

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

Brena da Silva Gonçalves

**Padrões de diversidade beta em comunidades de girinos (Amphibia:
Anura) nos Campos Sulinos**

Santa Maria, RS
2020

Brena da Silva Gonçalves

**PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA EM COMUNIDADES DE GIRINOS
(AMPHIBIA: ANURA) NOS CAMPOS SULINOS**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como parte dos requisitos para obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**.

Orientador: Prof^o Dr. Tiago Gomes dos Santos

Co-orientadora: Dra. Samanta Iop

Santa Maria, RS

2020

Gonçalves, Brena da Silva
PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA EM COMUNIDADES DE GIRINOS
(AMPHIBIA: ANURA) NOS CAMPOS SULINOS / Brena da Silva
Gonçalves.- 2020.
39 p.; 30 cm

Orientador: Tiago Gomes dos Santos
Coorientadora: Samanta Iop
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2020

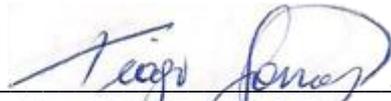
1. Ecologia de comunidades 2. Ecossistemas campestres
3. Anuros I. Santos, Tiago Gomes dos II. Iop, Samanta
III. Título.

Brena da Silva Gonçalves

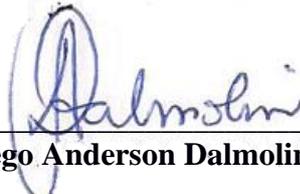
**PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA EM COMUNIDADES DE GIRINOS
(AMPHIBIA: ANURA) NOS CAMPOS SULINOS**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como parte dos requisitos para obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**.

Aprovado em 27 de fevereiro de 2020:



Tiago Gomes dos Santos, Dr. (UNIPAMPA)
(Presidente/Orientador)



Diego Anderson Dalmolin, Dr. (UFRGS)



Michel Varajão Garey, Dr. (UNILA)

Santa Maria, RS
2020

AGRADECIMENTOS

Agradeço principalmente a minha mãe Lucia Maria da Silva, minha fortaleza, maior apoiadora e meu maior exemplo. Obrigada por me incentivar desde o início, quando decidi sair de casa, e por ter me incentivado a lutar por mais este sonho! Valeu por me dar forças, amor incondicional, compreensão e suporte para conseguir vencer mais essa etapa. Te amo!

- Ao meu irmão Bruno e minha amiga Claudete pelo carinho, apoio e por sempre desejarem meu sucesso. Ao meu gato Tiger, que faz com que cada volta pra casa, seja uma verdadeira felicidade.

- Ao meu namorado Fernando, por ter chegado no momento mais difícil desse mestrado e ter virado alguém muito especial. Obrigada por ser meu amigo, meu companheiro, um grande teimoso, bastante palhaço, por ser alguém que posso contar sempre e que me faz muito feliz. Te amo!

- Aos meus amigos, Guilherme, Anelise, Samanta, Éverton, Cristiane, Thaís e Aline. Obrigada por toda diversão, festa, papo sério e principalmente por estarem lá quando eu mais precisei. Espero ter a amizade de vocês para a vida toda.

- Ao meu orientador Tiago. Obrigada por mais essa parceria, por todas as conversas, desabafos, ensinamentos e tudo mais que fazem de você um profissional excelente e uma pessoa demais! Talvez esse tenha sido meu último projeto sob sua orientação, mas sei que manteremos a amizade e a parceria de trabalho para vida toda!

- À minha coorientadora Dra. Samanta Iop, que recebeu essa “bucha” de me coorientar durante esse mestrado, mas se tornou um exemplo e uma amiga. Obrigada por todo tempo, ensinamento, bate papo e paciência dedicada a mim e ao meu trabalho. Espero que essa seja a primeira parceria de muitas!

- Ao Laboratório de Herpetologia da UFSM. À professora Sônia Cechin, por ter cedido espaço em seu laboratório. Aos colegas, Amanda, João, Letícia Militz, Letícia Bertolucci, Conrado, Suélen e Jeferson por toda a parceria de trabalho, reclamações e risadas. Eu torço pelo sucesso de vocês!

- A CAPES pela bolsa concedida que tornou o fim desse mestrado possível. Ao PPG em Biodiversidade Animal pela estrutura e ajuda durante esses dois anos.

- Por fim e não menos importante, ao Dr. Diego Anderson Dalmolin e ao Dr. Michel Varejão Garey, por todas as contribuições e sugestões que com certeza melhoraram bastante este trabalho.

Obrigada mesmo a todos vocês, que de forma direta ou indireta, me fizeram amadurecer mais e mais, e cada vez estar um degrau mais próxima do ser humano e da profissional que pretendo ser.

RESUMO

PADRÕES DE DIVERSIDADE BETA EM COMUNIDADES DE GIRINOS (AMPHIBIA: ANURA) NOS CAMPOS SULINOS

AUTORA: Brena da Silva Gonçalves
ORIENTADOR: Tiago Gomes dos Santos
CO-ORIENTADORA: Samanta Iop

Estudos investigando variação entre comunidades são úteis para entender os processos determinísticos e estocásticos que moldam a distribuição espacial e temporal das comunidades, principalmente utilizando abordagens que avaliam a função e as relações filogenéticas entre as comunidades. Aqui, descrevemos e investigamos os processos geradores dos padrões de diversidade beta (taxonômica, funcional e filogenética) em comunidades de anuros dos campos do Pampa e Mata Atlântica (Campos Sulinos). Determinamos qual componente da diversidade beta (substituição e/ou aninhamento) está associado aos padrões de diversidade. Por fim, verificamos a relação entre variáveis de diferentes escalas sobre a montagem das comunidades dos Campos Sulinos. Avaliamos as métricas de diversidade beta e identificamos o componente preponderante usando análise de dissimilaridade. Para testar o efeito dos processos sobre a comunidade, utilizamos testes de correlação de Mantel entre as matrizes com as variáveis em diferentes escalas: espaciais (distância geográfica), biogeográficas (fisionomias campestres) e locais (paisagem, complexidade estrutural e da poça). Das 160 poças amostradas, 148 (92,5%) continham girinos, totalizando 36 espécies de anuros, sendo 29 espécies no Pampa e 23 espécies na Mata Atlântica. Observamos que a diversidade beta taxonômica e funcional foi composta principalmente pela substituição de espécies nos campos do bioma Pampa e da Mata Atlântica. Para a diversidade beta filogenética, o aninhamento foi o componente preponderante em ambos os biomas. Todas as métricas da diversidade beta do Pampa foram relacionadas com a distância geográfica entre as poças, com as fisionomias campestres e quatro descritores ambientais (lavoura, área da poça, condutividade e oxigênio dissolvido). Todas as métricas da diversidade beta dos girinos encontrados nos campos da Mata Atlântica foram associadas apenas com o pH, enquanto a diversidade beta taxonômica foi relacionada com a distância geográfica. Identificamos que existem duas comunidades distintas de anuros entre dos campos do Pampa e da Mata Atlântica. O aninhamento encontrado mostra que as comunidades são resultados de espécies que vieram dos Andes e da Mata Atlântica. Porém, houve diversificação associada à formação dos campos, e pouca dispersão devido a características dos grupo gerando um padrão de troca de espécies e funções entre/nas comunidades. A substituição foi associada principalmente a fatores espaciais e biogeográficos, mas também a fatores determinísticos. Assim, nosso trabalho responde como ocorreram os processos ecológicos que geraram os padrões de existência de espécies de anuros nos Campos Sulinos, além de descrever a ação de processos espaciais, biogeográficos e estocásticos na formação e manutenção das espécies.

Palavras-chave: Diversidade taxonômica, funcional e filogenética. Ecossistemas campestres. Poças. Processos estocásticos e determinísticos.

