apresenta um grande número de corpos d'água de dimensões e hidroperíodo variáveis. A seleção dos corpos d'água foi feita com base em observações realizadas de agosto a novembro de 2012, de forma que a área amostral não era utilizada com finalidade agropastoril há pelo menos dois anos. O clima da região é classificado como temperado úmido (MALUF, 2000), com temperatura média anual igual a 16,4 °C, média do mês mais frio inferior a 11 °C e pluviosidade acumulada anual de 1452 mm (WOLLMANN et al., 2015).

Coleta de dados

Os dados de vocalização foram coletados mensalmente, durante três dias ininterruptos, de dezembro de 2012 a abril de 2014, consecutivamente em nove corpos d'água através do sistema de gravação automatizado (PETERSON; DORCAS, 1994). Para isso, foi instalado um gravador de áudio (modelo ICD-PX312-Sony) a um metro da margem de cada corpo d'água. Foram amostradas 648 horas de áudio a cada mês, perfazendo um total de 11.016 horas de gravação. Após adquiridos foi selecionado um a cada 15 minutos de gravação transcorrida, totalizando quatro amostras por hora. A seleção do áudio gerou 288 amostras, cada uma com um minuto de duração, por corpo d'água/mês, totalizando 44.064 amostras (734 horas e 24 minutos) em nove corpos d'água ao longo dos 17 meses. Para a análise das gravações foram verificadas a presença/ausência de vocalização emitida pelas espécies em cada mês. Consideramos atividade de vocalização como qualquer atividade vocal realizada por um ou mais indivíduos de uma espécie nos intervalos de tempo analisados em cada corpo d'água.

A coleta de girinos foi realizada concomitantemente com os áudios em oito corpos d'água com hidroperíodos variáveis. Cada corpo d'água foi amostrado uma vez por mês utilizando o método de varredura com puçá (40 x 35 cm; malha 2 mm) por

microhabitat/profundidade. As profundidades foram estabelecidas a cada 20 cm (0 a 20, 20 a 40, 40 a 60, 60 a 80 cm) e os microhabitats foram definidos conforme o morfotipo vegetacional (descoberto, gramínea, ciperáceas, herbáceas, macrófitas enraizadas, macrófitas flutuantes e macrófitas nitrificantes). Os girinos coletados foram imediatamente eutanasiados, fixados em formol 10% (HEYER et al., 1994), transportado ao laboratório e identificados até espécie (GOSNER, 1960; ACHAVAL; OLMOS, 2003). As variáveis climáticas, temperatura, umidade do ar, pressão atmosférica, direção e velocidade do vento e precipitação, foram coletadas em campo com a utilização de uma estação meteorológica móvel WS-218. As variáveis abióticas de cada microhabitat/profundidade foram registradas com a utilização da sonda multiparâmetro MANTA 2®.

Análise de dados

Os períodos de déficit hídrico (aqui chamados de secos; dezembro de 2012, março a junho de 2013 e janeiro e fevereiro de 2014) foram determinados pela ausência de corpos d'água efêmeros (curto tempo de duração), e os períodos de alagamento (aqui chamados de chuvosos; Janeiro e fevereiro de 2013, julho a dezembro de 2013 e março e abril de 2014) pela presença de corpos d'água efêmeros na área de estudo. A determinação do mês de recrutamento de girinos para cada espécie/mês foi baseada na presença de girinos em estágios iniciais (25 a 29; GOSNER, 1960), bem como a presença de girinos em qualquer estágio de desenvolvimento no mês de coleta sem haver registro no mês anterior. Para determinar os meses de recrutamento de juvenis foi considerada a presença de girinos em estágios de desenvolvimento superiores a 39 (GOSNER, 1960; BARRETO; MOREIRA, 1996), ou em qualquer estágio de desenvolvimento sem haver registro no mês posterior. Para a definição dos padrões reprodutivos foram consideradas as categorias: Contínuo - recrutamento de girinos e/ou registro de evento de vocalização com um intervalo máximo de um mês (CRUMP, 1974; AICHINGER, 1987); Prolongado - recrutamento de girinos e eventos de vocalização sincronizados, com intervalo maior que um mês entre eles (WELLS, 1977); e Explosivo - recrutamento de girinos e eventos de vocalização não sincronizados, com mais de 1 mês de intervalo entre eles, bem como eventos de vocalização com menos de 4 meses consecutivos (WELLS, 1977; PRADO et al., 2002).

Para verificar quais as variáveis abióticas mais importantes na explicação da abundância e riqueza do recrutamento de girinos e juvenis foram construídos modelos de regressão generalizados (GRM, "*Generalized Regression Models*"; NELDER, 1972; MCCULLAGH;

NELDER, 1983). Os GRM são análises que ultrapassam limitações impostas pelas regressões lineares comuns, visto que, os dados utilizados podem ser considerados como sendo de várias famílias de distribuições de probabilidades e diferentes tipos de funções de regressão. Esses modelos foram construídos com a inclusão de variáveis passo-a-passo (“forward stepwise”; ZAR, 1999). Para a confecção dos modelos foram consideradas as variáveis contínuas temperatura média e mínima e máxima absoluta da água (°C), oxigênio dissolvido (mg/l), Turbidez (NUT), temperatura média do ar (°C) e pluviosidade acumulada em 30 dias anteriores a coleta (mm). As variáveis categóricas selecionadas foram períodos secos e chuvosos, bem como as estações do ano verão (dezembro de 2012 a fevereiro de 2013 e dezembro de 2013 a fevereiro de 2014), outono (março a maio de 2013 e março a abril de 2014), inverno (junho a agosto de 2013) e primavera (setembro a novembro de 2013). Os tempos médios necessários para o desenvolvimento larval completo de espécies com diferentes modos reprodutivos (contínuo, prolongado e explosivo), bem como de espécies que utilizam corpos d’água permanentes e temporários com as que utilizam apenas os temporários, foram comparados por análise de variância (ANOVA one-way; ZAR, 1999).

RESULTADOS

Foram encontradas 11 espécies de girinos distribuídas em sete gêneros e três Famílias (Tabela 1): Hylidae (4 gêneros; 4 espécies), Leptodactylidae (3 gêneros; 6 espécies) e Bufonidae (1 gênero; 1 espécie). A abundância de girinos em recrutamento foi maior ($R^2 = 0,19$; $F = 4,87$; $p = 0,04$) em meses chuvosos ($254,21 \pm 303,14$ indivíduos) do que secos ($138,14 \pm 304,95$ indivíduos; $B = -0,49$; $p = 0,04$), mas não houve associação da riqueza de girinos em recrutamento com as variáveis analisadas. A abundância ($R^2 = 0,56$; $F = 11,48$; $p < 0,01$) e riqueza ($R^2 = 0,55$; $F = 11,17$; $p < 0,01$) de juvenis em recrutamento foram influenciadas positivamente pela temperatura máxima da água ($B = 0,53$ e $0,46$ respectivamente) e maiores em meses chuvosos ($67,92 \pm 165,72$ e $3,21 \pm 2,48$ respectivamente) do que secos ($1,28 \pm 2,62$ e $0,57 \pm 0,97$ respectivamente). Para a maioria das espécies o recrutamento de girinos ocorreu apenas durante os meses chuvosos (Figura 1). Somente *H. pulchellus*, *P. minuta*, *S. squalirostris* e *P. falcipes* apresentaram recrutamento de girinos durante os meses secos (março a junho de 2013; Figura 1). Da mesma forma, para a maioria das espécies o recrutamento de juvenis ocorreu apenas nos meses chuvosos (Figura 1). Apenas para as espécies *P. minuta*, *S. squalirostris* e *P. falcipes* o recrutamento de juvenis pode ter ocorrido nos meses secos (Figura 1).

Tabela 1 – Espécies de anuros registradas em corpos d’água permanentes (P) e temporários (T), padrão reprodutivo (PR) e número médio de meses necessários para o desenvolvimento completo dos girinos (VD). HP = hidroperíodo.

Espécie	HP	PR	VD
Hylidae			
<i>Dendropsophus sanborni</i>	P-T	P	1,5
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	P-T	C	2,5
<i>Pseudis minuta</i>	P-T	C	2,5
<i>Scinax squalirostris</i>	T	E	1
Leptodactylidae			
Leptodactylinae			
<i>Leptodactylus gracilis</i>	T	P	1
<i>Leptodactylus latinasus</i>	T	E	1,5
<i>Leptodactylus latrans</i>	T	P	2
Leiuperinae			
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	T	E	1
<i>Physalaemus gracilis</i>	P-T	E	1
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	T	P	1,5
Bufonidae			
<i>Rhinella dorbignyi</i>	T	E	1,5

E = explosivo; P= prolongado; C = contínuo

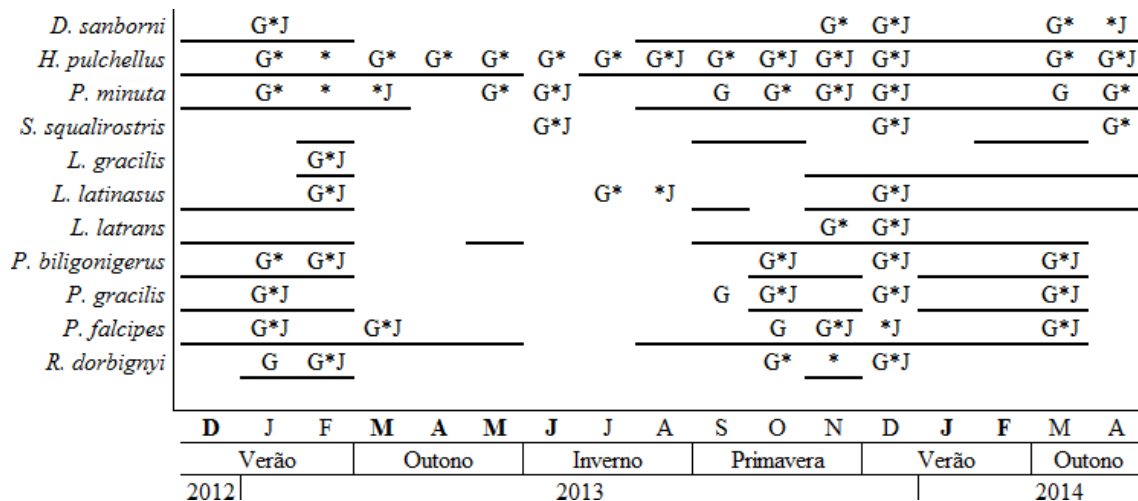


Figura 1 – Atividade de vocalização (barras horizontais) e recrutamento de girinos (G) e juvenis (J) de dezembro de 2012 a abril de 2014. As letras em negrito representam os meses de déficit hídrico. * presença de girinos em estágios intermediários.

Todas as espécies foram registradas em corpos d’água temporários, porém apenas os hilídeos, com exceção *S. squalirostris* e *P. gracilis*, estiveram presentes em corpos d’água permanentes (Tabela 1). O padrão reprodutivo contínuo foi registrado apenas para *H. pulchellus* e *P. minuta* (Tabela 1; Figura 1), havendo o registro contínuo de vocalização e/ou presença de

girinos com um intervalo mínimo de um mês. O padrão reprodutivo explosivo, composto por espécies vocalmente ativas por no máximo três meses consecutivos, e/ou pela assincronia entre a presença de girinos e eventos de vocalização com intervalo maior que um mês, foi atribuído às espécies *S. squalirostris*, *P. biligonigerus*, *P. gracilis*, *R. dorbignyi* e *L. latinasus* (Tabela 1; Figura 1). O padrão reprodutivo das demais espécies foi considerado prolongado (Tabela 1). As espécies com padrão reprodutivo contínuo (Tabela 1) apresentaram tempo médio de desenvolvimento larval ($2,25 \pm 0,35$ meses) similar às espécies de padrão reprodutivo prolongado ($1,50 \pm 0,41$ meses) e maior que espécies de padrão reprodutivo explosivo ($1,20 \pm 0,27$ meses), sendo as duas últimas similares entre si ($F_{2,8} = 5,53$; $p = 0,03$; Figura 2). No entanto, não houve diferença significativa quando comparados os tempos médios necessários para o desenvolvimento larval completo de espécies que utilizam corpos d'água permanentes e temporários com as que utilizam apenas os temporários ($F_{1,8} = 2,23$; $p = 0,17$).

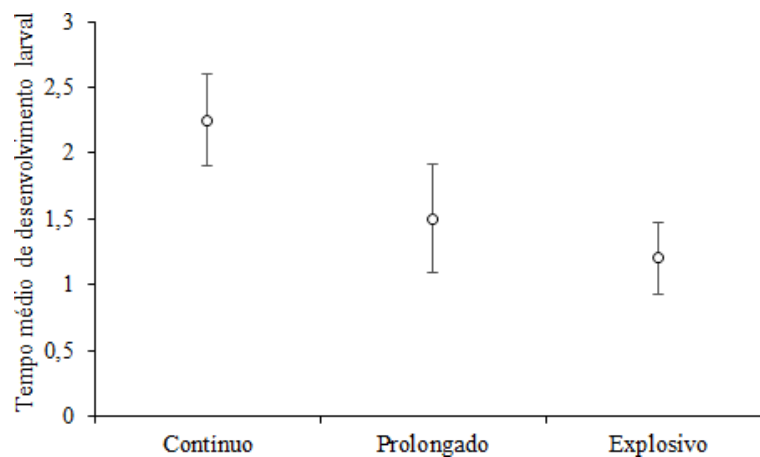


Figura 2 - Tempo médio de desenvolvimento larval de espécies com padrão reprodutivo contínuo, prolongado e explosivo.

DISCUSSÃO

As variações na estrutura etária dos girinos da maioria das espécies do presente estudo demonstraram que tanto o recrutamento de girinos quanto o de juvenis está relacionado aos períodos chuvosos, de forma que os períodos mais secos causaram redução ou ausência dos recrutamentos para a maioria das espécies. Isso sugere uma adaptação ao clima da região, favorecendo o recrutamento em períodos mais úmidos, devido às peculiaridades fisiológicas dos anfíbios anuros, como a ectotermia e alta permeabilidade da pele (WELLS, 2007). De fato, os baixos índices de precipitação, responsáveis pelo nível de inundação e determinação do hidroperíodo de corpos d'água continentais, são intimamente relacionados à atividade

reprodutiva da maioria das espécies de anuros (SEMLITSCH et al., 1996; BOTH et al., 2008; BABBITT et al., 2009; VIEIRA et al., 2009). Além disso, tanto o recrutamento de girinos, quanto a presença de desovas no ambiente, é comumente atribuído ao período chuvoso, independente da região de estudo (MOREIRA; LIMA, 1991; JOWERS; DOWNIE, 2005; LEITE et al., 2008; TOUCHON et al., 2010; BÖLL et al., 2013; LOUCA et al., 2014). Apesar de a pluviosidade ser considerada homogênea para regiões subtropicais e temperadas, estudos recentes também têm apontado influência direta da pluviosidade sobre a atividade das espécies de anuros nessas regiões (HUCKEMBECK et al., 2012; OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Esse fato pode estar associado ao solo arenoso, com alta permeabilidade, presente nos campos úmidos costeiros da região (WOLLMANN et al., 2015). Dessa forma, mesmo com chuvas consideradas intensas para os padrões tropicais, as regiões de campos costeiros podem passar por períodos de déficit hídrico, reduzindo o número de corpos d'água temporários presentes no ambiente e/ou o tamanho de corpos d'água permanentes.

Além da influência dos períodos de chuva e seca, a temperatura máxima da água influenciou o recrutamento de juvenis, sugerindo uma preferência por microhabitats mais quentes por girinos em estágios mais avançados de desenvolvimento (recrutamento juvenil). Experimentos de laboratório mostram a relação entre temperaturas mais elevadas, aceleração do metabolismo e consequente redução no tempo de necessário para a metamorfose de girinos (RICHTER-BOIX et al., 2006). Em campo, essa relação é explorada em estudos que abordam, principalmente, a seleção de microhabitat pelos girinos (BARRETO; MOREIRA, 1996), onde larvas de anuros selecionariam diferentes temperaturas entre os microhabitats (LUCAS; REYNOLDS 1967; WOOLMUTH; CRAWSHAW, 1988). Em resumo, os girinos teriam preferência por microhabitats mais rasos (MADALOZZO et al., 2013; JOWERS; DOWNIE, 2005) e ensolarados (PRADO et al., 2002) devido às temperaturas mais elevadas, acelerando o metabolismo corporal e diminuindo o tempo requerido até a metamorfose (BRADY; GRIFFITHS, 2000; LANE; MOREY, 2002). No entanto, é necessário ressaltar que a redução do nível da água pode ter como consequência o aumento da temperatura (HEYER et al., 1975; SNODGRASS et al., 2000), promovendo a aceleração do metabolismo, o que acaba por diminuir o tempo de desenvolvimento (ALTIG; MCDIARMID, 1999). Dessa forma, o fato de um maior recrutamento de juvenis ser associado à meses imediatamente antes de período secos pode estar associado a redução do nível da água.

Apesar do padrão geral de dependência das estações de chuva e seca as espécies apresentam diferentes padrões reprodutivos, havendo assincronia entre os períodos de vocalização e o recrutamento de girinos. No presente estudo, o padrão reprodutivo contínuo foi

atribuído às espécies *H. pulchellus* e *P. minuta*, presentes (em estágio larval ou vocalmente ativas) mesmo no período de inverno, considerado como limitador da atividade de anuros em clima subtropical e temperado (XIMENEZ et al., 2014). A maioria dos hilídeos são fisiologicamente adaptados para águas com temperaturas mais baixas (OSEEN; WASSERSUG, 2002). Para espécies predominantemente aquáticas, o efeito das baixas temperaturas do ar pode ser contornado pela utilização dos ambientes mais rasos do corpo d'água, que aquecem mais rapidamente (VAN GELDER; HOEDEMAEKERS, 1971; OSEEN; WASSERSUG, 2002). Esse fato é evidenciado por Madalozzo et al. (2013) onde, durante o inverno, duas espécies de hilídeos em estágio larval foram associadas a ambientes mais rasos, mais quentes em relação a habitats mais profundos, possibilitando o aumento do metabolismo. Por outro lado, as espécies com padrão reprodutivo explosivo registradas no presente estudo parecem mostrar uma dependência de variações ocasionais nas taxas pluviométricas em períodos secos, ou elevações da temperatura nos meses mais frios. Esse fato vem sendo atribuído para algumas espécies da região em que o presente estudo foi desenvolvido. Chuvas imprevisíveis durante os períodos mais secos estariam ocasionando o início da atividade de vocalização de espécies explosivas, como *S. squalirostris* e *R. dorbignyi* (OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Dessa forma, o padrão reprodutivo explosivo pode refletir um mecanismo de isolamento reprodutivo, ou oportunismo, dessas espécies (BARRETO; MOREIRA, 1996; PRADO et al., 2002).

O padrão reprodutivo prolongado, atribuído às espécies *D. sanborni*, *L. gracilis*, *L. latrans* e *P. falcipes*, teve como principal característica grandes períodos de vocalização sem a presença de girinos. De uma forma geral, para espécies com padrão reprodutivo prolongado a época de vocalização nem sempre é a época de reprodução (WELLS, 2007). Estas espécies podem vocalizar durante longos períodos de tempo sem que sejam encontrados girinos ou desovas no ambiente (ARZABE, 1999). Tal fato pode ser atribuído aos diferentes padrões temporais de reprodução dentro de certas condições ambientais de cada região, bem como à necessidade de condições diferenciadas para que ocorra o evento reprodutivo (OSEEN; WASSERSUG, 2002). Dessa forma, os eventos reprodutivos das espécies com padrão reprodutivo prolongado do presente estudo parecem ser restritos às estações mais quentes do ano (primavera e verão).

Apesar da difícil determinação do tempo necessário para o desenvolvimento larval em ambiente natural, as diferentes estratégias adotadas pelas espécies, representadas pelos padrões reprodutivos, estão diretamente ligadas ao número de meses necessários para o desenvolvimento dos girinos. Para a espécie *P. minuta*, com padrão reprodutivo contínuo, os

eventos de recrutamento de girinos e juvenis indicam que o tempo de desenvolvimento larval em ambiente natural varia de dois a três meses. Resultados similares foram registrados para *H. pulchellus*, no entanto não foram encontrados girinos em estágios finais de desenvolvimento durante seis meses consecutivos. Embora possam ter ocorrido eventos não registrados pela amostragem, devido as baixas taxas de recrutamento juvenil, esse fato pode representar uma desaceleração no desenvolvimento larval dessa espécie. As baixas temperaturas da água registradas no inverno, em relação a estações mais quentes, causaria uma redução metabólica (BARRETO; MOREIRA, 1996). Não obstante, também pode representar a espera por condições mais favoráveis, devido as baixas temperaturas do ar e menor disponibilidade de alimento (MADALOZZO et al., 2013). Embora especulativa, essa hipótese é reforçada pela presença de recrutamento juvenil no último mês de inverno, bem como pela correlação positiva entre a temperatura máxima da água. No entanto, seriam necessários testes em laboratório para determinar as taxas de desenvolvimento mediante variações das temperaturas da água para a espécie (RICHTER-BOIX et al., 2006).

Comparado com espécies de padrão reprodutivo contínuo, os girinos das espécies com padrões reprodutivos prolongado e explosivo apresentaram desenvolvimento larval mais acelerado. Devido ao menor número de meses que estas espécies estão vocalmente ativas, seus girinos podem encontrar condições limitadas para se desenvolver. De fato, a redução do número de corpos d'água, bem como da sua área, pode gerar redução ou interrupção da atividade da maioria das espécies na região do estudo, de forma que a atividade reprodutiva pode estar diretamente ligada ao hidroperíodo dos corpos d'água (XIMENEZ et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Dessa forma, eventos esporádicos de chuva nos períodos mais secos do ano podem proporcionar um aumento da disponibilidade de ambientes a serem ocupados (HEYER et al., 1975). Esse fato poderia estar desencadeando os eventos reprodutivos, indicados pelo recrutamento de girinos, das espécies com padrão reprodutivo explosivo. Os resultados encontrados em estudos que abordam padrões sazonais da atividade de vocalização das espécies na região sul do Brasil reforçam essa hipótese, mostrando que espécies como *R. dorbignyi*, *S. squalirostris* e *L. latinasus* apresentam eventos de vocalização relacionados à chuvas esporádicas mesmo em períodos mais secos do ano (OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015).

As limitações geradas por eventos reprodutivos durante estações de seca, ou no mês anterior a ela, ficam evidentes quando comparados os tempos de desenvolvimento dos girinos. No presente estudo um desenvolvimento larval acelerado (apx. 30 dias) foi registrado para as espécies com padrões reprodutivos prolongado e explosivo durante as estações de seca ou

imediatamente antes (*S. squalirostris* - junho e dezembro de 2013; *L. latinasus* - fevereiro e dezembro de 2013; *P. biligonigerus* - outubro e dezembro de 2013; *P. gracilis* - janeiro e dezembro de 2013; *D. sanborni* - janeiro de 2013; *L. gracilis* - fevereiro de 2013; e *P. falcipes* - janeiro e março de 2013 e março de 2014). No entanto, 50% dessas espécies também apresentam um desenvolvimento larval lento durante os períodos chuvosos, durando de 2 a 3 meses (*L. latinasus* - julho a agosto de 2013; *R. dorbignyi* - outubro a dezembro de 2013; *D. sanborni* - novembro a dezembro de 2013 e março a abril de 2014; e *P. falcipes* - outubro a novembro de 2013). Essa variação do tempo de desenvolvimento, relacionada à períodos secos e chuvosos, pode ser atribuída a uma plasticidade no desenvolvimento larval apresentado pelas espécies (BRADY; GRIFFITHS, 2000; MOREY; REZNICK, 2004; RICHTER-BOIX et al., 2006). Em ambientes aquáticos que sofrem constante modificação, devido aos períodos de seca prolongada que geram variações na permanência da água, o tempo de desenvolvimento larval pode ser um fator crucial para o sucesso no estabelecimento de uma espécie. Neste contexto, a instabilidade de corpos d'água pode determinar um ajuste no tempo de desenvolvimento larval (ALTIG; MCDIARMID, 1999; MOREY; REZNICK, 2004). Onde espécies que possuem maior tempo de desenvolvimento larval geralmente habitam corpos d'água permanentes (MOREY; REZNICK, 2000), fazendo com que espécies de ambientes temporários adotem estratégias reprodutivas, e de desenvolvimento, diferenciadas daquelas que usam ambientes permanentes (MOREY; REZNICK, 2000; BRADY; GRIFFITHS, 2000; MOREY; REZNICK, 2004; RICHTER-BOIX et al., 2006).

Dessa forma, perante os resultados apresentados, é pertinente concluir que os girinos das espécies com padrão reprodutivo contínuo, e que utilizam corpos d'água permanentes para a reprodução, apresentam maior tempo de desenvolvimento larval. Em contraste, os girinos de espécies que utilizam corpos d'água temporários apresentam, predominantemente, padrões reprodutivos prolongado e explosivo e tempo de desenvolvimento larval mais curto, corroborando a hipótese do presente estudo. Adicionalmente, considerando o hidroperíodo dos corpos d'água e a constância dos habitats utilizados pelos girinos, o tempo necessário para o desenvolvimento das diferentes espécies podem ser decorrentes de adaptações com relação à variação nos níveis de água. Assim, a constância dos corpos d'água permanentes permitiria um desenvolvimento larval mais lento (ALTIG; MCDIARMID, 1999). Por outro lado, a inconstância de corpos d'água temporários geraria maior instabilidade do ambiente, fazendo com que as espécies que utilizam esses ambientes adotem estratégias para o desenvolvimento de sua prole, tais como maior plasticidade no desenvolvimento larval dos girinos (BRADY; GRIFFITHS, 2000; MOREY; REZNICK, 2004; RICHTER-BOIX et al., 2006) e/ou seleção de

épocas propícias para a reprodução (OLIVEIRA et al., 2013; XIMENEZ et al., 2014; XIMENEZ; TOZETTI, 2015).

REFERÊNCIAS

- ACHAVAL, F.; OLMOS, A. **Anfibios y Reptiles del Uruguay**. Montevideo: Graphis, 2003.
- AICHINGER, M. Annual activity patterns of anurans in a seasonal Neotropical environment. **Oecologia**, v. 71, n. 1, p. 583-592. 1987.
- AKMENTIS, M. S.; PEREYRA, L. C.; SANABRIA, E. A.; VAIRA, M. Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct-developing frog of subtropical Andean forests of Argentina. **Bioacoustics**, v. 24, n.1, p. 89-99. 2014.
- ALTIG, R.W.; MCDIARMID, W. Body plan: development and morphology. Pp. 24-51 In Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. McDiarmid, R.W., and R. Altig (Eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 1999.
- ARZABE, C. Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, n. 1, p 851-864. 1999.
- BABBITT, K.J.; BABER, M.J.; CHILDERS, D.L.; HOCKING, D. Influence of agricultural upland habitat type on larval anuran assemblages in seasonally inundated wetlands. **Wetlands**, v. 9, n. 1, p. 294-301. 2009.
- BARDIER C.; CANAVERO A.; MANEYRO R. Temporal and Spatial Activity Patterns of Three Species in the *Leptodactylus fuscus* Group (Amphibia, Leptodactylidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 9, n. 2, p. 106–113. 2014.
- BARRETO, L.; MOREIRA, G. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in Central Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 1, p. 87- 92. 1996.
- BASTOS, R.P.; HADDAD, C.F.B. Atividade reprodutiva de *Scinax rizibilis* (Bokermann) (Anura, Hylidae) na Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, n. 2, p. 409-421. 1999.
- BERTOLUCI, J. Annual Patterns of Breeding Activity in Atlantic Rainforest Anurans. **Journal of Herpetology**, v. 32, n. 4, p. 607-611. 1998.
- BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M.T. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 23, n. 1, p. 161-167. 2002.
- BERVEN, K.A. Factors affecting population fluctuations in larval and adults stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). **Ecology**, v. 71, n. 1, p. 1599-1608. 1990.