ABSTRACT

PATTERNS BETA DIVERSITY IN TADPOLES' COMMUNITIES (AMPHIBIA: ANURA) IN THE SOUTHERN GRASSLANDS

AUTHOR: Brena da Silva Gonçalves
ADVISOR: Tiago Gomes dos Santos
CO-ADVISOR: Samanta Iop

Studies investigating variation between communities are useful to understand the deterministic and stochastic processes that shape the spatial and temporal communities' distribution, mainly using approaches that assess the phylogenetic function and relationships between communities. Here, we describe and investigate the processes that generate beta diversity patterns (taxonomic, functional and phylogenetic) in anuran communities in the fields of Pampa and Mata Atlântica (Southern Grasslands). We determine which component of beta diversity (substitution and / or nesting) is associated with diversity patterns. Finally, we verify the relationship between variables of different scales on the assembly of communities in Southern Grasslands. We assessed the beta diversity metrics and identified the overriding component using dissimilarity analysis. To test the processes effects on the community, we used Mantel correlation tests between the matrices with the variables at different scales: spatial (geographical distance), biogeographic (grasslands physiognomies) and local (landscape, structural and pond complexity). Of the 160 ponds sampled, 148 (92.5%) contained tadpoles, totaling 36 species of anurans, 29 species in the Pampa and 23 species in the Atlantic Forest. We observed that the taxonomic and functional beta diversity was mainly composed by the species substitution in the Pampa and the Mata Atlântica biome. For phylogenetic beta diversity, nesting was the predominant component in both biomes. All the metrics of the Pampa beta diversity were related to the geographical distance between the ponds, to the grasslands physiognomies and four environmental descriptors (agriculture, pond area, conductivity and dissolved oxygen). All metrics of beta diversity of tadpoles found in Atlantic Forest fields were associated only with pH, while taxonomic beta diversity was related to geographical distance. We identified that there are two distinct anuran communities between the fields of Pampa and Mata Atlântica. The nesting found shows that the communities are the result of species that came from the Andes and the Mata Atlântica. However, there was diversification associated with the formation of the fields, and little dispersion due to the characteristics of the groups, generating a pattern of exchange of species and functions between / in the communities. The substitution was mainly associated with spatial and biogeographic factors, but also with deterministic factors. Thus, our work answers how the ecological processes that generated the patterns of existence of anuran species in Southern Grasslands occurred, in addition to describing the action of spatial, biogeographic and stochastic processes in the formation and maintenance of species.

Key-words: Taxonomic, functional, phylogenetic diversity. Grassland ecosystems. Ponds. Deterministic, stochastic processes.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	8
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	12
2.1. Área de estudo.....	12
2.2. Delineamento amostral.....	12
2.3. Coleta de dados.....	13
2.4. Análise de dados.....	14
3. RESULTADOS.....	16
4. DISCUSSÃO.....	18
5. CONCLUSÃO.....	21
6. REFERÊNCIAS.....	23
7. TABELAS.....	31
7.1. Tabela 1.....	31
7.2. Tabela 2.....	33
7.3. Tabela 3.....	34
8. FIGURAS.....	36
8.1. Figura 1.....	36
8.2. Figura 2.....	37
8.3. Figura 3.....	38
8.4. Figura 4.....	39

1. Introdução

Entender como processos ecológicos geram os padrões de coexistência das espécies tem sido um desafio para os ecólogos (DELATORRE et al. 2015). Os principais processos que influenciam a organização das comunidades são: (1) determinísticos baseados na teoria de nicho, guiados por fatores bióticos e abióticos em escala local e da paisagem (HUTCHINSON 1957; LEIBOLD et al. 2004; MACARTHUR e LEVINS 1964; 1967), e (2) estocásticos, baseados na teoria neutra, como flutuações demográficas estocásticas (CHASE 2010; DELATORRE et al. 2015; HUBBELL 2001; VELLEND et al. 2014). Hoje sabemos que ambos processos podem agir concomitantemente na estruturação das comunidades (DUMBREL et al. 2010; LEIBOLD e MCPEEK 2006; STEGEN et al. 2012; GEWIN 2006; VELLEND et al. 2014; COTTENIE 2005), isso porque as espécies podem responder de diferentes formas aos processos. Além disso, não somente os processos determinísticos e estocásticos estruturam as comunidades, mas também os processos biogeográficos e evolutivos (WARREN et al. 2014). Fatores ecológicos de escala local influenciam quantas e quais espécies estão presentes em uma comunidade, esses fatores podem ser abióticos (p. ex. estrutura da paisagem, e variáveis físico-químicas da água) e ou fatores bióticos (p. ex. predação e competição interespecífica) (RICLEFS 1987).

Já em macro escala, a ocorrência de espécies nas comunidades pode ser resultado da distância geográfica entre comunidades, o que pode causar a autocorrelação espacial, ou seja comunidades próximas tentem a ser mais parecidas em sua composição (LEGENDRE e LEGENDRE 2012). A relação da similaridade entre comunidades em função da distância pode se dar por três motivos (sensu SOININEN et al. 2007). Primeiro, a similaridade cai por causa da queda de similaridade nas características ambientais (NEKOLA e WHITE 1999; TUOMISTO et al. 2003). Segundo, a natureza da paisagem e a configuração espacial determinam a taxa de dispersão dos organismos entre locais (SOININEN et al. 2007). Terceiro a similaridade cai com a distância mesmo em um ambiente homogêneo, devido à dispersão limitada dos organismos, deriva ecológica, e especiação aleatória (HUBBELL 2001).

Processos biogeográficos e evolutivos também exercem papel sobre a montagem das comunidades, e são utilizados para inferir mecanismos de coexistência contemporânea. A distribuição filogenética de taxons agrupados -‘atração filogenética’ - pode indicar duas situações. A primeira é que o uso de habitat é uma característica conservada dentro do pool de espécies e que a atração fenotípica é preponderante sobre a repulsão (WEBB et al. 2002). Segundo, pode ocorrer uma superdispersão filogenética (repulsão fenotípica) quando táxons

relacionados com uso de nicho semelhantes tenham se excluído localmente, de modo que ocorra baixa sobreposição de nicho de espécies, ou quando taxons distantes convergiram no uso e foram atraídos para nichos fenotípicamente similares. Neste caso, a repulsão fenotípica de características convergentes não tenderá a recriar comunidades agrupadas, mas sim filogeneticamente aleatórias (WEBB et al. 2002). Assim, em escala regional, os processos biogeográficos da região serão mais importantes que os ecológicos, pois os taxons da região são, em média, relacionados uns aos outros, mas a classificação fenotípica pode ocorrer entre comunidades que diferem ambientalmente uma das outras, mesmo numa mesma região (WEBB et al. 2002).

Muita atenção tem sido dada para a organização de comunidades usando a taxonomia das espécies, mas métricas funcionais e filogenéticas podem trazer uma visão mais abrangente sobre a organização das comunidades e dos ecossistemas (MÜNKEMÜLLER et al. 2020). Por exemplo, pesquisando no Web of Science publicações (entre 2000 – 2020, com refinamento para ecologia e zoologia) sobre beta diversidade, encontramos um total de 1.739 publicações para “taxonomic beta diversity”, enquanto encontramos 993 e 669 publicações para “functional beta diversity” e “phylogenetic beta diversity”, respectivamente. Uma vez que a diversidade biológica é um conceito complexo e multifacetado (McGILL et al. 2015), ignorar as diferenças na estrutura filogenética e funcional das comunidades ecológicas pode esconder padrões e limitar oportunidades de testar mecanismos de estruturação de comunidades (ROA-FUENTES et al. 2018). Embora seja difícil distinguir os mecanismos subjacentes à montagem das comunidades, porque vários processos em diferentes escalas podem determinar a variação espacial na diversidade (RICKLEFS 2004), trabalhos que investigam esses padrões representam uma área promissora para aprofundar nossa compreensão sobre a co-ocorrência das espécies (DA SILVA et al. 2018), principalmente em ambientes ainda pouco estudados como os biomas campestres.

Os biomas campestres são uma cobertura antiga na Terra e têm persistido em algumas paisagens por dezenas de milhares de anos (BOND e PARR 2010). Esses biomas ocupam ao menos 20% da superfície terrestre e são mais proeminentes na África, norte da Austrália e América do Sul (BOND e PARR 2010; WRI 2000). Os campos podem ser descritos como tipos de vegetação que estão sujeitos a secas periódicas e que têm cobertura dominada por gramíneas (RISSER 1997). No Brasil, são encontradas formações vegetais abertas em diferentes biomas: fisionomias campestres ou savanoides no bioma Cerrado, os Campos de Altitude na Mata Atlântica, os campos e savanas úmidas do Pantanal e os campos do bioma Pampa (OVERBECK et al. 2015). Os campos da porção austral da América do Sul (denominados Campos Sulinos no

Brasil) se estendem pelo sul do Brasil, Uruguai e Argentina e estão sob o clima temperado úmido, onde as chuvas são bem distribuídas ao longo do ano (FONSECA et al. 2013). No sul do Brasil, esses campos são encontrados em dois biomas: Pampa, na porção sul e oeste do Rio Grande do Sul, e Mata Atlântica, nas partes mais altas do planalto norte do Rio Grande do Sul, em Santa Catarina e Paraná (IBGE 2019; MAPBIOMAS 2019). Os campos são conhecidos por apresentarem alta diversidade de plantas e animais, além de um grande número de espécies endêmicas (OVERBECK et al. 2015). Apesar disso, há pouco reconhecimento da importância dos biomas campestres perante os biomas florestais (BOND e PARR 2010; OVERBECK et al. 2007; SANTOS et al 2014; IOP et al. 2020).