- BÖLL, S.; SCHMIDT, B.R.; VEITH, M.; WAGNER, N.; RÖDDER, D.; WEIMANN, C.; KIRSCHHEY, T.; LÖTTERS, S. Anuran amphibians as indicators of changes in aquatic and terrestrial ecosystems following GM crop cultivation: a monitoring guideline. **BioRisk**, v. 8, n. 1, p. 39151. 2013
- BOTH, C.; KAEFER, I.L.; SANTOS, T.G.; ZECHIN, S.T.Z. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. **Journal Natural History**, n. 42, v. 3, p. 205-222. 2008.
- BRADY, L.D.; GRIFFITHS, R.A. Developmental responses to pond dessication in tadpoles of the British anuran amphibians (*Bufo bufo*, *Bufo calamita* and *Rana temporaria*). **Journal of Zoology**, v. 252, n. 1, p. 61-69. 2000.
- CANAVERO, A.; ARIM, M.; NAYA, D.E.; CAMARGO, A.; ROSA, I.; MANEYRO, R. Calling activity patterns in anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. **Northwest Journal of Zoology**, n. 4, v. 1, p. 29-41. 2008.
- CANELAS, M.A.S.; HADDAD, C.F.B. Anurans of the Serra do Caraça, southeastern Brazil: species composition and phenological patterns of calling activity. **Iheringia, Série Zoolologia**, v. 97, n. 1, p. 21-26. 2007.
- CARDOSO, A.I.; ARZABE, C. Corte e desenvolvimento larvario de *Pleurodema diplolistris* (Anura: Leptodactylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 53, n. 4, p. 561-570. 1993.
- CRUMP, M.L. Reproductive strategies in a tropical anuran community. **Miscellaneous publication Museum of Natural History University of Kansas**, n. 61, v. 1, p. 1-68. 1974.
- DONNELLY, M.A.; GUYER, C. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. **Oecologia**, v. 98, n. 1, p. 291-302. 1994.
- DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. New York, McGraw-Hill Book Company. 1986.
- ETEROVICK, P.C.; SAZIMA, I. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. **Amphibia-Reptilia**, v. 21, n. 1, p. 439-461. 2000.
- GOSNER, K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v. 16, n. 1, p. 183-190. 1960.
- HADDAD, C.F.B.; SAZIMA, I. Anfíbios anuros da Serra do Japi. In: História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil, p. 188-211. Morellato, L.P.C., Org., Campinas, SP, Brazil, Unicamp. (1992):
- HATANO, F.H.; ROCHA, C.F.D.; VAN SLUYS, M. Environmental factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hylodes phyllodes*: Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 1, p. 314-318. 2002.

- HEYER, W.R.; DONNELLY, M.A.; MCDIARMID, R.W.; HAYEK, L.C.; FOSTER, M.S. **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians.** Smithsonian Institution, Washington DC. 1994.
- HEYER, W.R.; MCDIARMID, R.W.; WEIGMANN, D.L. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, v. 7, n. 1, p. 100-111. 1975.
- HILLMAN, S.S.; WITHERS, P.C.; DREWES, R.C.; HILLYARD, S.D. **Ecological and environmental physiology of amphibians.** New York, NY: Oxford University Press. 2009.
- HUCKEMBECK, S.; CLAUDINO, M.; CORREA, F.; BASTOS, R.F.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A.M.; GARCIA, A.M. Pattern activity and microhabitat use of *Pseudis minuta* Günther, 1858 (Anura, Hylidae) in a subtropical Biosphere Reserve in Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 1, p. 331-336. 2012.
- JOWERS, M.J.; DOWNIE, J.R. Tadpole deposition behaviour in male stream frogs *Mannophryne trinitatis* (Anura: Dendrobatidae). **Journal of Natural History**, v. 39, n. 32, p. 3013-3027. 2005.
- LANE, S.J.; MAHONEY, M.J. Larval anurans with synchronous and asynchronous development periods: contrasting responses to water reduction and predator presence. **Journal Animal Ecology**, n. 71, v. 1, p. 780-792. 2002.
- LEITE, F.S.F.; PACHECO, B.G.; ETEROVICK, P.C. Development and demography of *Phasmahyla jandaia* (Bokermann and Sazima, 1978) (Anura, Hylidae) tadpoles in an Atlantic Forest site, southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, n. 42, v. 43-44, p. 2777-2791. 2008.
- LOUCA, S.; LAMPO, M.; DOEBELI, M. Assessing host extinction risk following exposure to *Batrachochytrium dendrobatidis*. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 281, n. 1, p. 27-83. 2014.
- LUCAS, E. A.; REYNOLDS, W. A. Temperature selection by amphibian larvae. **Physiological Zoology**, v. 40, n. 1, p. 159-171. 1967.
- MADALOZZO, B.; BOTH, C.; CECHIN, S.Z. Temporal distribution and age structure of tadpoles of *Hypsiboas faber* and *H. leptolineatus* in ponds: how do they coexist? **Journal of Natural History**, v. 45, n. 39-40, p. 2575-2581. 2013
- MALUF, J.R.T. Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 8, n. 1, p. 141-150. 2000.
- MCCULLAGH, P.; NELDER, J.A. **Generalized Linear Models.** Chapman and Hall, London. 1983.
- MOREIRA, G.; LIMA, A. Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in central Amazônia. **Herpetologica**, v. 47, n. 1, p. 295-300. 1991.

- MOREY, S.R.; REZNICK, D.N. A comparative analysis of plasticity in larval development in three species of spadefoot toads. **Ecology**, v. 81, n. 1, p. 1736-1749. 2000.
- MOREY, S.R.; REZNICK, D.N. The relationship between habitat permanence and larval development in California spadefoot toads: field and laboratory comparisons of developmental plasticity. **Oikos**, v. 104, n. 1, p. 172-190. 2004.
- NAVAS, C.A. The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation species. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 4, p. 488-497. 1996.
- NECKEL-OLIVEIRA, S.; MAGNUSSON, W.E.; LIMA, A.P.; ALBERNAZ, A.L.K. Diversity and distribution of frogs in an Amazonian savanna in Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 21, n. 1, p. 317-326. 2000.
- NELDER, J.A.; WEDDERBURN, R.W.M. Generalized linear models. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 135, n. 1, p. 370-384. 1972.
- OLIVEIRA, M.C.L.M.; SANTOS, M.B.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A.M. Diversity and associations between coastal habitats and anurans in southernmost Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 1, p. 575-582. 2013.
- OSEEN, K.L.; WASSERSUG, R.J. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. **Oecologia**, v. 133, n. 1, p. 616-625. 2002.
- PECHMANN, J. H. K.; SCOTT D.E.; SEMLITSCH, R.D.; CALDEWELL, J.P.; VITT L.J.; GIBBONS, J.W. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. **Science**, v. 253, n. 1, p. 892-895. 1991.
- PETERSON, C.R.; DORCAS, M.E. Automated data acquisition. 47-57. *In*: W.R. Heyer, R.W. McDiarmid, M. Donnelly, and L. Hayek, (eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1994
- PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M.; HADDAD, C. F. B. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. **Copeia**, v. 2002, n. 1, p. 1128-1133. 2002.
- RICHTER-BOIX, A.; LLORENTE, G.A.; MONTORI, A. A comparative analysis of the adaptive developmental hypothesis in six Mediterranean anuran species along a pond permanency gradient. **Evolutionary Ecology Research**, v. 8, n. 1, p. 1139-1154. 2006.
- SCHOENER, T.W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**, v. 185, n. 1, p. 27-39. 1974.
- SEMLITSCH, R.D.; SCOTT, D.E.; PECHMAN, J.H.K.; GIBBONS, J.W. Structure and Dynamics of an Amphibian Community. *In*: **Long-term studies of vertebrate communities**. (Cody ML, Smallwood JA, eds). San Diego: Academic Press; 217-248. 1996.

- SNODGRASS, J.W.; KOMOROSKI, M.J.; BRYAN, A.L.; BURGER, J. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. **Conservation Biology**, v. 14, n. 1, p. 414-419. 2000.
- TOUCHON, J.C.; URBINA, J.; WARKENTINA, K.M. Habitat-specific constraints on induced hatching in a treefrog with reproductive mode plasticity. **Behavioral Ecology**, v. 4, n. 1, p. 169-175. 2010.
- VAN GELDER J.J.; HOEDEMAEKERS, H.C.M. Sound activity and migration during the breeding period of *Rana temporaria*, *Pelobates fuscus* and *Rana esculenta*. **Journal of Animal Ecology**, v. 40, n. 1, p. 559-568. 1971.
- VIEIRA, M.V.; OLIFIERS, N.; DELCIELLOS, A.C.; ANTUNES, V.Z.; BERNARDO, L.R.; GRELLE, C.E.V.; CERQUEIRA, R. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. **Biological Conservation**, v. 142, n. 1, p. 1191-1200. 2009.
- WALTHER, G.; POST, E.; CONVEY, P.; MENZEL, A.; PARMESAN, C.; BEEBEE, T.J.C.; FROMENTIN, J.; HOEGH-GULDBERG, O.; BAIRLEIN, F. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, n. 1, p. 389-395. 2002.
- WELLS, K.W.; SCHWARTZ, J.J. The behavioral ecology of Anuran communication. In: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN, editors. **Hearing and sound communication in amphibians**. New York, NY: Springer. 2007.
- WELLS, K.D. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, v. 25, n. 1, p. 666-693. 1977.
- WILBUR, H.M.; COLLINS, J.P. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. **Science**, v. 182, n. 1, p. 1305-1314. 1973.
- WILBUR, H.M. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. **Ecology**, v. 68, n. 1, p. 1437-1452. 1987.
- WOLLMANN, C.A.; SIMIONI, J.P.D.; IENSEE, A.C. **Atlas climático da Estação Ecológica do TAIM: contribuição ao estudo do clima em unidades de conservação no Rio Grande do Sul**. Santa Maria, E-BOOK-PDF. 2015.
- WOOLMUTH, L.P.; CRAWSHAW, L.I. The effect of development and season on temperature selection in bullfrog tadpoles. **Physiological Zoology**, v. 61, n. 1, p. 461-469. 1988.
- XIMENEZ, S.S.; TOZETTI, A.M. Seasonality in anuran activity and calling season in a Brazilian subtemperate wetland. **Zoological Studies**, v. 2015, n. 1, p. 54-47. 2015.
- XIMENEZ, S.S.; OLIVEIRA, M.C.L.M.; SANTOS, M.B.; TOZETTI, A.M. The influence of habitat configuration on anuran species composition in subtemperate wetlands of southernmost Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 9, n. 3, p. 235-243. 2014.
- ZAR, J.H. **Biostatistical analysis**. Prentice-Hall, New Jersey. 1999.

CAPÍTULO 3

**A HIPÓTESE DO DISTÚRBIO INTERMEDIÁRIO EM COMUNIDADE DE ANUROS
NO SUL DO BRASIL.**

A HIPÓTESE DO DISTÚRPIO INTERMEDIÁRIO EM COMUNIDADE DE ANUROS NO SUL DO BRASIL.

Maurício Beux dos Santos¹, Alexandro Marques Tozetti² e Sônia Zanini Cechin¹

¹ Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Laboratório de Ecologia de Vertebrados Terrestres, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.

RESUMO

Existem diversos tipos de distúrbios que podem agir sobre um ecossistema, sendo eles de origem antrópica (e.g. queimadas, pastejo, drenagens) ou não (e.g. alagamentos, eventos climáticos, deslizamentos). Os distúrbios alteram a disponibilidade de recursos afetando temporária ou permanentemente a composição de espécies nas comunidades. O tipo de distúrbio, bem como sua frequência, duração e extensão, pode levar a um declínio ou até mesmo um aumento na diversidade de espécies. A hipótese do distúrbio intermediário (HDI) prediz que distúrbios moderados favoreceriam a elevação da diversidade ao reduzir as pressões de predação e competição. Em sistemas dulcícolas, por exemplo, o tempo de permanência de lagoas temporárias (hidroperíodo) definiria sua capacidade em prover sítios de reprodução para anfíbios anuros. Em uma visão simplificada, lagoas com hidroperíodos muito curtos seriam usadas apenas por espécies com metamorfose rápida. Por outro lado, as de hidroperíodo muito longo permitiriam o estabelecimento de muitos predadores (e.g. peixes ou invertebrados) reduzindo o sucesso reprodutivos dos anuros. Desse modo, corpos d'água com hidroperíodos intermediários apresentariam as mais elevadas taxas de riqueza de espécies de girinos. Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivo estabelecer os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio em corpos d'água continentais, verificando a relação dos níveis de distúrbio com o hidroperíodo e diversidade de espécies de anuros. Os resultados adquiridos mostram uma ligação entre os níveis dos atributos frequência e duração de distúrbio com o hidroperíodo, bem como com a abundância e riqueza de espécies de girinos presentes nesses ambientes. Corpos d'água com menor frequência e duração de distúrbio foram similares entre si, possuindo menor abundância, densidade ou riqueza de espécies, enquanto que em corpos d'água com níveis intermediários de distúrbio os valores foram significativamente maiores. De uma forma geral, os resultados adquiridos mostram que o distúrbio presente em corpos d'água continentais se enquadra na definição da Hipótese do distúrbio Intermediário, onde corpos d'água temporários (11 spp.) apresentam um maior número de espécies que efêmeros (6 spp.) ou permanentes (4 spp.). Os resultados encontrados no presente estudo demonstram a ação direta de um evento de distúrbio, bem como da HDI, sobre a comunidade de anuros. Adicionalmente, enfatizam a relação de dependência dos atributos de distúrbio com o hidroperíodo dos corpos, bem como com a abundância e riqueza de girinos em corpos d'água continentais.

Palavras-chave: Distúrbio, Anura, hidroperíodo.

THE INTERMEDIATE DISTURBANCE HIPOTHESIS ON AN ANURAN COMMUNITY FROM SOUTHERN BRAZIL

Maurício Beux dos Santos¹, Alexandro Marques Tozetti² e Sônia Zanini Cechin¹

¹ Universidade Federal de Santa Maria. Programa de Pós Graduação em Biodiversidade Animal, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

² Laboratório de Ecologia de Vertebrados Terrestres, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil.

ABSTRACT

Several types of disturbance may affect an ecosystem, either of anthropogenic origin (e.g., fires, grazing, drainage) or not (e.g., flooding, climatic events, landslides). Disturbances alter the availability of resources, impacting temporarily or permanently the composition of biological communities. The nature of the disturbance, its frequency, duration, and extent, may lead to either a reduction or an increase in the local species diversity. The intermediate disturbance hypothesis (IDH) predicts that moderate disturbances would increase species diversity by reducing the pressures of predation and competition. In freshwater systems, for example, the duration of temporary ponds (hydroperiod) would define the habitat capacity in providing breeding sites for anurans. In a simplified view, ponds with short hydroperiods would be preferentially used by species of rapid metamorphosis. On the other hand, ponds with long-term hydroperiods would allow for the establishment of predators (e.g., invertebrates or fish), hence reducing the reproductive success of frogs. Thus, water bodies with intermediate hydroperiods should present highest species richness. This study aimed to establish the disturbance frequency, duration and extent in continental water bodies, through the investigation of the relationship between the disturbance levels, the hydroperiod and the diversity of anurans. Our results showed a link between the frequency and duration of the disturbance with the hydroperiod, as well as with the tadpole richness and abundance. Therefore, water bodies with less frequency and duration of disturbance were similar, presenting a lower species richness, abundance and density; on the other hand, water bodies with intermediate levels of disturbance had significantly higher values of these metrics. Overall, our results demonstrate that the disturbance in the studied water bodies fitted the definition of the intermediate disturbance hypothesis, in which temporary water bodies present a richest tadpole community (11 spp.) than ephemeral (6 spp.) or permanent ones (4 spp.). Our study demonstrates the direct effect of a disturbance event and the IDH on the anuran community. Also, our results emphasize the interdependence of the disturbance attributes with the continental water bodies' hydroperiod, as well as with the tadpole abundance and richness.

Keywords: Disturbance, Anura, hidroperiod.

INTRODUÇÃO

Distúrbios no ambiente promovem alterações e/ou substituições de espécies (HOBBS; HUENNEKE, 1992), o que torna a compreensão dos mecanismos fundamentais na manutenção da diversidade um grande desafio. O termo distúrbio é utilizado para fazer referência a eventos que alteram a disponibilidade de recursos do ambiente tais como fenômenos climáticos, cataclismos, incêndios, ação de pastejo ou perda de habitat, os quais definem a composição de espécies em uma comunidade (ROXBURGH et al., 2004; SHEA et al., 2004). Neste contexto, os eventos de distúrbio causariam grandes mudanças na configuração dos habitats afetando a disponibilidade de recursos aos organismos (MAY et al., 2007). Por outro lado alguns distúrbios favoreceriam a colonização e estabelecimento de novas espécies (BUCKLING et al., 2000). Assim, o balanço entre habilidade competitiva e de colonização de espaços e uso de recursos recém disponibilizados seriam mediados por distúrbios, os quais influenciariam a diversidade de espécies (SHEA et al., 2004). Em geral, ambientes com oferta constante de recursos são favoráveis a espécies com nichos (espacial ou temporal) mais estreitos e menos sobrepostos, o que favorece o estabelecimento de espécies especialistas (PIANKA 1969; MAY et al., 2007). Dessa forma, os distúrbios têm sido sugeridos como um dos principais fatores que influenciam a estrutura das comunidades, onde a ação da hipótese do distúrbio intermediário (HDI) regularia a diversidade de espécies em um ambiente (SHEA et al., 2004; SHEIL; BURSLEM, 2013).

Há uma grande discussão sobre a real ação da HDI, primeiramente abordada por Connell (1978). Inicialmente ela foi sugerida? como uma série de mecanismos ligados a exclusão competitiva em comunidades sésseis (SHEIL; BURSLEM, 2013). Assim, um distúrbio facilitaria o estabelecimento de espécies de estágio tardio em formações iniciais, aumentando a diversidade, enquanto distúrbios excessivos seriam intoleráveis para algumas espécies, reduzindo a diversidade mesmo em estágios iniciais (CONNEL, 1978; SHEIL; BURSLEM, 2013). Para que esse padrão seja corretamente detectado são necessárias amostragens suficientes de ambas as seções de subida e descida da curva de distribuição unimodal (SHEIL; BURSLEM, 2013). Esse mecanismo, quando presente, produz uma convivência estável e picos de diversidade em níveis intermediários de distúrbios (FOX, 2013). No entanto, é necessário lembrar que um distúrbio pode ter inúmeros efeitos sobre a diversidade, podendo não se enquadrar na HDI descrita por Connell (1978), e que o mesmo não reivindicou a aplicação de sua teoria em organismos móveis (CONNELL, 1978; SHEA; CHESSON, 2002; SHEA et al., 2004; FOX, 2013; SHEIL; BURSLEM, 2013).

Apesar de não ser a única teoria válida para a determinação dos padrões de diversidade e coexistência das espécies, a HDI descrita por Connell (1978) tem estimulado aplicação prática e discussões sobre a ação em comunidades móveis (SHEA; CHESSON, 2002; SHEA et al., 2004), e vem sendo aplicada em comunidades marinhas, dulcícolas e terrestres (WILLBY et al., 2001, ZACHARIAS; ROFF, 2001; VUJNOVIC et al., 2002). Neste contexto, podemos extrapolar o conceito de distúrbio para qualquer evento que gera uma mudança significativa no ambiente, a qual pode ser avaliada por alterações em sua disponibilidade de recursos (SEMLITSCH et al., 1996; SHEA et al., 2004). Esses distúrbios podem ter origem antrópica ou não, sendo que muito deles são recorrentes em habitats naturais tais como as queimadas, a ação de pastejo e os ciclos de alagamento em áreas úmidas.

Uma forma conhecida de distúrbio conferida ao ambiente está relacionada ao processo de evaporação da água em corpos d'água continentais, definindo seu hidroperíodo (WELLBORN et al., 1996). Adicionalmente, a distribuição de várias espécies que habitam ambientes lênticos parece estar relacionada com o gradiente do hidroperíodo (WELLBORN et al., 1996). Dessa forma, o modelo do hidroperíodo pode ser visto à luz da HDI, fazendo com que os corpos d'água com nível intermediário de distúrbio sejam os mais favoráveis para uma maior diversidade (SEMLITSCH et al., 1996). Como consequência, os anfíbios anuros representam um bom modelo para averiguar a ação da HDI, devido à dependência existente em relação aos corpos d'água para o desenvolvimento de seu estágio larval e comportamento reprodutivo (WELLS, 2007). Nesse contexto, corpos d'água permanentes possuiriam distúrbios menos intensos, devido a menor perda de massa d'água quando comparados com temporários. A ação da hipótese em corpos d'água é reforçada pelo fato de que corpos d'água permanentes são considerados como habitats mais complexos (HEYER et al., 1975), com maior disponibilidade de recursos, que favorecem um maior número de espécies de anfíbios em relação a corpos d'água efêmeros. No entanto, os corpos d'água permanentes também podem suportar um maior número de predadores, que exercem uma forte pressão sobre a comunidade (BOTH et al., 2009). Dessa forma, as condições mais favoráveis para a existência de um maior número de espécies de anfíbios, parece ser a permanência intermediária de água, entrada em corpos d'água temporários (BABBITT et al., 2009; BOTH et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; GREEN et al., 2013). Ambos os fatores, presença de predadores e complexidade do habitat, têm sido capazes de explicar parte das variações em comunidades de anfíbios (SNODGRASS et al., 2000). No entanto, em muitos casos onde a maior riqueza de anuros é atribuída à HDI, os diferentes critérios utilizados para a determinação do hidroperíodo acabam se sobrepondo com

os atributos da HDI, sendo utilizada como uma explicação potencial quando padrões unimodais são observados (SHEIL; BURSLEM, 2013).

Apesar do aumento no número de estudos que atribuem a maior diversidade de espécies à ação da HDI em comunidades de vertebrados, mais especificamente herpetofauna, a maioria não considera os atributos fundamentais para determinar a ação da HDI, tais como frequência, duração e extensão do distúrbio (SHEA et al., 2004). Segundo Shea et al. (2004), os critérios de definição de frequência de eventos de distúrbio devem ser calculados levando em consideração o tempo de geração dos organismos da comunidade. Dessa forma, se um distúrbio tem uma frequência tão alta que mesmo os girinos com tempo de eclosão e metamorfose mais acelerados não conseguem completar o ciclo de desenvolvimento, teremos a biodiversidade mínima, sendo o limite superior para um regime intermediário estabelecido por exclusão competitiva ou predação (HEYER et al., 1975; SHEA; CHESSON, 2002; SHEA et al., 2004). A duração de um evento de distúrbio é pouco abordada em estudos envolvendo HDI devido à sua sobreposição com o conceito de intensidade (SHEA et al., 2004). No entanto é necessário distinguir entre quanto tempo dura uma perturbação e o quão intensa ela é (medida de variações ambientais, levando em consideração as variações temporais). A exclusão da duração do distúrbio exigiria que o evento de distúrbio (secagem ou seca) fosse instantâneo. Dessa forma, o processo de secagem de um corpo d'água pode ser considerado um evento estocástico (JOHST; HUTH, 2005), que depende diretamente do estágio sucessional anterior para ser definido. Isso permite a inclusão da variável duração como componente integrante do distúrbio em corpos d'água continentais que apresentam variação no hidroperíodo. Por último, o atributo extensão de distúrbio é relacionada à capacidade de dispersão e/ou movimentação do organismo a ser estudado, exigindo uma avaliação das características das espécies a serem estudadas (SHEA et al., 2004). Levando em consideração o efeito da HDI sobre a comunidade de girinos, e que os mesmos estão “presos” aos corpos d'água em que foram colocadas as desovas, a extensão da perturbação pode ser relacionada à quantificação da perda de massa d'água do corpo d'água.

A formação de lagoas e poças temporárias é um evento imprevisível no sul do Brasil (WAECHTER, 1985) e tem sido alvo de estudos que abordam populações e comunidades de anuros. Na porção costeira sudeste do Rio Grande do Sul há extensas áreas naturais com predomínio de campos associados a corpos d'água com diferentes padrões de hidroperíodo (XIMENEZ; TOZETTI, 2015). Estas áreas compreendem uma grande variedade de habitats, incluindo pântanos associadas a campos costeiros, possuindo altos níveis de produtividade de forma que representam um importante local de reprodução para muitas espécies de anuros

(XIMENEZ et al., 2014). Essas regiões exibem características abióticas distintas (WOLLMANN et al., 2015). A cobertura vegetal homogênea, formada por gramíneas, e a formação de um grande número de corpos d'água com diferentes hidroperíodos torna esse ambiente um laboratório a céu aberto. Esse fato, associado à baixa riqueza registrada para essa região (apx. 15 espécies; XIMENEZ et al., 2014; OLIVEIRA et al., 2013), quando comparada com regiões tropicais, possibilita o isolamento de variáveis e proporciona um melhor entendimento da ação de fatores sobre a comunidade. Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivo estabelecer os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio e verificar a relação com o padrão de hidroperíodo de corpos d'água continentais, testando a ação da HDI sobre a comunidade de girinos e verificando a ação independente de cada atributo sobre a comunidade. Além disso, determinaremos quais dos atributos possuem uma maior relação com a variação do hidroperíodo, bem como com a densidade, abundância e riqueza de girinos.

Dessa forma, as hipóteses do presente estudo são: *i* - Corpos d'água com menores níveis de distúrbio apresentarão um maior número de microhabitats e maior número de predadores do que corpos d'água com níveis maiores de distúrbio; *ii* - Corpos d'água com níveis intermediários de distúrbio possuirão um maior número de espécies de girinos do que aqueles com níveis extremos de distúrbio. *iii* – Corpos d'água com menores níveis de distúrbio serão compostos por espécies de anfíbios com modos reprodutivos mais suscetíveis a dessecação, enquanto corpos d'água com altos níveis de distúrbio são compostos por espécies com modos reprodutivos menos suscetíveis aos efeitos da dessecação.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Estação Ecológica do TAIM, de dezembro de 2012 a abril de 2014, que abriga ambientes de banhados, praias, dunas, lagoas e ilhas (WOLLMANN et al., 2015) no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1). O local de amostragem selecionado para o desenvolvimento do estudo (S 32°43'41":W 52°36'40") abrange uma área de 16,2 Km², situado na margem da Lagoa Mangueira (Figura 1). Devido a formação vegetacional característica de campos úmidos costeiros, que consiste em campos de grama nativa bem preservados (WOLLMANN et al., 2015), e em decorrência do relevo plano da planície costeira, a região apresenta um grande número de corpos d'água de dimensões e hidroperíodo variáveis. A seleção dos corpos d'água foi feita com base em observações

realizadas de agosto a novembro de 2012, de forma que a área amostral não era utilizada com finalidade agropastoril há pelo menos dois anos. O clima da região é classificado como temperado úmido (MALUF, 2000), com temperatura média anual igual a 16,4°C, média do mês mais frio inferior a 11°C e pluviosidade acumulada anual de 1452 mm (WOLLMANN et al., 2015).



Figura 1 – Localização geográfica da área de estudos (Estação ecológica do TAIM: TAIM), localizada no extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

Amostragem de girinos e microhabitats

As amostragens foram realizadas em oito corpos d'água com hidroperíodos variáveis. Cada corpo d'água foi amostrado uma vez por mês, entre dezembro de 2013 a abril de 2014. Os girinos foram capturados pelo método de varredura com puçá (40x35cm; malha 2mm) por microhabitat/profundidade. As profundidades foram estabelecidas a cada 20cm (0 a 20, 20 a 40, 40 a 60, 60 a 80 cm) e os microhabitats foram definidos conforme o morfotipo vegetacional (descoberto, gramínea, ciperáceas, herbáceas, macrófitas enraizadas, macrófitas flutuantes e macrófitas nitrificantes). Girinos e predadores invertebrados coletados foram imediatamente eutanasiados, fixados em formol 4% (HEYER et al., 1994) e transportado ao Laboratório. Os girinos coletados foram identificados até espécie (CEI, 1980; ACHAVAL; OLMOS, 2003) e os predadores invertebrados até família (MUGNAI et al., 2010). Os modos reprodutivos dos

anfíbios foram classificados de acordo com Haddad e Prado (2005). As variáveis climáticas, temperatura, umidade do ar, pressão atmosférica, direção e velocidade do vento e precipitação, foram coletadas em campo com a utilização de uma estação meteorológica móvel WS-218. As variáveis abióticas de cada microhabitat/profundidade foram registrados com a utilização da sonda multiparâmetro MANTA 2®.