Dentre os animais ectotérmicos, os anfíbios anuros são considerados bons modelos para testar hipóteses sobre processos estocásticos e determinísticos na estrutura da comunidade (DELATORRE et al. 2015). Os anuros são organismos que geralmente utilizam corpos d'água para se reproduzir (p. ex. poças), e são dependentes das características dos habitats, tanto na fase adulta quanto na fase larval (DE BIE et al. 2012; DELATORRE et al. 2015; IOP 2015; LANDEIRO et al. 2014; PROVETE et al. 2014). Por exemplo, a riqueza, a abundância e a composição taxonômica em comunidades de anuros é influenciada por variáveis ambientais, como profundidade, hidroperíodo, área da poças, número de tipos de plantas e outros (p. ex. BOTH et al. 2010; IOP et al. 2012; KNAUTH et al. 2019; MENIN et al. 2011; PRADO e ROSSA-FERES 2014; VASCONCELOS et al. 2009). Ainda, as comunidades de anuros podem ser estruturadas espacialmente devido à baixa capacidade de dispersão desses organismos e ao comportamento filopátrico (ALMEIDA et al. 2015; PROVETE et al. 2014; SANTOS et al. 2009). De fato, esse padrão de estruturação espacial com comunidades de anfíbios mostra a grande influência das variáveis espaciais sobre a riqueza de espécies (PRADO e ROSSA-FERES 2014). Sendo assim, se fazem necessários estudos em grande escala espacial (e.g. em escala de bioma ou continental), que possibilitem distinguir quais processos organizam as comunidades de anuros em ecossistemas campestres.

Neste sentido, temos por objetivo descrever e investigar os processos geradores dos padrões de diversidade beta (taxonômica, funcional e filogenética) das comunidades de anuros nos campos dos biomas Pampa e Mata Atlântica, bem como determinar qual componente da diversidade beta (substituição e/ou aninhamento) é dominante nas comunidades analisadas. Nosso trabalho será guiado pelas seguintes perguntas e hipóteses:

1) Quais as diferenças na diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética de anuros entre campos dos biomas Pampa e Mata Atlântica? Hipotetizamos que a diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética difiram entre os biomas e que sejam maiores para

os campos do Pampa do que para os campos da Mata Atlântica. Considerando que a complexidade e heterogeneidade dos habitats são os propulsores necessários para produzir maior diversidade (AUGUST 1983), e que o bioma Pampa é bastante heterogêneo horizontalmente devido à diversidade de tipologias campestres existentes (HASENACK et al. 2010), esperamos que ocorra maior diversidade beta nesse bioma. Consideramos ainda que os campos da Mata Atlântica, apesar de sob influência da complexidade florestal (caracterizando o mosaico floresta-campo da região), apresentam menor variação de tipologias campestres, resultando em menor diversidade se comparado com os campos do Pampa. **2) Qual componente da diversidade beta (substituição e/ou aninhamento) é preponderante em cada métrica das comunidades de anuros nos Campos Sulinos?** Hipotetizamos que a substituição seja o componente preponderante sobre as comunidades, já que a substituição de espécies pode ocorrer por meio de processos neutros (BASELGA 2010; QIAN et al. 2005). Nesse caso, os campos são ambientes abertos que sofrem efeitos diretos de eventos estocásticos (BENCKE 2009), da mesma forma que apresenta alta heterogeneidade (OVERBECK et al. 2015), favorecendo a troca de espécies entre as fisionomias. **3) Qual a influência das variáveis em múltiplas escalas na diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética de anuros dos Campos Sulinos?** Hipotetizamos que haverá influência das variáveis locais, da distância geográfica e das fisionomias campestres sobre a diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética, porém esperamos que a distância geográfica e as fisionomias campestres sejam mais importantes. Dado que os anuros são organismos que dependem das características ambientais para completar seu desenvolvimento (p. ex. variáveis físico-químicas da água, complexidade estrutural da poça, presença de corpos d'água e/ou de ambientes úmidos na paisagem; BOTH et al. 2009), e que possuem baixa capacidade de dispersão (p. ex. pele úmida e altamente permeável e baixa tolerância à dessecação) que não os permite se distanciar muito de sua área de nascimento (DOLMEN e SELAND 2016; SEMLITSCH 2008; VÁSQUEZ et al. 2013). Esperamos que a distância entre as poças seja um limitante para dispersão do grupo, gerando um padrão de troca de espécies e funções ao longo do gradiente de fisionomias, mas que também haja diferença entre esses padrões nos diferentes biomas.

2. Materiais e métodos

2.1 Área de estudo

Os ecossistemas campestres do estado do Rio Grande do Sul fazem parte dos Campos Sulinos (em inglês *South Brazilian grasslands*, ANDRADE et al. 2019) e estão distribuídos nos biomas Pampa e Mata Atlântica (IBGE, 2019; Figura 1). Os Campos Sulinos são heterogêneos, compostos por diferentes tipologias campestres estruturadas pelo clima, solo e relevo (OVERBECK et al. 2015). Esse conjunto de fatores interage de forma complexa, gerando gradientes ambientais que são influenciados pelo regime pluviométrico (p. ex. devido à continentalidade), à amplitude térmica e ao risco de déficit hídrico no verão (OVERBECK et al. 2015). Além disso, as práticas de manejo milenares dos campos nativos, por exemplo, o fogo e o pastejo de grandes herbívoros (BEHLING et al. 2009; OVERBECK et al. 2015) também são importantes para a definição das diferentes fisionomias locais.

Os Campos Sulinos estão inseridos na Zona Temperada Sul, na transição entre os climas tropical e temperado, e apresentam quatro estações bem definidas, onde as chuvas estão bem distribuídas ao longo das estações (OVERBECK et al. 2007). No bioma Pampa, os tipos climáticos encontrados são Temperado Úmido e Subúmido, Subtemperado Úmido e Subúmido, Subtropical Úmido e Subúmido, com temperaturas médias mínimas e máximas anuais em torno de 14,1°C e 26,1°C (WREGGE et al. 2012), respectivamente. A precipitação anual no Pampa varia entre 1200 a 1600 mm e em algumas regiões pode ocorrer déficit hídrico no verão devido ao aumento da evaporação (MALUF 2000; OVERBECK et al. 2007). Na região do bioma Mata Atlântica, o clima é do tipo Temperado Úmido (TE UM), com temperaturas médias mínimas e máximas anuais em torno de 11,1°C e 17,8°C máxima, respectivamente (WREGGE et al. 2012). A precipitação anual na Mata Atlântica pode totalizar até 2500 mm em algumas regiões. Nos dois biomas são comuns geadas durante o inverno, e neve pode ser registrada ocasionalmente nos pontos de maior altitude da Mata Atlântica (ALMEIDA 2009; MALUF 2000).

2.2 Delineamento amostral

A seleção das áreas de estudo foi realizada com base em amostragem aleatória estratificada. A área geográfica do estado do Rio Grande do Sul foi subdividida em polígonos de Thiessen, denominados como unidades regionais (UR), com área aproximada de 87,6 km² cada. Estas unidades regionais foram classificadas de acordo com 11 tipologias campestres

(HASENACK et al. 2010), para contemplar todos os tipos de campo existentes no Rio Grande do Sul. As unidades correspondem à parte da malha de pontos estabelecida pelo Serviço Florestal Brasileiro do Ministério do Meio Ambiente para amostragem de campo do Inventário Florestal Nacional. Ao total, foram selecionadas 40 UR, e em cada uma delas foi estabelecida uma unidade regional de 2 x 2 km, denominada de unidade da paisagem (UP) (ver detalhes em IOP et al. 2020).

Para seleção das 40 UP foi utilizado o critério assistemático, que levou em conta a presença de remanescentes campestres dentro de uma mesma propriedade rural, a facilidade logística para acesso e a permissão dos proprietários (ver detalhes em ANDRADE et al. 2019; IOP 2015; IOP et al. 2020).

2.3 Coleta de dados

As amostragens de girinos foram realizadas no período diurno em poças, durante a primavera austral dos anos de 2012 e 2014, que corresponde ao período quente do ano e mais favorável à atividade dos anuros no extremo sul do Brasil (BOTH et al. 2009; SANTOS et al. 2008). No total, nas 40 UPs foram amostradas 160 poças (± 4 poças por UPs, variando de uma a 10 poças), cada uma amostrada uma única vez (DELATORRE et al. 2015; DORCAS et al. 2010). As amostragens foram realizadas utilizando puçá de malha de aço (malha 3 mm²) e consistiu na varredura de toda a margem das poças apenas uma única vez. Assim, o esforço amostral foi proporcional ao tamanho das poças (SANTOS et al. 2007; SKELLY E RICHARDSON 2010). Os girinos coletados foram anestesiados e instantaneamente conservados em formalina (10%), sob licença do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO/RAN #29509) e da Secretaria do Meio Ambiente (SEMA #382). Após identificação em laboratório, utilizando lupa estereoscópica e bibliografia especializada (FAIVOVICH 2005; KOLENC et al. 2007, 2008; ROSSA-FERES e NOMURA 2006), os girinos foram tombados na Coleção de Herpetologia da Universidade Federal de Santa Maria.