Definições de Hidroperíodo e atributos de distúrbio

Os corpos d'água foram categorizados como: efêmero - ausente em mais da metade do ano; temporário - com períodos de secagem, mas presente em mais da metade do ano; e permanente - presente em todo o ano. No presente estudo, distúrbio foi definido como sendo a perda de massa d'água ao longo do tempo de amostragem, o que gera variação no espaço físico disponível e consequente alteração no número de microhabitats disponíveis (HEYER et al., 1975; JOHST; HUTH, 2005). Neste contexto, é importante salientar que os corpos d'água foram amostrados com uma diferença máxima de dois dias em cada campanha, excluindo a inconsistência temporal de amostragem entre os corpos d'água (SHEA et al., 2004; SEMLITSCH et al., 2015), sendo possível determinar a ação dos atributos de distúrbio com base em eventos espaciais entre os meses amostrados. Dessa forma, a partir da HDI definida por Connel (1978), bem como as considerações dos mecanismos envolvidos onde é considerado as definições de predição, constância e contingente de fenômenos periódicos (CONNEL, 1978; SHEA et al., 2004; SHEIL; BURSLEM, 2013), podemos considerar as seguintes definições dos atributos de distúrbio: Frequência (Fr) - somatório do número de eventos de seca completos (que pode durar um ou mais meses), dividido pelo número total de meses do monitoramento do corpo d'água; Duração (Du) - somatório dos meses em que o corpo d'água esteve seco dividido pelo número total de meses do estudo; Extensão (Ex) - valor médio do coeficiente de variação de área, calculado pela relação da área da poça no mês amostrado dividido pela maior área registrada para o corpo d'água.

Análise de dados

Uma amostra foi considerada como sendo as coletas realizadas em um corpo d'água/mês. Os valores de abundância, tanto para girinos quanto para predadores invertebrados, correspondem ao somatório de indivíduos de todas as espécies (girinos), ou famílias (invertebrados), presentes nos microhabitats amostrados em um corpo d'água/mês. A densidade

de cada espécie? foi calculada através da razão entre a abundância e a área (m^2) do corpo d'água em cada corpo d'água/mês. A riqueza de espécies de girinos, utilizada na confecção dos modelos, bem como no comparativo entre os hidroperíodos e níveis de distúrbio, foi estimada através do índice de Simpson invertido (MAGURRAN, 1988). As variáveis contínuas selecionadas para a confecção de modelos, bem como para os comparativos, foram: área do corpo d'água (m^2), número de microhabitats disponíveis; valor médio de pH; temperatura da água ($^{\circ}C$); oxigênio dissolvido (mg/l), turbidez (NTU) e concentração de algas (cells/ml). As variáveis categóricas consideradas foram o hidroperíodo (permanente, temporário e efêmero) e níveis de cada um dos atributos de distúrbio (baixo, intermediário e alto). Dessa forma, para a confecção dos modelos, os valores de cada atributo de distúrbio foram categorizados em baixo (0 a 0,33), intermediário (0,34 a 0,66) e alto (0,67 a 1,00).

Para verificar a influência de fatores abióticos e do hidroperíodo sobre a densidade, abundância e riqueza de predadores e girinos foram construídos, separadamente, modelos de regressão generalizada (GRM, "Generalized Regression Models"; NELDER, 1972; MCCULLAGH; NELDER, 1983) com a inclusão de variáveis passo-a-passo ("forward stepwise", ZAR, 1999). Os GRM são tipos de análises que ultrapassam limitações impostas pelas regressões lineares comuns, visto que, os dados utilizados podem ser considerados como sendo de várias famílias de distribuições de probabilidades e diferentes tipos de funções de regressão. Adicionalmente, para verificar a dependência da densidade, abundância e riqueza de girinos perante aos atributos de distúrbio foram construídos modelos lineares generalizados mistos (GLMM, "Generalized Linear mixed models"; NELDER, 1972; PRADO; ROSSA-FERES, 2014).

A verificação da variação da densidade, abundância e riqueza de girinos e predadores, bem como das variáveis abióticas, ao longo das categorias de hidroperíodo e níveis de distúrbio, foi realizada com a utilização do teste Kruskal-Wallis com post-hoc para identificação das diferenças parciais entre as médias (ZAR, 1999). O mesmo teste foi utilizado para verificar a associação dos valores de cada atributo de distúrbio às categorias de hidroperíodo dos corpos d'água. Para ordenar e representar graficamente a similaridade da composição de anuros, bem como dos níveis de distúrbio, entre os corpos d'água amostrados foi utilizado o método de escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS; ZAR, 1999; MCCUNE; GRACE, 2002). Consideramos, respectivamente, a abundância de cada espécie e os valores dos atributos de distúrbio em cada corpo d'água, dois eixos de ordenação e com a utilização do índice de similaridade de Bray-Curtis para a composição de espécies e distância Euclidiana para os níveis de distúrbio (CLARKE; GORLEY, 2006). A confiabilidade da ordenação por NMDS é

determinada através do valor do stress, onde menores valores representam uma melhor representação gráfica (CLARKE; WARWICK, 1994; ZAR, 1999).

RESULTADOS

Caracterização dos corpos d'água, hidroperíodo e distúrbio

Foram registrados dois períodos de seca bem definidos, dezembro de 2012 a janeiro de 2013 e dezembro a fevereiro de 2014, onde todos os corpos d'água temporários secaram e os permanentes sofreram redução de área (Figura 2). Logo após os períodos de seca foram registrados picos de pluviosidade nos meses de fevereiro de 2013 (176 mm) e março de 2014 (194 mm; Figura 2). Quando comparados corpos d'água permanentes, temporários e efêmeros, não houve diferença significativa dos valores médios de área ou temperatura da água ao longo dos meses. No entanto, os valores médios de pH ($H_{2,113}=18,54$; $p<0,01$) e oxigênio dissolvido ($H_{2,113}=13,88$; $p<0,01$) foram menores em corpos d'água permanentes do que em temporários ou efêmeros (Figura 3). Adicionalmente os valores médios de turbidez ($H_{2,113}=15,18$; $p<0,01$) e concentração de algas ($H_{2,113}=9,52$; $p<0,01$) foram menores em ambientes efêmeros (Figura 3). O número de microhabitats disponíveis ao longo dos meses divergiram entre os hidroperíodos ($H_{2,113}=60,97$; $p<0,01$), sendo maiores em ambientes permanentes ($8,82 \pm 2,43$), médios em temporários ($4,89 \pm 2,01$) e menores em efêmeros ($1,42 \pm 0,78$; Figura 3). Por fim, os valores médios de frequência ($H_{2,113}=103,07$; $p<0,01$) e duração ($H_{2,113}=99,57$; $p<0,01$) de distúrbio foram menores em ambientes permanentes (zero para os dois atributos), médios em temporários ($0,44 \pm 0,12$ e $0,3 \pm 0,08$ respectivamente) e maiores em efêmeros (1 para os dois atributos; Tabela 1). No entanto, a média do atributo extensão ($H_{2,113}=90,37$; $p<0,01$) foi menor em ambientes permanentes ($0,21 \pm 0,18$) e similar entre ambientes temporários e efêmeros ($0,66 \pm 0,21$ e 1 respectivamente; Tabela 1). A análise de ordenação por NMDS para a similaridade entre os corpos d'água, calculada através dos valores médios adquiridos para cada um dos atributos de distúrbio, formou três grupos distintos (stress=0,01; Figura 4). Dessa forma, os valores dos atributos de corpos d'água permanentes foram similares entre si, havendo um segundo agrupamento formado por corpos d'água temporários e um terceiro pelo corpo d'água efêmero.

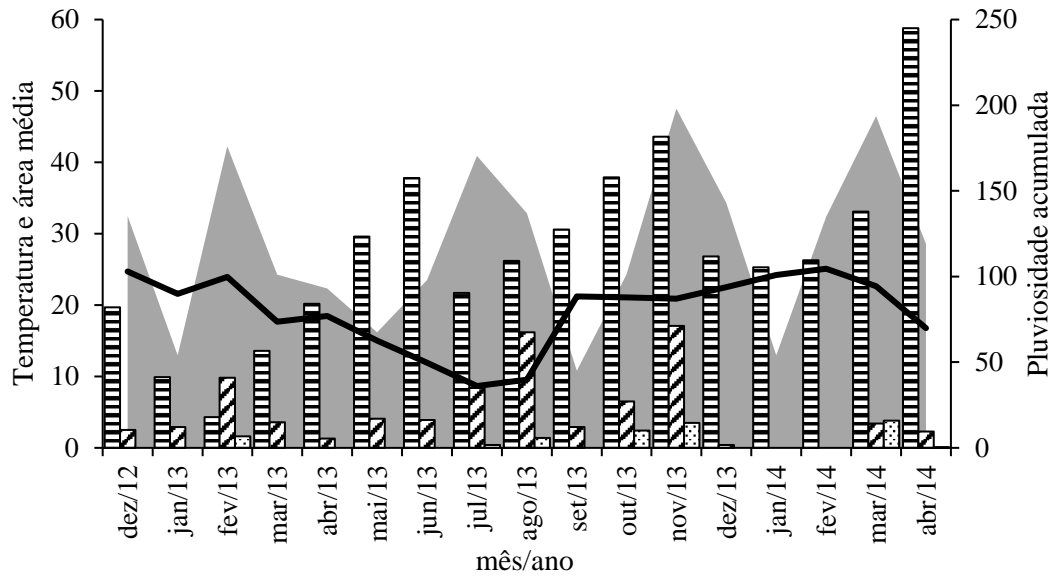


Figura 2 – Temperatura média ($^{\circ}\text{C}$; linha contínua), pluviosidade acumulada (mm; área preenchida) e área média mensal ($\text{m}^2 \times 10^{-2}$) de corpos d'água permanente (barras horizontais), temporários (barras transversais) e efêmero (Barras pontilhadas) de dezembro de 2012 a abril de 2014.

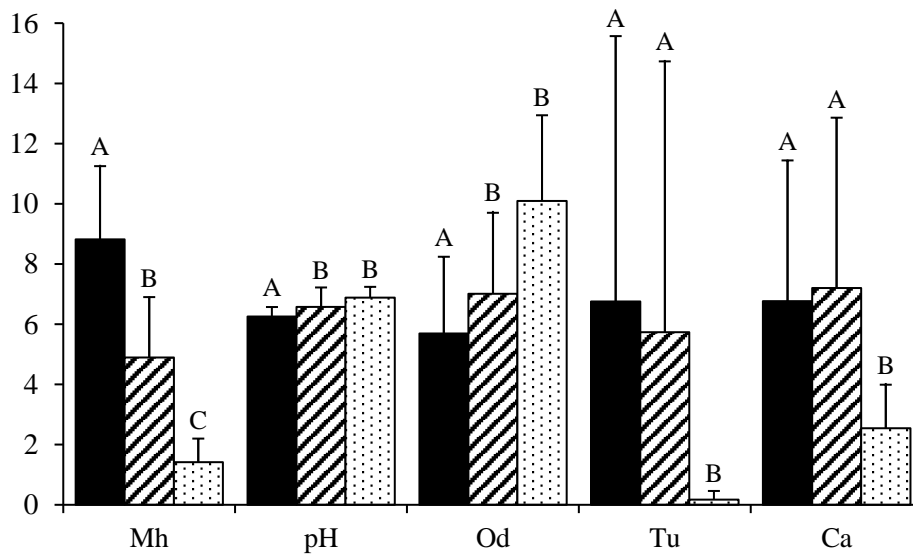


Figura 3 – Valor médio de desvio padrão das variáveis abióticas registrados em ambiente permanente (barra sólida), temporário (barras transversais) e efêmero (barras pontilhadas). As letras sobrescritas indicam a similaridade entre cada variável analisada no teste post-hoc. Mh = número de microhabitats; Od = oxigênio dissolvido (mg/l); Tu = Turbidez ($\text{NTU} \cdot 10^{-2}$); Ca = concentração de algas ($\text{mg/ml} \cdot 10^{-1}$).

Tabela 1 – Valores registrados para os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio em corpos d'água permanente (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E).

	Permanente			Temporário				Efêmero
	P1	P2	P3	T1	T2	T3	T4	E
Frequência	0	0	0	0,25	0,5	0,5	0,5	1
Duração	0	0	0	0,18	0,27	0,36	0,36	1
Extensão	0	0,3	0,33	0,38	0,88	0,61	0,77	1

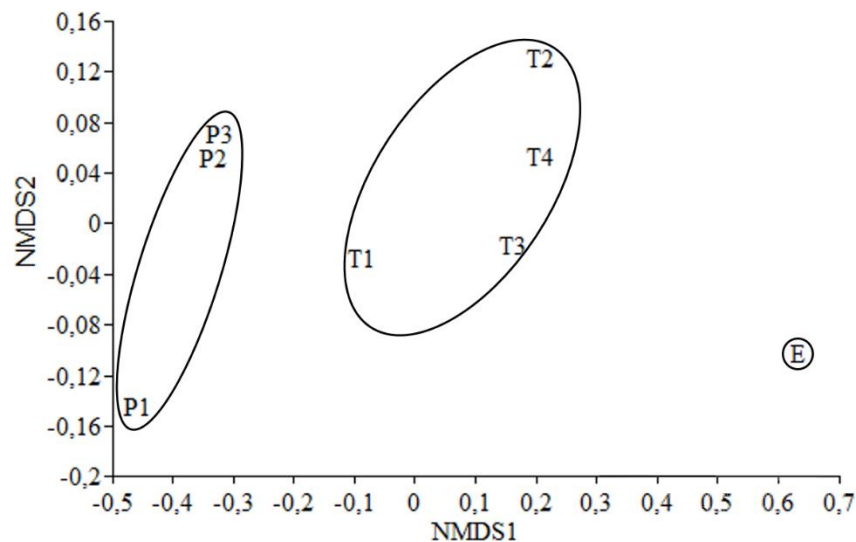


Figura 4 - Gráfico de ordenação por NMDS representando a similaridade entre corpos d'água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E) com base nos valores adquiridos para os atributos frequência, duração e extensão de distúrbio. A linha contínua representa similaridade de 50% entre os ambientes (stress = 0,01).