Para cada poça amostrada, foram registrados 12 descritores ambientais (escala local), os quais foram separados em três grupos: 1. Descritores da água (oxigênio dissolvido, pH e condutividade), medidos com sonda multi-parâmetro HORIBA®; 2. Descritores da complexidade estrutural da poça (porcentagem de cobertura vegetal emergente, número de estratos de vegetação no espelho d'água, número de estratos de vegetação na margem e área (m²)); e 3. Descritores da paisagem (porcentagem de campo, mata, lavoura e pastagem em um raio de 50 metros ao redor da poça). A variável espacial (escala regional) também foi registrada

para cada poça: distância geográfica entre as poças. Para obter a distância, as coordenadas geográficas de cada poça foram transformadas em coordenadas do tipo UTM para o hemisfério Sul. Em seguida, essas coordenadas foram transformadas em matriz de distância linear utilizando a Distância Euclidiana da função *vegdist* do pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2019). Por último, a variável biogeográfica, representada pelo tipo de fisionomia campestre, foi registrada para cada poça, utilizando a classificação de Hasenack et al. (2010). Dessa forma, as fisionomias campestres representaram processos biogeográficos que ocorrem em ampla escala e estão relacionados a gradientes de: solo, clima e processos históricos da região.

2.4 Análises dos dados

Diversidade beta taxonômica. Para descrever a diversidade beta taxonômica seguimos Baselga e Orne (2012). Assim, para cada bioma geramos uma matriz de distância da comunidade usando a incidência das espécies por poça. Para testar a existência de diferença na composição taxonômica entre Pampa e Mata Atlântica, utilizamos o teste de PERMANOVA com 1000 permutações, usando as matrizes de dissimilaridade de Jaccard, com a função *adonis2* do pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2019).

Diversidade beta funcional. Para descrever a funcionalidade das espécies, utilizamos oito atributos de resposta obtidos de 10 características morfológicas, seguindo Jordani et al. (2019): índice de compressão corporal, diâmetro relativo dos olhos, altura da nadadeira dorsal, altura da nadadeira ventral, largura relativa da cauda, índice de compressão da cauda, distância das narinas ao focinho e diâmetro relativo das narinas (Tabela 1). Para obtenção desses atributos, foram medidos de um a 20 girinos por espécie, entre os estágios 27-37 (GOSNER 1960), usando lupa estereoscópica com lente milimetrada e paquímetro digital. Utilizamos os atributos médios (CWM) de cada espécie para montar a matriz da comunidade funcional de cada bioma, utilizando a função *matrix.t* do pacote SYNCSA (DEBASTIANI e PILLAR 2012). Utilizamos a matriz CWM para gerar uma matriz de distância para cada bioma com a função *vegdist* do pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2019), usando o método de Bray-Curtis. Realizamos uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para obter os eixos de maior explicação dos atributos funcionais para as duas comunidades (McLEAN et al. 2019). A PCoA foi realizada apenas com as poças que apresentaram ao menos três espécies de anuros.

Diversidade beta filogenética. Para representar as relações evolutivas entre as espécies nas comunidades e inferir processos de organização, seguimos a hipótese filogenética de Jetz e Pyron (2018) - com adição manual de *Physalaemus carrizorum* (CARDOZO e PEREIRA 2018)

e de *Scinax pinima* (BOKERMANN e SAZIMA 1973). Para obter a árvore filogenética com as espécies do *pool* registrado no Pampa e na Mata Atlântica, primeiro extraímos a árvore consenso no programa Phylocom (WEBB et al. 2008) e em seguida, fizemos a remoção do grupo externo (*Homo sapiens*). Após o corte, mantivemos apenas espécies que ocorreram na área de estudo, utilizando as funções *drop.tip* e *compute.brlen* do pacote *ape* (PARADIS e SCHLIEP 2018). Por fim, utilizamos a função *cophenetic* do pacote *stats* (R CORE TEAM 2019) para extrair a matriz de distância filogenética da árvore.

Para testar a existência de diferença na composição taxonômica e funcional entre os anuros do Pampa e Mata Atlântica, utilizamos uma PERMANOVA (1000 permutações), a partir de matrizes de dissimilaridade elaboradas com os eixos de maior explicação, com a função *adonis2* do pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2019). Por fim, para determinar qual o componente da diversidade beta (substituição ou aninhamento) foi preponderante sobre a organização da comunidade beta taxonômica, funcional e filogenética, utilizamos o índice de Dissimilaridade de Jaccard com o intuito de padronizar os dados utilizados para todas as métricas. Utilizamos as funções *beta.pair*, *functional.beta.pair* e *phylo.beta.pair*, respectivamente, disponível no pacote *betapart* (BASELGA et al. 2018).

Influência dos descritores ambientais. Previamente, as variáveis ambientais foram inspecionadas quanto à necessidade de transformações utilizando Draftsman Plots, que constituem gráficos de dispersão entre pares de variáveis (CLARKE e GORLEY 2015). Quando necessário, as variáveis foram transformadas para reduzir os efeitos de outliers e grandes desvios da normalidade multivariada, bem como maximizar relações lineares (p. ex. transformação logarítmica ou por raiz quadrada para dados desviados à esquerda, e transformação reversa para os dados desviados à direita) (CLARKE e GORLEY 2015). Por fim, as variáveis foram padronizadas pelo desvio padrão. Na sequência, para cada conjunto calculamos uma matriz de correlação para detectar variáveis altamente correlacionadas ($r > 0.80$). Em nenhum dos casos foi detectada alta correlação entre as variáveis. As variáveis ambientais foram selecionadas utilizando Análises dos Componentes Principais (PCA). As duas variáveis ambientais que acumularam os maiores autovetores absolutos no primeiro eixo de cada PCA foram utilizadas nas subseqüentes análises da beta diversidade. As PCAs foram calculadas utilizando a função *prcomp* do pacote *stats* (R CORE TEAM 2019).

Seis variáveis mais explicativas na PCA para cada bioma foram retidas para o Pampa (Tabela 2): porcentagem de mata (PC1 = -0.748), porcentagem de lavoura (PC1 = 0.515), número de estratos vegetais no espelho d'água (PC1 = -0.462), área da poça (PC1 = -0.458), condutividade (PC1 = -0.578) e oxigênio dissolvido (PC1 = -0.603). Já para a Mata Atlântica

cinco variáveis foram retidas: porcentagem de campo (PC1 = -0.707), porcentagem de pastagem (PC1 = -0.707), porcentagem de cobertura vegetal emergente (PC1 = -0.53), número de estratos vegetais na margem (PC1 = -0.422), pH (PC1 = 0.602) e Oxigênio dissolvido (PC1 = 0.497).

Para ambos os biomas, utilizamos testes de correlação de Mantel para verificar os possíveis efeitos de cada descritor ambiental, distância geográfica e fisionomia campestre sobre a diversidade beta taxonômica, funcional e filogenética. Utilizamos ainda os testes de Mantel para explorar a possível correlação dos descritores ambientais (Distância Euclidiana) com a distância geográfica. Para os testes de correlação de Mantel, utilizamos a função *mantel* (LEGENDRE e LEGENDRE 2012) do pacote *vegan* (OKSANEN et al. 2019), com 1000 permutações. Todas as análises foram realizadas no programa R (R CORE TEAM 2019).

3. Resultados

Das 160 poças amostradas, 148 (92,5%) continham girinos, totalizando 36 espécies de anuros (29 no Pampa e 23 na Mata Atlântica), distribuídas em 12 gêneros de seis famílias (Tabela 3). Sete espécies foram registradas apenas em poças do bioma Mata Atlântica (*Hypsiboas leptolineatus*, *Leptodactylus plaumanni*, *Pseudis cardosoi*, *Rhinella icterica*, *Scinax catharinae* e *S. perereca*), enquanto 12 espécies foram encontradas apenas em poças do Pampa (*Dendropsophus sanborni*, *Elachistocleis bicolor*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. latinasus*, *L. mystacinus*, *Melanophryniscus atroluteus*, *Phyllomedusa iheringii*, *Physalaemus gracilis*, *Pseudis minuta*, *Pseudopaludicola falcipes*, *Rhinella fernandezae* e *Scinax berthae*).

Estrutura espacial das variáveis ambientais. Dentre os testes de correlação das variáveis ambientais do Pampa, oxigênio dissolvido ($r = 0.17$; $p < 0.01$) e condutividade ($r = 0.41$; $p < 0.01$) tiveram correlação com a distância geográfica. Para as variáveis da Mata Atlântica, a distância geográfica teve correlação apenas com oxigênio dissolvido ($r = 0.25$; $p < 0.01$). Não houve correlação entre outros descritores e variáveis.