Foram coletados 2500 invertebrados predadores pertencentes a 13 famílias e 3 ordens (Tabela 2). O modelo gerado para a riqueza de predadores ($R^2=0,08$; $F=3,00$; $p=0,01$) apontou influência apenas do hidroperíodo ($B=0,31$; $p<0,01$; Tabela 2). O número de famílias presentes foi divergente ($H_{2,113}=9,10$; $p=0,01$) entre ambientes efêmeros (5 famílias) quando comparado com temporários (9 famílias; $N=113$; $Z=2,92$; $p=0,01$) e permanentes (12 famílias; $N=113$; $Z=2,32$; $p=0,03$) e similares entre os dois últimos citados (Tabela 2; Figura 5). Da mesma forma, a abundância de predadores invertebrados ($R^2=0,10$; $F=3,60$; $p<0,01$) foi influenciada apenas pelo hidroperíodo ($B=0,41$; $p<0,01$), de forma que corpos d'água permanentes apresentaram maiores abundâncias de predadores ($H_{2,113}=14,24$; $p<0,08$) quando comparados com temporários ($N=113$; $Z=2,42$; $p=0,04$) e efêmeros ($N=113$; $Z=3,40$; $p<0,01$), existindo também diferença quando comparados temporários e efêmeros ($N=113$; $Z=2,24$; $p=0,04$; Tabela 2; Figura 5). Adicionalmente, os modelos gerados para densidade de predadores invertebrados ($R^2=0,37$; $F=14,33$; $p<0,01$) foi negativamente influenciado pelo pH ($B=-0,22$; $p<0,01$), não havendo diferença significativa da densidade entre os diferentes padrões de hidroperíodo ($H_{2,113}=2,52$; $p=0,28$; Figura 5).

Tabela 2 - Densidade, abundância e riqueza de predadores invertebrados registrados de dezembro de 2012 a abril de 2014 em corpos d'água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E) amostrados na Estação Ecológica do TAIM, sul do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

	Permanente			Temporário				Efêmero
	P1	P2	P3	T1	T3	T2	T4	E1
Odonata								
Libelulidae	5	91	149	3	4	97	35	
Cordulidae		1			3	2	5	
Dicteriadidae		6	11	26	2	5	47	
Perilestidae	4	38	113	30	15	24	17	
Aeshnidae	2	4	10					
Megapodagrionidae			2					
Heteroptera								
Notonectidae		15	2	29		3	3	2
Corixidae	1	115	71	54	39	14	103	15
Belostomatidae	162	84	155	43	68	28	9	5
Coleoptera								
Girinidae	57	53	86	15	44	118	13	8
Elmidae			5					
Ditiscidae	11	110	84	19	16	16	50	
Densidade	0,26			0,72				0,28
Abundância	51,67			29,38				7,50
Riqueza	9,33			8,50				4,00

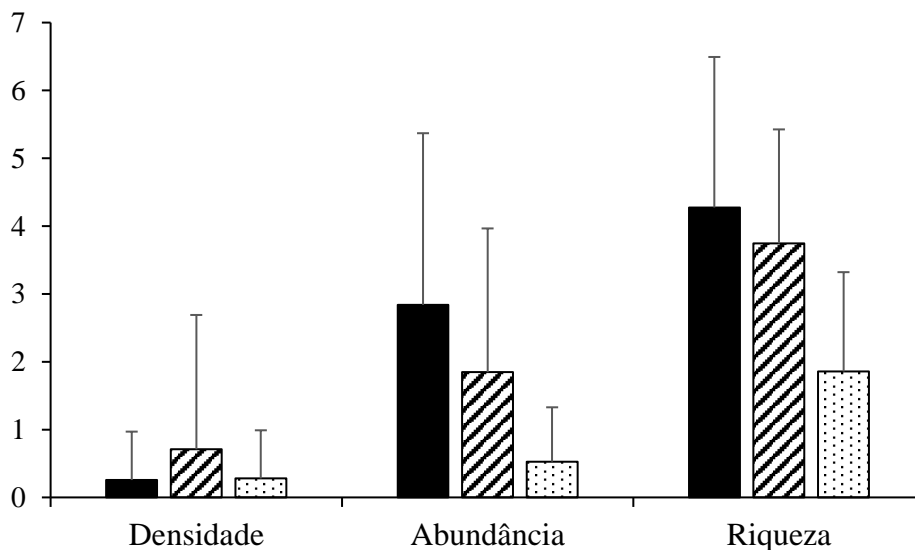


Figura 5 - Valor médio de desvio padrão da densidade, abundância (10^{-1}) e riqueza de predadores invertebrados registrados em corpos d'água permanentes (barra sólida), temporários (barras transversais) e efêmero (barras pontilhadas).

Diversidade e dependência abiótica de girinos

Foram coletados 4033 girinos pertencentes a 11 espécies e três famílias (Tabela 3). Os modelos gerados mostram que a densidade ($R^2=0,09$; $F=4,62$; $B=0,08$; $p<0,01$), abundância ($R^2=0,32$; $F=16,95$; $B=0,07$; $p<0,01$) e riqueza ($R^2=0,23$; $F=11,31$; $B=0,08$; $p<0,01$) de girinos são diretamente influenciadas pelo hidroperíodo dos corpos d'água (Tabela 3), sendo a riqueza, também, relacionada com a elevação da temperatura da água ($B=0,22$; $p<0,01$). Adicionalmente, corpos d'água temporários apresentaram maior densidade ($H_{2,113}=7,49$; $p=0,02$), abundância ($H_{2,113}=7,79$; $p=0,02$) e riqueza de girinos ($H_{2,113}=8,57$; $p=0,01$) quando comparados com efêmeros e permanentes (Tabela 3), que apresentaram valores similares entre si.

Tabela 3 – Densidade, abundância, riqueza e modos reprodutivos (MR) das espécies de anuros (girinos) registradas de dezembro de 2012 a abril de 2014 em corpos d'água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E) amostrados na Estação Ecológica do TAIM, sul do estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

	MR	Permanente			Temporário				Efêmero
		P1	P2	P3	T1	T2	T3	T4	E1
Hylinae									
<i>Dendropsophus sanborni</i>	1	2	2	6		5	5	8	
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	1	3	22	24		242	1263	689	
<i>Pseudis minuta</i>	1	11	16	1	1	38	57	41	
<i>Scinax squalirostris</i>	1					3	1		2
Leptodactylidae									
Leptodactylinae									
<i>Leptodactylus gracilis</i>	13					1		3	
<i>Leptodactylus latinasus</i>	13					16		9	3
<i>Leptodactylus latrans</i>	11					414	968		
Leiuperinae									
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	11				8	2	2	26	4
<i>Physalaemus gracilis</i>	11	3	5					9	3
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	1				4	23	12	7	3
Bufonidae									
<i>Rhinella dorbignyi</i>	1					15		48	3
Densidade		0,02	<0,01	0,02	0,03	0,21	3,87	4,27	0,03
Abundancia		19	45	31	13	759	2308	840	18
Riqueza		4	4	3	3	10	7	9	6

Todas as espécies presentes no estudo foram registradas em corpos d'água temporários (Tabela 3). No entanto as espécies *L. latinasus*, *P. biligonigerus*, *P. falcipes*, *R. dorbignyi* e *S.*

squalirostris, presentes em corpos d'água efêmeros, não foram registradas em permanentes (Tabela 3). Nenhuma espécie das famílias Leptodactylidae (com exceção de *P. gracilis*), Bufonidae e *S. squalirostris* foi registrada em corpos d'água permanentes (Tabela 3). Adicionalmente, todas as espécies, com exceção de *P. gracilis*, registradas em corpos d'água permanentes possuem modo reprodutivo número 1, considerado menos resistentes a dessecação (Haddad; Prado 2005; Tabela 3). Quando considerada a composição de espécies, calculada pela abundância, houve a formação de três agrupamentos (stress = 0,09; Figura 6). De forma que a composição de espécie de corpos d'água permanentes foram similares entre si, havendo um segundo agrupamento formado por corpos d'água temporários (com exceção de T1) e um terceiro pelo corpo d'água efêmero e um temporário (Figura 6).

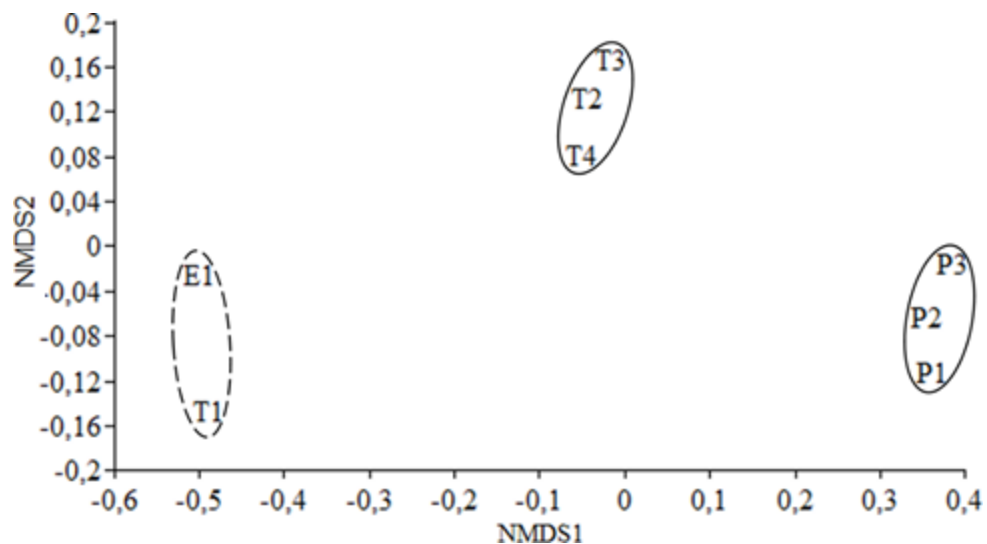


Figura 6 - Gráfico de ordenação por NMDS representando a similaridade da composição de espécies de girinos presentes em corpos d'água permanentes (P1 a 3), temporários (T1 a 4) e efêmero (E). As linhas contínua (55%) e pontilhada (45%) representam a similaridade entre os ambientes (stress = 0,09).

Houve influência da frequência de distúrbio ($\lambda=0,28$; $F_{6,216}=34,21$; $p<0,01$) sobre a densidade ($R^2=0,18$; $F=13,62$; $p<0,01$), abundância ($R^2=0,53$; $F=66,36$; $p<0,01$) e riqueza de girinos ($R^2=0,42$; $F=42,05$; $p<0,01$). No entanto, apenas a abundância ($H_{2,113}=53,90$; $p<0,01$; Figura 6) foi similar em baixo e alto nível de distúrbio, divergindo de ambientes com níveis intermediários. Adicionalmente, a riqueza de espécies foi considerada diferente em todos os níveis de frequência de distúrbio ($H_{2,113}=28,28$; $p<0,01$; Figura 7). Resultados similares foram apontados pelo modelo para a ação do atributo duração de distúrbio ($\lambda=0,26$; $F_{6,216}=34,21$; $p<0,01$) sobre a densidade ($R^2=0,19$; $F=15,35$; $p<0,01$), abundância ($R^2=0,54$; $F=60,42$; $p<0,01$) e riqueza ($R^2=0,43$; $F=41,25$; $p<0,01$). Da mesma forma, apenas a abundância

($H_{2,113}=52,87$; $p<0,01$; Figura 7) foi similar em baixo e alto nível de distúrbio, divergindo de ambientes com níveis intermediários. Por fim, o modelo gerado para o atributo extensão de distúrbio ($\lambda=0,62$; $F_{6,216}=9,63$; $p<0,01$) foi significativo apenas para abundância ($R^2=0,19$; $F=14,82$; $p<0,01$) e riqueza ($R^2=0,16$; $F=12,01$; $p<0,01$). De forma que níveis altos e baixos de distúrbio foram similares entre si e divergentes de níveis intermediários apenas quando considerado a riqueza ($H_{2,113}=23,25$; $p<0,01$; Figura 7).