Diversidade beta taxonômica. As comunidades de girinos do Pampa e Mata Atlântica diferiram quanto à composição taxonômica (Pseudo-F = 8.89 e $p < 0.01$). No Pampa, a beta diversidade (0.98), foi associada principalmente à substituição de espécies como componente preponderante (0.8), indicando que não há diminuição na riqueza entre as poças (Figura 2). O padrão de diversidade beta taxonômico nas poças do Pampa foi explicado pela correlação positiva com a dissimilaridade quanto à condutividade (Figura 3c), oxigênio dissolvido (Figura

3d), e porcentagem de lavoura (Figura 3b), bem como com a distância geográfica entre as poças (Figura 3a), mas não foi correlacionado com dissimilaridade na complexidade estrutural das poças ($p > 0.05$; Tabela 2). A diversidade beta taxonômica também foi positivamente correlacionada com a dissimilaridade quanto às fisionomias campestres (Tabela 2). Isto é, quanto mais diferentes são as poças quanto ao tipo de fisionomia campestre, quanto à condutividade, à proporção de lavoura na paisagem, ou geograficamente mais distantes uma das outras, maior é a diferença na diversidade beta taxonômica de anuros.

Na Mata Atlântica, a substituição de espécies também foi o componente preponderante da diversidade beta taxonômica (Figura 2). Apenas o pH (Figura 4d) e a distância geográfica entre as poças (Figura 4a) tiveram correlação positiva com a diversidade beta taxonômica dentre os descritores ambientais. Sendo assim, quanto geograficamente mais distantes e mais diferentes forem as poças quanto ao pH, maior é a diversidade beta taxonômica na Mata Atlântica.

Diversidade beta funcional. Houve diferença funcional entre as comunidades do Pampa e da Mata Atlântica (Pseudo-F = 8.07 e $p < 0.01$). A diversidade beta funcional foi relacionada principalmente com a substituição de espécies (Figura 2). Para o Pampa, a diversidade funcional foi positivamente correlacionada com a distância geográfica (Figura 3e), bem como com a dissimilaridade quanto à condutividade (Figura 3g) e a área das poças (Figura 3f). Não houve correlação com os descritores da paisagem ($p > 0.05$; Tabela 2). A diversidade beta funcional também foi positivamente correlacionada com a dissimilaridade quanto às fisionomias campestres (Tabela 2). Assim, quanto maior forem as diferenças entre as poças quanto ao tamanho, condutividade, fisionomias campestres e quanto mais geograficamente distantes, maior é a diversidade beta funcional no Pampa.

Na Mata Atlântica, a diversidade beta funcional teve como componente principalmente a substituição de espécies (Figura 2). A diversidade beta funcional foi positivamente correlacionada apenas com a distância geográfica (Figura 4b; Tabela 2). Desta forma, quanto mais distantes geograficamente forem as poças, maior é a diversidade beta funcional.

Diversidade beta filogenética. No Pampa, a diversidade beta filogenética foi caracterizada principalmente por aninhamento (Figura 2). A diversidade beta filogenética foi positivamente correlacionada com a dissimilaridade quanto à área da poça (Figura 3i), condutividade (Figura 3j) e distância geográfica (Figura 3h). Não houve correlação com os descritores da paisagem ($p > 0.05$; Tabela 2). A diversidade beta filogenética também foi positivamente correlacionada com a dissimilaridade quanto às fisionomias campestres (Tabela

2). Isto é, quanto mais diferentes as poças são quanto à condutividade e ao tipo de fisionomia campestre e mais distantes geograficamente uma das outras, maior é a diversidade beta filogenética.

Na Mata Atlântica, a diversidade beta filogenética apresentou o aninhamento como o componente preponderante (Figura 2). A diversidade beta filogenética foi positivamente correlacionada apenas com a dissimilaridade no pH das poças (Figura 4f). Não houve correlação com os descritores da paisagem ou da complexidade estrutural ($p > 0,05$; Tabela 2). Sendo assim, quanto mais diferentes forem as poças quanto pH, maior é a diversidade beta filogenética.

4. Discussão

Nosso trabalho se destaca na revelação da importância dos processos que estruturam as comunidades de anuros dos Campos Sulinos ao longo de uma macro escala espacial, avaliando não somente a diversidade taxonômica, mas também as funções e as relações filogenéticas entre as espécies. Produzimos três descobertas principais: (1) a diversidade beta taxonômica e funcional foi maior nos campos do bioma Pampa; (2) a substituição foi o componente preponderante da diversidade beta taxonômica e funcional, mas para a diversidade beta filogenética o aninhamento foi preponderante; (3) as variações nas comunidades de girinos em ambos biomas foram principalmente explicadas pelos descritores de escala espacial (distância geográfica) e biogeográfica (fisionomias campestres), mas também pelos descritores locais (descritores da água, complexidade estrutural da poça e descritores da paisagem).

Encontramos diferenças taxonômicas e funcionais entre as comunidades de anuros nos campos do Pampa e da Mata Atlântica. Segundo Vasconcelos et al. (2019), os anuros da região Sul do Brasil fazem parte de uma unidade regional ‘Subtropical’ que abrange um misto de formações campestres e florestais. Porém, em nosso estudo registramos configuração em duas unidades regionais congruentes com as duas unidades ecológicas vegetais discretas representadas pelos campos dos biomas Mata Atlântica e Pampa (ANDRADE et al. 2019). A diferenciação de unidades biogeográficas discretas nessa região tem respaldo histórico em propostas independentes, como na diferenciação de centros de diversificação de vertebrados ‘Pampa’ e ‘Paraná’ de Müller (1973), a divisão entre ‘Planalto Meridional’ e ‘Pampas’ de Fiaschi e Pirani (2009) ou ainda as províncias ‘Pampean’ e ‘*Araucaria forest*’ de Morrone (2014). Essas congruências podem ser exemplificadas pela ocorrência de espécies fortemente associadas aos campos do Pampa (e.g. *Phyllomedusa iheringii*, *Pseudis minuta*, *Physalaemus*

gracilis e *Scinax uruguayus*) ou aos campos da Mata Atlântica (e.g. *Hypsiboas leptolineatus*, *Pseudis cardosoi* e *Scinax pinima*) (ver SANTOS et al. 2014). Já as diferenças funcionais podem ser explicadas pela heterogeneidade e complexidade inerentes de cada uma dessas unidades identificadas nos Campos Sulinos. No Pampa, existem diferentes fisionomias predominantemente campestres (HASENACK et al. 2010) associadas com gradientes de altitude, solo, continentalidade e uso da terra (ANDRADE et al. 2019; OVERBECK et al. 2015), tornando a matriz heterogênea horizontalmente e complexa verticalmente. Por outro lado, os campos da Mata Atlântica apresentam condições ambientais típicas do mosaico floresta-campo no Planalto das Araucárias, que favorecem plantas e animais capazes de utilizar essas zonas de contato (YEKWAYO et al. 2017). Este padrão indica que a evolução da biota vegetal (ANDRADE et al. 2019) e de anuros dos Campos Sulinos (presente estudo) é congruente com os padrões macroevolutivos descritos para a região (FIASCHI e PIRANI 2009). Os resultados indicam que os ecossistemas campestres subtropicais estudados não constituem uma unidade e, desta forma, tais peculiaridades devem ser consideradas inclusive no planejamento de estratégias de conservação da biodiversidade.

A variação nos padrões de beta diversidade nas comunidades de ambos biomas foi preponderantemente explicada pela escala espacial (distância geográfica) e biogeográfica (fisionomias campestres), mas também encontramos parte da variação sendo explicada pelos descritores ambientais locais (descritores da água, complexidade estrutural da poça e da paisagem). A correlação que encontramos entre a distância, oxigênio dissolvido e condutividade das poças indicam um padrão de variação ambiental espacialmente estruturadas, ou seja, pode haver uma certa sobreposição do efeito do espaço e de fatores determinados sobre as variações na beta diversidade encontradas (LEGENDRE e LEGENDRE 2012). Sabemos que processos estocásticos e determinísticos podem estruturar as comunidades de animais e plantas (CHASE 2010; COTTENIE 2005; STEGEN et al. 2012), mas existe grande variação quanto à contribuição de cada uma delas dependendo do grupo, da escala e região estudada (MELCHIOR et al. 2017; MÜNKEMÜLLER et al. 2020). Nós registramos que ambos processos estão relacionados a organização das comunidades de anuros nos Campos Sulinos. No entanto, processos neutros e biogeográficos tiveram a mesma importância na explicação dessa variação. Processos neutros são responsáveis pela substituição e aninhamento de espécies entre comunidades (BASELGA 2010; QIAN et al. 2005), então a ocorrência de espécies de anuros nas poças nos Campos Sulinos podem ser explicadas pelos eventos aleatórios de recrutamento e dispersão (CHASE e MYERS 2011; MELCHIOR et al. 2017; VELLEND et al. 2014). Assim, outra parte da variação na composição pode ser explicada pela distância geográfica

(SOININEM et al. 2007), principalmente devido à limitação de dispersão dos anuros, já que boa parte dos anuros pode se dispersar sem uma direção determinada quando adultos (MELCHIOR et al. 2017), da mesma forma que indivíduos juvenis apresentam dispersão orientada pela busca por refúgios e novas poças para colonizar (SMITH e GREEN 2005).

É possível que processos estocásticos causados pelas mudanças estacionais na oferta de corpos d'água ao longo dos ecossistemas campestres também expliquem uma parte dessa variação na diversidade beta taxonômica e funcional. A oferta de corpos d'água nos Campos Sulinos é afetada pelo balanço entre a precipitação e as temperaturas máximas absolutas, normalmente ocasionando déficit hídrico de verão na região oeste do estado (WREGGE et al. 2012). Essa variação de temperatura causa modificação na estrutura dos corpos d'água, gera flutuações ambientais imprevisíveis e pode causar forte pressão de seleção sobre diversos atributos morfológicos e sobre as diferentes estratégias de sobrevivência, por exemplo, diferentes modos reprodutivos para evitar dessecação (JUNK et al. 2006). Tal dinâmica pode resultar em desmontagens e remontagens sequenciais aleatórias nas comunidades aquáticas, devido às taxas de câmbio e redistribuição de organismos para desocupar e recolonizar novas áreas (MELCHIOR et al. 2017), da mesma forma que também gera aumento da diversidade beta funcional.

Embora os descritores espaciais e as fisionomias campestres tenham se mostrado mais importantes para descrever a beta diversidade, as variáveis em escala local (descritores ambientais) também foram significativamente relacionadas com a variação da diversidade beta. Os anuros são afetados direta ou indiretamente pelas condições ambientais em diferentes escalas (BECKER et al. 2007; SILVA et al. 2012). Neste estudo, eles estão expostos, na escala dos Campos Sulinos, à uma série de gradientes das poças ao longo das fisionomias campestres, como química da água (principalmente pH, oxigênio dissolvido e condutividade) e tamanho dos corpos d'água. O pH da água interfere nas interações predador-presa (KIESECKER 1996), além de afetar o desenvolvimento e a sobrevivência de embriões e girinos (ver DI-BERNARDO e KWET 2002). Variações na acidez e alcalinidade da água estão diretamente relacionadas com o tipo de rocha, matriz e disponibilidade local de ácidos orgânicos (McDIARMID e ALTIG 1999). Poças presentes nos campos da Serra do Sudeste, tendem a ser mais alcalinas devido aos depósitos calcários da região (CPRM 2013), ao contrário de poças encontradas na região da Depressão Central são mais ácidas devido à matéria orgânica associada (SPARLING 2010). A condutividade da água é assumida como um *proxy* da salinidade em poças (SMITH et al. 2007), e este parâmetro pode afetar a eclosão de ovos, ocasionando, a diminuição do tamanho dos indivíduos, aumentos na taxa de mortalidade e ainda diminuição na diversidade de espécies

(SANZO e HECNAR 2006; SMITH et al. 2007). De fato, a alta condutividade da água na região da planície costeira do estado pode estar correlacionada com a ocorrência de algumas espécies de anuros (LEÃO-PIRES et al. 2018). No entanto, apesar de boa parte da variação ser explicada por processos neutros, biogeográficos e determinísticos, ainda há variabilidade inexplicada em nossos dados, e que merece mais atenção.

A diversidade beta filogenética dominada pelo componente de aninhamento pode indicar que as espécies passaram pelos mesmos eventos evolutivos, diminuindo as taxas de diversificação, ou perdendo linhagens com o passar do tempo. Segundo Jansson (2003), quanto maior a estabilidade climática a longo prazo em uma área, novos clados persistirão por mais tempo sem serem extintos ou reunidos com outros clados. Atualmente, essa região é uma mistura de vegetação aberta e formações florestais nas quais as condições de sazonalidade climática regida pela flutuação da temperatura são características ambientais importantes (VASCONCELOS et al. 2019). Assim, as comunidades de anuros atuais dos Campos Sulinos são um misto de espécies Andinas e da Mata Atlântica, devido aos arcos de circunferência da Amazônia (VASCONCELOS et al. 2019). Esses arcos permitiram a chegada e diversificação de espécies como *Pseudis minuta* e *Phyllomedusa iheringii*, que são encontradas apenas nos campos dessas regiões (IUCN 2019). O aninhamento que encontramos para diversidade beta filogenética e a substituição para a diversidade funcional nos indica que essas comunidades não passaram por eventos evolutivos suficientes que gerassem substituição de linhagens entre as comunidades, mas se diversificaram funcionalmente, possivelmente como resposta para lidar com as adversidades climáticas típicas dos Campos Sulinos.

5. Conclusão

Estudos mostram que a associação das métricas taxonômicas, funcionais e filogenéticas exploram e identificam melhor a diversidade, já que pode não ser possível compreender os padrões de diversidade a partir da avaliação de apenas uma das métricas (SWENSON 2011; MÜNKEMÜLLER et al. 2020). Dessa forma, por exemplo, estudos que reportam alta diversidade taxonômica, nem sempre são congruentes com aqueles que utilizam abordagens em diversidade funcional e/ou filogenética (FOREST et al. 2007). Assim, nosso trabalho responde como ocorreram os processos ecológicos que geraram os padrões de existência das espécies de anuros nos Campos Sulinos, além de descrever a ação de processos determinísticos e estocásticos sobre a formação e manutenção das comunidades. Ressaltamos que os processos neutros e biogeográficos foram os principais responsáveis pela diversidade beta das

comunidades de girinos, gerando padrões de substituição para diversidade beta taxonômica e funcional. A diversidade beta filogenética registrada parece ser montada a partir de processos de diversificação que trouxeram espécies de origem Andina e da Mata Atlântica para o Sul, mas estas espécies se mantiveram perante as fortes características que moldaram os campos, como frio, fogo e pastagem de grandes herbívoros, e devido a isso, atualmente apresentam grande diversidade de adaptações nesse ecossistema (OVERBECK et al. 2015). Identificamos também que ao longo dos Campos Sulinos os girinos estavam estruturados em duas comunidades distintas, taxonômica e funcionalmente, uma nos campos do Pampa e outra nos campos da Mata Atlântica. Isso mostra a grande variedade de ambientes presentes nestes campos, que geram pressões de seleção sobre as diferentes espécies. Porém, o aninhamento se mostrou como preponderante para a diversidade filogenética nos campos da Mata Atlântica, indicando que após a chegada das espécies, não houve eventos evolutivos suficientes para gerar mudança entre os clados. Tais resultados são interessantes, pois trazem implicações para propostas conservacionistas. Desta forma, podemos indicar que as propostas de áreas de proteção e planos de ação devem considerar essa diferenciação. Os esforços para a criação de áreas de conservação da diversidade devem assim visar tanto a representação dos campos do Pampa quanto os da Mata Atlântica, e abranger o maior número de ecossistemas campestres possível. Defendemos essa estratégia para melhor assegurar a conservação de um maior número de habitats, mantendo as espécies, as funções e a diversidade filogenética de anuros ao longo desses ecossistemas campestres. Destacamos ainda que novos estudos necessitam avaliar a adaptação e a resiliência das comunidades perante às rápidas mudanças e perdas da matriz campestre observadas na atualidade (ver HASENACK et al. 2019). Assim nosso estudo demonstra que a compilação de diferentes métricas para análise da diversidade pode responder de forma mais abrangente questões que regem a ecologia de comunidades, pois em muitos casos as métricas não respondem aos mesmos descritores ecológicos. Além disso, nosso estudo realça a diferenciação das comunidades de anuros entre os campos dos dois biomas, que apesar da aparente semelhança fisionômica, são muito diversos e complexos.

6. Referências

ALMEIDA, J. A. Fatores abióticos. In: Biodiversidade dos campos do planalto das araucárias. Brasília: MMA, 2009. p. 19–38.

ALMEIDA, A. P. et al. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche-based and neutral processes. *Hydrobiologia*, v. 745, p. 123-135, 2015.