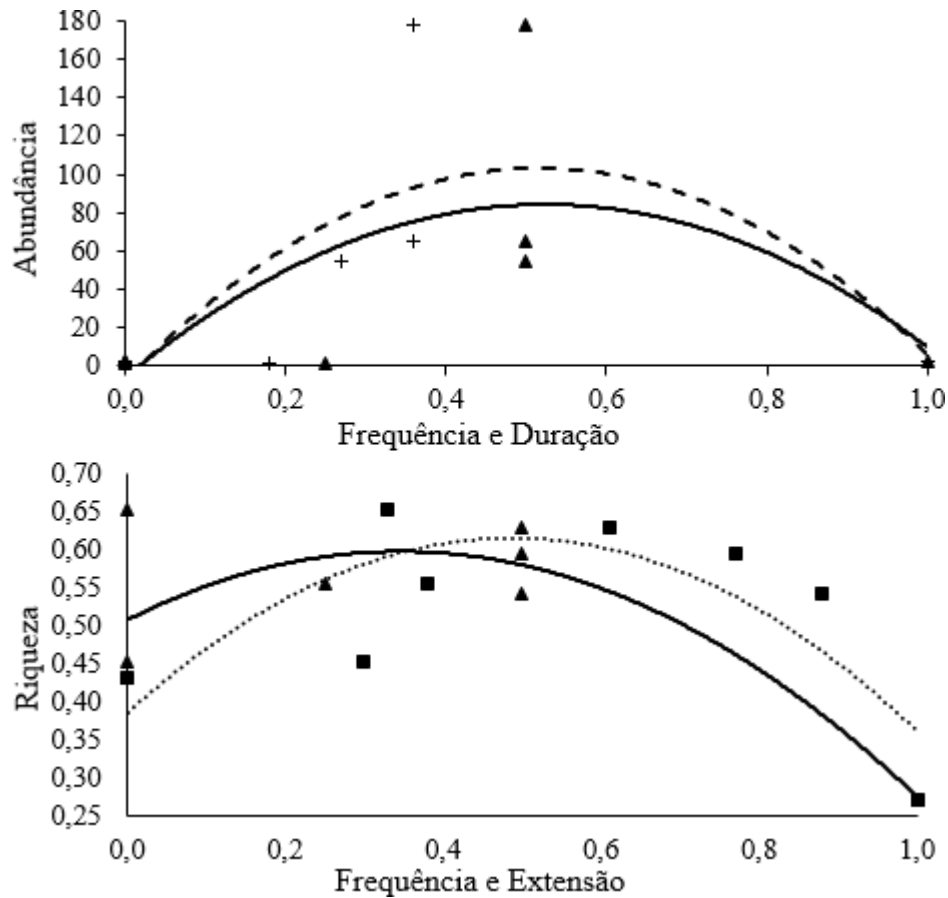


Figura 7 - Valores médios de abundância e riqueza (índice de Simpson) de girinos, com linha de tendência polinomial, ao longo dos atributos frequência (triângulo; linha contínua), duração (cruz; linha tracejada) e extensão (quadrado; linha pontilhada) de distúrbio.

DISCUSSÃO

A heterogeneidade dos corpos d'água, bem como a abundância de predadores, têm sido consideradas responsáveis pela variação da riqueza em comunidades de anuros (SNODGRASS et al., 2000; BABBITT et al., 2009; VASCONCELOS et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; IOP et al., 2012). A longa duração da permanência da água encontrada no presente estudo, sugere níveis baixos de distúrbio proporcionando o estabelecimento de diferentes tipos vegetacionais

(ESTEVEES, 1998; ROLON et al., 2013), o que favorece uma maior disponibilidade de recursos (MACARTHUR, 1972). Por outro lado, a maior complexidade de microhabitats favoreceu maior abundância e riqueza de predadores invertebrados nesses ambientes, aumentando o risco de predação para as espécies de girinos. Dessa forma, os resultados obtidos corroboram nossa primeira hipótese, que prevê que *“corpos d’água com baixos níveis de distúrbio apresentam maior número de microhabitats disponíveis, no entanto possuem uma maior abundância ou riqueza de predadores, enquanto corpos d’água com níveis altos de distúrbio possuem menor abundância e riqueza de predadores, no entanto um menor número de microhabitats”*. A variação do número de recursos disponíveis e a presença de predadores, juntamente com a relação encontrada entre frequência e duração de distúrbio com o hidroperíodo dos corpos d’água, sugere a ação direta da Hipótese do Distúrbio Intermediário sobre as espécies de girinos presentes no ambiente estudado. Não obstante, apesar de não ter sido relacionada ao hidroperíodo, a variação temporal da área dos corpos d’água representada pelo atributo extensão também se encaixa nas definições da HDI. Sendo assim, níveis intermediários de distúrbio, representados por corpos d’água temporários, foram mais favoráveis para uma maior diversidade (SEMLITSCH et al., 1996).

No presente estudo, as definições de hidroperíodo foram feitas com base no tempo de permanência da água. Apesar de abrangente, esse critério acaba se sobrepondo com a determinação de frequência e duração de distúrbio, podendo ser considerado a relação inversa da permanência de água nos corpos d’água estudados. Essa sobreposição fica evidente em estudos que mencionam a possível ação da HDI. De forma que, para a determinação do hidroperíodo os autores acabam considerando, de forma indireta, a frequência (BABBITT et al., 2000; BABBITT et al., 2009), duração (PETRANKA et al., 2003; NECKEL-OLIVEIRA, 2007; SANTOS et al., 2007; VASCONCELOS et al., 2009; BUNNELL; CIRAULO, 2010; COHEN et al., 2012; GREEN et al., 2013) ou extensão de distúrbio (BOTH et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; AMBURGEY et al., 2012). De uma forma geral, corpos d’água que não secam são subdivididos em permanentes e semipermanentes conforme a variação de área registrada (sobreposição com o atributo extensão), sendo os temporários categorizados conforme o número de amostragens em que o corpo d’água apresentou secagem total (sobreposição com o atributo frequência e/ou duração; BOTH et al., 2008; IOP et al., 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). Como consequência dessa sobreposição a HDI acaba sendo utilizada simplesmente como uma explicação potencial quando um padrão unimodal é visualizado (SHEIL; BURSLEM, 2013), não sendo levado em consideração os atributos fundamentais que determinam a sua ação (SHEA et al., 2004).

A sobreposição entre os atributos de distúrbio com as definições de hidroperíodo pode ser vista na maioria dos trabalhos que utilizam a ação da HDI para explicar uma maior densidade, abundância ou riqueza em corpos d'água temporários (BABBITT et al., 2009; BOTH et al., 2009; VASCONCELOS et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). Neste contexto, é necessário ressaltar que os atributos da distúrbio podem agir de forma diferente sobre a comunidade estudada (SHEA et al., 2004). Esse fato é reforçado pelos resultados encontrados no presente estudo, onde a frequência e duração de distúrbio causaram influência direta sobre a abundância de girinos. Não obstante, a frequência de distúrbio, bem como a extensão, influenciam o número de espécies presentes em cada corpo d'água, apresentando menor riqueza em níveis altos e baixos de distúrbio. Dessa forma, mesmo considerando as diferentes influências de cada atributo da HDI sobre a densidade, abundância e riqueza de espécies, os resultados do presente estudo corroboram nossa segunda hipótese, onde *“corpos d'água com níveis intermediários de distúrbio abrigam um maior número de espécies quando comparados com corpos d'água com altos ou baixos níveis de distúrbio”*. Apesar de causar efeitos diretos sobre a riqueza de espécies estudada, o atributo extensão de distúrbio não foi associada às categorias de hidroperíodo estabelecidas. Esse fato pode estar relacionado a grande variação de área existente em alguns corpos d'água permanentes, podendo reduzir de 7 a 20 vezes o tamanho quando comparado com o período de maior área, o que elevaria os valores desse atributo. Por outro lado, a não utilização de critérios que consideram a variação de área para a definição do hidroperíodo, no presente estudo, pode ter influenciado na falta de relação entre os níveis do atributo extensão de distúrbio com o hidroperíodo. Esse fato é reforçado pelos resultados adquiridos em estudos que utilizam a variação de área do corpo d'água para a definição do hidroperíodo (BOTH et al., 2009; VIEIRA et al., 2009; IOP et al., 2012; PRADO; ROSSA-FERES, 2014). De uma forma geral, esses estudos acabam relacionando a maior riqueza de espécies a corpos d'água com hidroperíodo temporário, o que representaria valores intermediários de distúrbio.

Apesar de corpos d'água com diferentes níveis de distúrbio terem apresentado uma variação da riqueza, que se enquadra nos padrões descritos para HDI, é importante salientar a diferença encontrada na composição de espécies. Os corpos d'água com baixos níveis de distúrbio (permanentes) foram compostos quase que exclusivamente por espécies da família Hylidae, que possuem modo reprodutivo tipo 1, considerado um dos modos mais generalistas (HADDAD; PRADO, 2005). Adicionalmente, 60% das espécies que utilizam corpos d'água com altos níveis de distúrbio possuem modo reprodutivo número 11 e 13, considerados mais resistentes à dessecação (HADDAD; PRADO, 2005). Dessa forma, os resultados obtidos

corroboram nossa terceira hipótese, que prevê que “*corpos d’água com baixos níveis de distúrbio são compostos por espécies com modos reprodutivos mais suscetíveis a dessecação, enquanto corpos d’água com altos níveis de distúrbio são compostos por espécies com modos reprodutivos menos suscetíveis aos efeitos da dessecação*”. Anfíbios anuros apresentam uma vasta gama de modos reprodutivos, onde muitas espécies depositam ovos em poças temporárias ou permanentes, enquanto outras têm reprodução inteiramente terrestre (VAIRA, 2005; HURME, 2014). Os modos reprodutivos variáveis representam uma tendência evolutiva em direção à independência da água (HURME, 2014). Dessa forma, um padrão ancestral pode ser representado pelo modo reprodutivo número 1, onde a desova é colocada na superfície da água (BARDIER et al., 2014; HURME, 2014), e como padrão derivado os modos reprodutivos 11 e 13, com a construção de ninhos mais longe da água, colocados em câmaras subterrâneas perto da borda do corpo d’água (PRADO et al., 2002; GIBSON; BULEY, 2004; HURME, 2014).

Nesse contexto, a família Leptodactylidae se destaca devido a maior resistência à dessecação, gerada pelo modo reprodutivo das espécies que a compõe (BARDIER et al., 2014). Mais especificamente, as espécies pertencentes ao gênero *Leptodactylus* são caracterizadas pelo depósito de ovos em ninhos de espuma na margem de corpos d’água ou em câmaras subterrâneas próximas as margens, bem como pelas estratégias envolvidas na proteção da desova e da prole (GIARETTA; OLIVEIRA FILHO, 2006; WELLS, 2007). De forma especulativa, essa característica comportamental pode ter influenciado a seleção de corpos d’água com níveis intermediários de distúrbio, uma vez que os corpos d’água com baixo nível de distúrbio (permanentes) do presente estudo possuem uma menor margem de alagamento e um maior número de predadores. No outro extremo, em altos níveis de distúrbio, a presença de espécies com reprodução explosiva, gêneros *Physalaemus* e *Rhinella* (WELLS, 2007), foi predominante quando comparada com baixos níveis de distúrbio. Dessa forma os altos índices pluviométricos, responsáveis pelo aparecimento de corpos d’água efêmeros (alto nível de distúrbio), estariam proporcionando microhabitats livres de competição ou de predadores, favorecendo espécies de reprodução explosiva ou com desenvolvimento larval mais acelerado.

REFERÊNCIAS

- ACHAVAL, F.; OLMOS, A. **Anfíbios y Reptiles del Uruguay**. Graphis, Montevideo. 2003.
- AMBURGEY, S.; FUNK, W.C; MURPHY, M.; MUTHS, E. Effects of hydroperiod duration on survival, developmental rate, and size at metamorphosis in boreal chorus frog tadpoles (*Pseudacris maculata*). **Herpetologica**, v. 68, n. 4, p. 456-467. 2012.

- BABBITT, K.J.; BABER, M.J.; CHILDERS, D.L.; HOCKING, D. Influence of agricultural upland habitat type on larval anuran assemblages in seasonally inundated wetlands. **Wetlands**, v. 9, n. 1, p. 294-301. 2009.
- BABBITT, K.J.; TANNER, F.D. Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. **Wetlands**, v. 20, n. 2, p. 313-322. 2000.
- BARDIER, C.; CANAVERO, A.; MANEYRO, R. Temporal and Spatial Activity Patterns of Three Species in the *Leptodactylus fuscus* Group (Amphibia, Leptodactylidae). **South American Journal of Herpetology**, v. 9, n. 2, p. 106–113. 2014.
- BOTH, C.; KAEFER, I.L.; SANTOS, T.G.; CECHIN, S.T.Z. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. **Journal Natural History**, v. 42, n. 3, p. 205-222. 2008.
- BOTH, C.; SOLÉ, M.; SANTOS, T.G.; CECHIN, S.Z. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. **Hydrobiologia**, v. 324, n. 1, p. 125-138. 2009.
- BUCKLING, A.; KASSEN, R.; BELL, G.; RAINEY P.B. Disturbance and diversity in experimental microcosms. **Nature**, v. 408, n. 1, p. 961-964. 2000.
- BUNNELL, J.F.; CIRAULO, J.L. The potential impact of simulated ground-water withdrawals on the oviposition, larval development, and metamorphosis of pond-breeding frogs. **Wetlands Ecology and Management**, v. 18, n. 1, p. 495-509. 2010.
- CEI, J.M. **Amphibians of Argentina**. Italian Journal of Zoology, Monografia 2: 1-609. 1980.
- CLARKE, K.R.; GORLEY, R.N. **Primer v6: user manual/tutorial.**, PRIMER-E, Plymouth. 2006.
- CLARKE, K.R.; WARWICK, R.M. Similarity-based testing for community pattern: the 2-way layout with no replication. **Marine Biology**, v. 118, n. 1, p. 167-176. 1994.
- COHEN, J.S.; STACEY, N.G.; BLOSSEY, B. Quantity Counts: Amount of litter determines tadpole performance experimental microcosms. **Journal of Herpetology**, v. 46, n. 1, p. 85-90. 2012.
- CONNELL, J.H. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199:1302-1311 Denver R.J., Mirhadi N; Phillips M 1998. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis : Response of *Scaphiopus hammondi* tadpoles to habitat desiccation. **Ecological Society of America**, v. 79, n. 6, p. 1859-1872. 1978.
- ESTEVEZ, F.A. **Fundamentos de limnologia**. 2ª Ed. Rio de Janeiro, Interciência, 1998, 602p. 1998.
- FOX, J.W. The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. **Trends Ecol. Evol.**, v. 28, n. 1, p. 86-92. 2013.