- ALTIG, R.; JOHNSTON, G. F. Guilds of anuran larvae: Relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetol. Monogr.*, v. 3, p. 81-109, 1989.
- ALTIG, R.; MCDIARMID, R. W. Body plan: Development and morphology. In: *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. Chicago: Chicago University Press, 1999. p. 24-51.
- ANDRADE, B. O. et al. Classification of South Brazilian grasslands: Implications for conservation. *Appl. Veg. Sci.* v. 22, p. 168–184, 2019.
- AUGUST, P. V. The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities. *Ecology*, v. 64, n. 6, p. 1495-1507, 1983.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.*, v. 19, p. 134–143, 2010.
- BASELGA, A.; ORME, C. D. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.*, v. 3, p. 808-812, 2012.
- BASELGA, A. et al. betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. Pacote R, versão 1.5.1, 2018.
- BECKER, C. G. et al. Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. *Science*, v. 318, p. 1775-1777, 2007.
- BEHLING, H. et al. Dinâmica dos campos no sul do Brasil durante o Quaternário Tardio. In: *Campos Sulinos, conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Brasília: MMA, 2009. p. 63–78.
- BENCKE, G. A. Diversidade e conservação da fauna dos Campos do Sul do Brasil. In: *Campos Sulinos, conservação e uso sustentável da biodiversidade*. Brasília: MMA, 2009. p. 101–121.
- BOKERMANN, W. C. A.; SAZIMA, I. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. II: Duas espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). *Rev. Bras. Biol.*, v. 33, n. 4, p. 521–528, 1973.
- BOND, W. J., PARR, C. L. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biol. Conserv.*, v. 143, p. 2395-2404, 2010.
- BOTH, C. et al. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia*, v. 624, p. 125–138, 2009.
- BOTH, C. et al. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? *Austral Ecol.*, v. 36, p. 530–536, 2010.
- CARDOZO, D.; PEREYRA, M. O. A new species of *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae) from the Atlantic Forest of Misiones, northeastern Argentina. *Zootaxa*, v. 4387, p. 580–590, 2018.

- CHASE, J. M. Stochastic Community Assembly Causes Higher Biodiversity in More Productive Environments. *Science*, v. 328, n. 5984, p. 1388-1391, 2010.
- CHASE, J. M.; MYERS, J. A. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, v. 366, n. 1576, p. 2351–2363, 2011.
- CLARKE, K. R.; GORLEY, R. N. *Primer v7: User Manual/Tutorial*. Primer-E, Plymouth. 2015.
- COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.*, v. 8, n. 11, p. 1175-1182, 2005.
- CPRM. 2013. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais/Serviço Geológico do Brasil. *Banco de Dados GEOBANK*. Disponível em: <http://geobank.sa.cprm.gov.br/>.
- DA SILVA, P. G., et al. Turnover and nestedness in subtropical dung beetle assemblages along an elevational gradient. *Divers. Distrib.*, p. 1-14, 2018.
- DE BIE, T. et al. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol. Lett.*, v. 15, p. 740-747, 2012.
- DEBASTIANI, V. J.; PILLAR, V. D. SYNCOSA - R tool for analysis of metacommunities based on functional traits and phylogeny of the community components. *Bioinformatics*, v. 28, n. 15, p. 2067-2068, 2012.
- DELATORRE, M. et al. Evidence of stochasticity driving anuran metacommunity structure in the Pantanal wetlands. *Freshwater Biol.*, v. 60, n. 11, p. 2197-2207, 2015.
- DI-BERNARDO, M.; KWET, A. Efeitos da contaminação de águas superficiais associadas a atividades de extração e processamento de carvão sobre anfíbios. In: *Meio ambiente e carvão - Impactos da exploração e utilização*. Porto Alegre: FEPAM, 2002. p. 413-422.
- DOLMEN D.; SELAND, J. How fast do amphibians disperse? Introductions, distribution and dispersal of the common frog (*Rana temporaria*) and the common toad (*Bufo bufo*) on a coastal island in Central Norway. *Fauna norvegica*, v. 36, p. 33-46, 2016.
- DORCAS, M. E. et al. Auditory monitoring of anuran populations. In: *Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. New York: Oxford University Press, 2010. p. 281–298.
- DUMBRELL, A. J. et al. Relative roles of niche and neutral processes in structuring a soil microbial community. *ISME J.*, v. 4, p. 337–345, 2010.
- FAIVOVICH, J. A New species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from Misiones, Argentina. *Herpetologica*, v. 61, n. 1, p. 69-77, 2005.
- FIASCHI, P.; PIRANI, J. R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *J. Syst. Evol.*, v. 47, n. 5, p. 477-496, 2009.

- FONSECA, C. R. et al. Invasive alien plants in the Pampas grasslands: a tri-national cooperation challenge. *Biol. Invasions*, v. 15, n. 8, p. 1751–1763, 2013.
- FOREST, F. et al. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, v. 445, p. 757-760, 2007.
- GEWIN, V. Beyond neutrality - ecology finds its niche. *PLoS Biol.*, v. 4, n. 8, p. e278, 2006.
- GOSNER, K. L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, v. 16, p. 183-190, 1960.
- HASENACK, H. et al. Mapa de sistemas ecológicos das savanas Uruguaias em escala 1:500.000 ou superior. Centro de Ecologia. Porto Alegre: Relatório técnico Projeto UFRGS/TNC, 2010.
- HASENACK, H. Bioma Pampa: Oportunidades e desafios de pesquisa para o desenvolvimento sustentável. In: *Biomas e Agricultura: Oportunidades e Desafios*. Rio de Janeiro: Vertente Edições, 2019. p. 123-139.
- HOFF, K. V.; WASSERSUG, R. J. Tadpole locomotion: Axial movement and tail functions in a largely vertebraeless vertebrate. *Am. Zool.*, v. 40, n. 1, p. 62-76, 2000.
- HUBBELL, S. P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press. Ed. 32, 2001. 448 p.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.*, v. 22, p. 415–427, 1957.
- IBGE. Mapa de biomas do Brasil: primeira aproximação. 2019. Acessado em: 16 de out. de 2019. Disponível em: <<http://www.ibge.gov.br>>.
- IOP, S. et al. What is the role of heterogeneity and spatial autocorrelation of ponds in the organization of frog communities in Southern Brazil?. *Zool. Stud.*, v. 51, p. 1094–1104, 2012.
- IOP, S. *Metacomunidade de Anuros dos Campo Sulinos, Brasil: Uma abordagem em macroescala sobre padrões neutros, de nicho, funcionais e filogenéticos*. 2015. 174 f. Tese (Doutorado em Biodiversidade Animal) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, RS, 2015.
- IOP, S. et al. The interplay between local and landscape scales on the density of pond-dwelling anurans in subtropical grasslands. *Biotropica*, p. 1-14, 2020.
- IUCN 2019. *The IUCN Red List of Threatened Species. Versão 2019-3*. Acessado em 05 de fev. de 2020. Disponível em: <http://www.iucnredlist.org>.
- JANSSON, R. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proc. R. Soc. Lond. B*, v. 270, p. 583-590, 2003.

- JETZ, W.; PYRON, R. A. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nat. Ecol. Evol.*, v. 2, p. 850–858, 2018.
- JORDANI, M. X. et al. Intraspecific and interspecific trait variability in tadpole meta-communities from the Brazilian Atlantic rainforest. *Ecol. Evol.* DOI <10.1002/ece3.5031>, 2019.
- JUNK W. J. et al. Biodiversity and its conservation in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. *Aquat. Sci.*, v. 68, p. 278-309, 2006.
- KIESECKER, J. pH-mediated predator-prey interactions between *Ambystoma tigrinum* and *Pseudacris triseriat*. *Ecol. Appl.*, v. 6, n. 4, p. 1325-1331, 1996.
- KNAUTH, D. S. et al. Disentangling the role of niche-based and spatial processes on anuran beta diversity in temporary ponds along a forest–grassland transition. *Aquat. Sci.*, v. 81, p. 63, 2019.
- KOLENC, F. et al. The tadpole of *Scinax aromothyella* (Anura: Hylidae) from Uruguay. *Stud. Neotrop. Fauna E.*, v. 42, n. 3, p. 175-180, 2007.
- KOLENC, F. et al. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa*, v. 1927, p. 1-66, 2008.
- LANDEIRO, V. L.; WALDEZ, F.; MENIN, M. Spatial and environmental patterns of Amazonian anurans: Differences between assemblages with aquatic and terrestrial reproduction, and implications for conservation management. *Nat. Conservacao*, v. 12, n. 1, p. 42-46, 2014.
- LEÃO-PIRES, T. A.; LUIZ, A. M.; SAWAYA, R. J. The complex roles of space and environment in structuring functional, taxonomic and phylogenetic beta diversity of frogs in the Atlantic Forest. *PLoS ONE*, v. 13, p. 4, p. e0196066, 2018.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. *Numerical Ecology: 3rd English Edition*. Amsterdam: Elsevier. 2012. 1006 p.
- LEIBOLD, M. A.; et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, v. 7, n. 7, p. 601 - 613, 2004.
- LEIBOLD, M. A.; MCPEEK, M. A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*, v. 87, n. 6, p. 1399–1410, 2006.
- MACARTHUR, R. H.; R. LEVINS. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, v. 51, p. 1207–1210, 1964.
- MACARTHUR, R. H.; R. LEVINS. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, v. 101, p. 377–385, 1967.

MAPBIOMAS. Projeto MapBiomias – Coleção 4.0 da Série Anual de Mapas de Cobertura e Uso de Solo do Brasil. 2019. Acessado em: 16 de out. de 2019. Disponível em: <http://plataforma.mapbiomas.org/map>.