- GIARETTA, A.A.; OLIVEIRA-FILHO, J.C. *Leptodactylus mystacinus* - Parental Care. **Herpetological Review**, v. 37, n. 1, p. 204-204. 2006.
- GIBSON, R. C.; BULEY, K. R. Maternal care and obligatory oophagy in *Leptodactylus fallax*: a new reproductive mode in frogs. **Copeia**, v. 2004, n. 1, p. 128-135. 2004.
- GREEN, A.W.; HOOTEN, M.B.; GRANT, E.H.C.; BAILEY, L.L. Evaluating breeding and metamorph occupancy and vernal pool management effects for wood frogs using a hierarchical model. **Journal of Applied Ecology**, v. 50, n. 5, p. 1116-1123. 2013.
- HADDAD, C.F.B.; PRADO, C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 1, p. 207-217. 2005.
- HEYER, W.R.; DONNELLY, M.A.; MCDIARMID, R.W.; HAYEK, L.C.; FOSTER, M.S. **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians**. Smithsonian Institution, Washington DC. 1994.
- HEYER, W.R.; MCDIARMID, R.W.; WEIGMANN, D.L. Tadpoles, predation, and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, v. 7, n. 1, p. 100-111. 1975.
- HOBBS, R.J.; HUENNEKE L.F. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. **Conservation Biology**, v. 6, n. 1, p. 324-337. 1992.
- HURME, K.J. Reproductive and Spatial Ecology of *Leptodactylus insularum* (Anura, Leptodactylidae) in Panama. **Journal of Herpetology**, v. 49, n. 1, p. 36-45. 2014.
- IOP, S.; CALDART, V. M.; GOMES, T.; CECHIN S. Z. T. What is the role of heterogeneity and spatial autocorrelation of ponds. **Zoological Studies**, v. 51, n. 1, p. 1094-1104. 2012.
- JOHST, K., HUTH, A. Testing the intermediate disturbance hypothesis: when will there be two peaks of diversity? **Diversity and Distributions**, v. 11, n. 1, p. 11-20. 2005.
- MACARTHUR, R.H. **Geographical ecology: patterns in the distribution of species**. Harper and Row, New York. 1972.
- MAGURRAN, A.E. **Ecological diversity and its measurement**. New Jersey: Princeton University Press, 179 p. 1988.
- MAY, R.M.; CRAWLEY, M.J.; SUGIHARA, G. **Communities: patterns. In Theoretical ecology principles and applications** (R. M. May; A. R. McLean, eds.). Oxford University Press, New York, p. 111-131. 2007.
- MCCULLAGH, P.; NELDER J.A. **Generalized Linear Models**. Chapman and Hall, London. 1983.
- MCCUNE, B.; GRACE, J.B. **Analysis of Ecological Communities**. Oregon: MjM Software. 304 p. 2002.

- MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J.L.; BAPTISTA, D.F. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do estado do Rio de Janeiro**. Technical Books Editora, Rio de Janeiro, 174p. 2010.
- NECKEL-OLIVEIRA, S. Effects of forest disturbance on breeding habitat availability for two species of anurans in the Amazon. **Copeia**, v. 1, n. 1, p. 186-192. 2007.
- NELDER, J.A; WEDDERBURN, R.W.M. **Generalized linear models**. J R Stat Soc, v. 135, n. 1, p. 370-384. 1972.
- OLIVEIRA, M.C.L.M.; SANTOS, M.B.; LOEBMANN, D.; TOZETTI, A.M. Diversity and associations between coastal habitats and anurans in southernmost Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 1, p. 575-582. 2013.
- PETRANKA, J. W.; MURRAY, S. S.; KENNEDY, C. A. Responses of amphibians to restoration of a southern Appalachian wetland: Perturbations confound postrestoration assessment. **Wetlands**, v. 23, n. 1, p. 278-290. 2003.
- PIANKA, E.R. Habitat specificity, speciation, and species density in Australian desert lizards. **Ecology**, v. 50, n. 1, p. 498-502. 1969.
- PRADO, V.H.M.; ROSSA-FERES, D.C. *Multiple determinants of Anuran richness and occurrence in an agricultural region in South-eastern Brazil*. **Environmental Management**, v. 53, n. 1, p. 823–837. 2014.
- PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M.; HADDAD, C. F. B. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. **Copeia**, v. 2002, n. 1, p. 1128-1133. 2002.
- ROLON, A.S.; ROCHA, O.; MALTCHIK, L. Does the Lagoa do Peixe sandbar opening influence the macrophyte richness and composition in Southern Brazil wetlands? **Revista de Biologia Tropical**, v. 61, n. 1, p. 409-417. 2013.
- ROXBURGH, S.H.; SHEA, K.; WILSON, J.B. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. **Ecology**, v. 85, n. 1, p. 359-371. 2004.
- SANTOS, T. G.; ROSSA-FERES, D. C.; CASATTI, L. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 97, n. 1, p. 37-49. 2007.
- SEMLITSCH, R.D.; SCOTT, D.E.; PECHMAN, J.H.K.; GIBBONS J.W. Structure and Dynamics of an Amphibian Community. In: **Long-term studies of vertebrate communities**. (Cody ML, Smallwood JA, eds). San Diego: Academic Press; 217-248. 1996.
- SEMLITSCH, R.D.; PETERMAN, W.E.; ANDERSON, T.L.; DRAKE, D.L.; OUSTERHOUT, B.H. Intermediate Pond Sizes Contain the Highest Density, Richness, and Diversity of Pond-Breeding Amphibians. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, p. 325-452. 2015.

- SHEA, K.; CHESSON, P. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology; Evolution*, v. 17, n. 1, p. 170-176. 2002.
- SHEA, K.; ROXBURGH, S.H.; RAUSCHERT, E.S.J. Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*, v. 7, n. 1, p. 491-508. 2004.
- SHEIL, D.; BURSLEM, D.F.R.P. Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *Trends in Ecology; Evolution*, v. 28, n. 1, p. 571-572. 2013.
- SNODGRASS, J.W.; JAGOE, C.H.; BRYAN JR. A.L.; BRANT, H.A.; BURGER, J. Effects of trophic status and wetland morphology, hydroperiod, and water chemistry on mercury concentrations in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 57, n. 1, p. 171-180. 2000.
- VAIRA, M. Annual variation of breeding patterns of the toad, *Melanophryniscus rubriventris* (Vellard, 1947). *Amphibia-Reptilia*, v. 26, n. 1, p. 193-199. 2005.
- VASCONCELOS, T.S.; SANTOS, T.G.; ROSSA-FERES, D.C.; HADDAD, C.F.B. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal Zoology*, v. 87, n. 1, p. 699-707. 2009.
- VIEIRA, M.V.; OLIFIERS, N.; DELCIELLOS, A.C.; ANTUNES, V.Z.; BERNARDO, L.R.; GRELE, C.E.V.; CERQUEIRA, R. Land use vs. fragment size and isolation as determinants of small mammal composition and richness in Atlantic Forest remnants. *Biological Conservation*, v. 142, n. 1, p. 1191-1200. 2009.
- VUJNOVIC, K.; WEIN, R.W.; DALE, M.R.T. Predicting plant species diversity in response to disturbance magnitude in grassland remnants of central Alberta. *Canadian Journal Botany-Revue Canadienne de Botanique*, v. 80, n. 1, p. 504-511. 2002.
- WAECHTER, J.L. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS, Série Botânica*, v. 33, n. 1, p. 49-68. 1985.
- WELBORN, G.A.; SKELLY, D.K.; WERNER, E.E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 27, n. 1, p. 337-63. 1996.
- WELLS, K.D. **The Ecology and Behavior of Amphibians**. Chicago, The University of Chicago Press. 2007.
- WILLBY, N.J.; PYGOTT, J.R.; EATON, J.W. Inter-relationships between standing crop, biodiversity and trait attributes of hydrophytic vegetation in artificial waterways. *Freshwater Biology*, v. 46, n. 1, p. 883-902. 2001.

WOLLMANN, C.A.; SIMIONI, J.P.D.; IENSEE, A.C. **Atlas climático da Estação Ecológica do TAIM: contribuição ao estudo do clima em unidades de conservação no Rio Grande do Sul**. Santa Maria, E-BOOK-PDF. 2015.

XIMENEZ, S.S.; TOZETTI A.M. Seasonality in anuran activity and calling season in a Brazilian subtemperate wetland. **Zoological Studies**, v. 2015, n. 1, p. 54-47. 2015.

XIMENEZ, S.S.; OLIVEIRA, M.C.L.M.; SANTOS, M.B.; TOZETTI, A.M. The Influence of Habitat Configuration on Anuran Species Composition in Subtemperate Wetlands of Southernmost Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 9, n. 1, p. 235-243. 2014.

ZACHARIAS, M.A.; ROFF, J.C. Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 1, p. 471-483. 2001.

ZAR, J.H. **Bioestatistical analysis**. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ. 1999.

CONCLUSÕES

- O padrão sazonal da atividade de vocalização da comunidade de anuros em campos úmidos costeiros de clima temperado é predominantemente relacionado com temperatura da água e pluviosidade. Este é o primeiro estudo que relaciona a temperatura da água com a atividade de vocalização em campos úmidos de zona temperada. A maior constância térmica presente nos corpos d'água refletiria melhor a passagem das estações, uma vez que a amplitude térmica encontrada no inverno ($10,19 \pm 8,21^{\circ}\text{C}$) e verão ($24,05 \pm 11,25^{\circ}\text{C}$) seria amenizada nesse ambiente (inverno = $12,15 \pm 4,71^{\circ}\text{C}$; verão = $27,79 \pm 5,89$).

- A grande divergência na dependência abiótica da atividade de vocalização ao longo do dia, e alguns casos ao longo do ano, sugere que muitos fatores abióticos estão agindo de forma secundária, havendo influência direta do fotoperíodo ao longo das estações e do pôr do sol ao longo do dia. De forma que grande parte da dependência abiótica, apresentada pela atividade de vocalização da comunidade, pode ser explicada com base em características comportamentais das espécies, onde a temperatura da água mostrou exercer uma influência pouco conhecida, ou explorada.

- A relação da pluviosidade acumulada com a atividade de vocalização de anuros na região do estudo vai de encontro ao que é postulado para regiões subtropicais adjacentes, onde a temperatura do ar causa principal influência na comunidade. Esse fato pode ser explicado pelas características do local de estudo, que sofre influências diretas de grandes sistemas lagunares e do Oceano Atlântico, bem como a formação plana e arenosa dos campos úmidos. De forma que, mesmo com chuvas consideradas intensas para os padrões tropicais, as regiões de campos costeiros podem passar por períodos de déficit hídrico, reduzindo o número de corpos d'água temporários presentes no ambiente e/ou o tamanho de corpos d'água permanentes.

- Tanto o recrutamento de girinos quanto o de juvenis está relacionado aos períodos chuvosos, onde períodos mais secos causaram redução ou ausência dos recrutamentos para a maioria das espécies. O recrutamento de juvenis também é influenciado pela temperatura máxima da água, sugerindo uma preferência por microhabitats mais quentes por girinos em estágios mais avançados de desenvolvimento.

- Apesar do padrão geral de dependência das estações de chuva e seca as espécies apresentam diferentes padrões reprodutivos. O padrão reprodutivo contínuo foi atribuído às espécies *H. pulchellus* e *P. minuta*, presentes mesmo no período de inverno, apontando para adaptações fisiológicas para águas com temperaturas mais baixas em algumas espécies de

hilídeos. Adicionalmente, os girinos de espécies com padrão reprodutivo contínuo possuem um desenvolvimento larval mais lento, apresentando girinos em estágios iniciais praticamente durante o ano todo.

- A presença de espécies com padrão reprodutivo explosivo registradas do presente estudo esteve relacionada a variações ocasionais nas taxas pluviométricas em períodos secos, ou elevações da temperatura nos meses mais frios. Chuvas imprevisíveis durante os períodos mais secos estariam ocasionando o início da atividade de vocalização de espécies explosivas, como *S. squalirostris* e *R. dorbignyi*, refletindo um mecanismo de isolamento reprodutivo, ou oportunismo. Essa característica torna necessário um desenvolvimento larval mais acelerado, devido à restrição das condições mínimas necessárias para o desenvolvimento.

- As diferenças encontradas entre os tempos de desenvolvimento larval de uma mesma espécie, quando comparados os períodos secos e chuvosos, indica a uma maior plasticidade no tempo desenvolvimento larval em espécies com padrão reprodutivo contínuo e explosivo.

- Os girinos das espécies com padrão reprodutivo contínuo, e que utilizam corpos d'água permanentes para a reprodução, apresentam maior tempo de desenvolvimento larval. Em contraste, os girinos de espécies que utilizam corpos d'água temporários apresentam, predominantemente, padrões reprodutivos prolongado e explosivo e tempo de desenvolvimento larval mais curto. Esse fato pode ser decorrente de adaptações com relação à variação nos níveis de água. A constância dos corpos d'água permanentes permitiria um desenvolvimento larval mais lento e a inconstância de corpos d'água temporários faria com que as espécies adotassem estratégias para garantir o desenvolvimento de sua prole, tais como maior plasticidade no desenvolvimento larval dos girinos e/ou seleção de épocas propícias para a reprodução.

- Esse é o primeiro estudo que relaciona diretamente os padrões de hidroperíodo dos corpos d'água com a ação da hipótese do distúrbio intermediário. De forma que níveis baixos de distúrbio podem proporcionar o estabelecimento de diferentes tipos vegetacionais, o que favorece uma maior disponibilidade de recursos. Por outro lado, a maior complexidade de microhabitats estaria favorecendo a maior abundância e riqueza de predadores invertebrados nesses ambientes, aumentando o risco de predação para as espécies de girinos. Esse fato sugere a ação direta da hipótese do distúrbio intermediário sobre as espécies de girinos presentes no ambiente estudado.

- Os atributos frequência e duração de distúrbio foram diretamente relacionados ao hidroperíodo. No entanto, o atributo extensão de distúrbio não foi associado às categorias de hidroperíodo estabelecidas. Esse fato pode estar relacionado a grande variação de área existente

em alguns corpos d'água permanentes, podendo reduzir de 7 a 20 vezes o tamanho quando comparado com o período de maior área, o que elevaria os valores desse atributo.

- Os atributos de distúrbio agem de forma diferente sobre a comunidade estudada. A frequência e duração de distúrbio causam influência direta sobre a abundância e riqueza de girinos. Corpos d'água com níveis intermediários de distúrbio possuem um maior número de espécies de girinos do que aqueles com níveis extremos de distúrbio.

- Corpos d'água com menores níveis de distúrbio são compostos por espécies de anfíbios com modos reprodutivos mais suscetíveis a dessecação, enquanto corpos d'água com altos níveis de distúrbio são compostos por espécies com modos reprodutivos menos suscetíveis aos efeitos da dessecação.