MALUF, J. R. T. Nova classificação climática do estado do Rio Grande do Sul. *Rev. Bras. Agromet.*, v. 8, p. 141–150, 2000.

MCDIARMID, W. R.; ALTIG, R. Tadpoles: The biology of anuran larvae. Chicago: The University of Chicago Press, 1999. 444 p.

MCGILL, B. J. et al. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends Ecol. Evol.*, v. 3, n. 2, p. 104–113, 2015.

MCLEAN, M. et al. Trait structure and redundancy determine sensitivity to disturbance in marine fish communities. *Glob. Change Biol.*, v. 25, p. 3424–3437, 2019.

MELCHIOR, L. G.; ROSSA-FERES, D. C.; DA SILVA, F. R. Evaluating multiple spatial scales to understand the distribution of anuran beta diversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Ecol. Evol.*, v. 7, p. 2403–2413, 2017.

MENIN, M.; WALDEZ, F.; LIMA, A.P. Effects of environmental and spatial factors on the distribution of anuran species with aquatic reproduction in central Amazonia. *Herpetol. J.*, v. 21, p. 255–261, 2011.

MORRONE, J. J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, v. 3782, n. 1, p. 001–110, 2014.

MÜLLER, P. A study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes. In: *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical real*. German: Springer Netherlands, 1973. 244 p.

MÜNKEMÜLLER, T, et al. Dos and don'ts when inferring assembly rules from diversity patterns. *Global Ecol. Biogeogr.*, p. 1–18, 2020.

NEKOLA, J. C.; WHITE, P. S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *J. Biogeogr.*, v. 26, p. 867–878, 1999.

OKSANEN, J. et al. *vegan: Community Ecology Package*. Pacote R versão 2.5-6, 2019.

OVERBECK, G. E. et al. Brazil's neglected biome: the south Brazilian campos. *Perspec. Plant Ecol.*, v. 9, p. 101–116, 2007.

OVERBECK, G. E. et al. Fisionomia dos Campos. In: *Os Campos do Sul*. Porto Alegre: Rede Campos Sulinos – UFRGS, 2015. p. 31–42.

PARADIS, E.; SCHLIEP, K. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, v. 35, p. 526–528, 2018.

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

- PROVETE, D. B. et al. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia*, v. 734, p. 69–79, 2014.
- QIAN, H. et al. Beta diversity of angiosperms in temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecol. Lett.*, v. 8, p. 15–22, 2005.
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2019. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- ROA-FUENTES, C. A. et al. Taxonomic, functional, and phylogenetic β -diversity patterns of stream fish assemblages in tropical agroecosystems. *Freshwater Biol.*, v. 64, p. 447-460, 2018.
- RICLEFS, R. E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, v. 235, n. 4785, p. 167-171, 1987.
- RICKLEFS, R. E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.*, v. 7, p. 1-15, 2004.
- RISSER, P. Diversidade em e entre prados. In: *Biodiversidade*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 1997. p. 224-229.
- ROSSA-FERES, D. C.; NOMURA, F. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrop.*, v. 6, n. 1, 2006.
- 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 Ser. Zool.*, v. 97, n. 1, p. 37-49, 2007.
- SANTOS, T. G. et al. Distribuição temporal e espacial de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS. *Iheringia Ser. Zool.*, v. 98, p. 244–253, 2008.
- SANTOS, T. G. et al. Anurans of a seasonally dry tropical forest: Morro do Diabo State Park, São Paulo state, Brazil', *J. Nat. Hist.*, v. 43, n. 15, p. 973-993, 2009.
- SANTOS, T. G.; IOP, S.; ALVES, S. S. Anfíbios dos Campos Sulinos: diversidade, lacunas de conhecimento, desafios para conservação e perspectivas. *Herpetol. Bras.*, v. 3, n. 2, p. 51-59, 2014.
- SANZO, D.; HECNAR, S. J. Effects of road de-icing salt (NaCl) on larval wood frogs (*Rana sylvatica*). *Environ. Pollut.*, v. 140, n. 2, p. 247-256, 2006.
- SEMLITSCH, R. Differentiating Migration and Dispersal Processes for Pond-Breeding Amphibians. *J. Wildlife Manage.*, v. 72, n. 1, p. 260-267, 2008.

- SILVA, F. R. et al. An experimental assessment of landscape configuration effects on frog and toad abundance and diversity in tropical agro-savannah landscapes of southeastern Brazil. *Landscape Ecol.* v. 27, n. 1, p. 87-96, 2012.
- SKELLY, D. K.; RICHARDSON, J. L. Larval sampling. In: *Amphibian ecology and conservation: A handbook of techniques*. Oxford, UK: Oxford University Press, 2010. p. 55–70.
- SMITH, M. A.; GREEN, D. M. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations?. *Ecography*, v. 28, p. 110-128, 2005.
- SMITH M. J. Associations between anuran tadpoles and salinity in a landscape mosaic of wetlands impacted by secondary salinization. *Freshwater Biol.*, v. 52, p. 75-84, 2007.
- SOININEN, J.; LENNON, J. J.; HILLEBRAND, H. H. A multivariate analysis of beta diversity across organisms and environments. *Ecology*, v. 88, n. 11, p. 2830–2838, 2007.
- SPARLING, D.W. et al. *Ecotoxicology of amphibians and reptiles*, 2ed. Boca Raton, FL: CRC Press, 2010. 916 p.
- STEGEN, J. C. et al. Stochastic and deterministic assembly processes in subsurface microbial communities. *ISME J.*, v. 6, p. 1653–1664, 2012.
- SWENSON, N. G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *Am. J. Bot.*, v. 98, n. 3, p. 472-480, 2011.
- TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, v. 299, p. 241-244, 2003.
- VAN BUSKIRK, J. Natural variation in morphology of larval amphibians: Phenotypic plasticity in nature? *Ecol. Monogr.*, v. 79, n. 4, p. 681-705, 2009.
- VAN BUSKIRK, J.; RELYEA, R. A. Natural selection for phenotypic plasticity: Predator-induced morphological responses in tadpoles. *Biol. J. Linn. Soc.*, v. 65, p. 301-328, 1998.
- VASCONCELOS, T. S. et al. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Can. J. Zool.*, v. 87, n. 8, p. 699-707, 2009.
- VASCONCELOS, T. S. et al. Biogeographic Regionalization of South American Anurans. In: *Biogeographic patterns in South American Anurans*. Switzerland: Springer Nature Switzerland AG, 2019. P. 125-135.
- VÁSQUEZ, D. et al. Low phylogeographic structure of *Rhinella arunco* (Anura: Bufonidae), an endemic amphibian from the Chilean Mediterranean hotspot. *Zool. Stud.*, v. 52, n. 35, p. 1-11, 2013.
- VELLEND, M. et al. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, v. 123, p. 1420-1430, 2014.

WARREN, D. L. et al. Mistaking geography for biology: inferring processes from species distributions. *Trends in Ecol. Evol.*, v. 29, n. 10, p. 572-580, 2014.

WEBB, C. O. et al. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, v. 33, p. 475-505, 2002.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, v. 24, n. 18, p. 2098-2100, 2008.

WREGGE, M.S. (Eds) Atlas climático da região sul do Brasil: Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. 2ª ed. Brasília: DF Embrapa, 2012.

WRI, W. R. People and ecosystems: the fraying web of life. 2000-2001. 389 p.

YEKWAYO, I. et al. Responses of ground living arthropods to landscape contrast and context in a forest-grassland mosaic. *Biodivers. Conserv.*, v. 26, p. 631–651, 2017.

7. Tabelas

Tabela 1. Tabela de atributos medidos de girinos dos campos do Rio Grande do Sul (adaptado de Jordani et al. 2019).

Abreviação	Índice dos atributos	Função ecológica
ICC - Índice de compressão do corpo	Altura máxima do corpo (AC) / largura máxima do corpo (LC)	Variações na forma do corpo indicam a posição na coluna d'água utilizada pelos girinos (Altig e Johnston 1989; Altig e McDiarmid 1999). Valores altos indicam corpos globulares, como ocorre em girinos bentônicos.
DRO - Diâmetro relativo do olho	Diâmetro do olho (DO) / Comprimento máximo do corpo (CC)	Variações no tamanho dos olhos estão associadas à percepção de predadores nos corpos d'água com diferentes níveis de turbidez (Altig e Johnston 1989; Altig e McDiarmid 1999).
AND - Altura da nadadeira dorsal	Altura máxima da nadadeira dorsal (AND) / Altura máxima do corpo (AC)	Relacionada à capacidade de nado na coluna d'água e ao equilíbrio de girinos nectônicos (Altig e Johnston 1989; Altig e McDiarmid 1999; Hoff e Wassersug 2000).
ANV - Altura da nadadeira ventral	Altura máxima da nadadeira ventral (ANV) / Altura máxima do corpo (AC)	Relacionada à capacidade de nado na coluna d'água e ao equilíbrio de girinos nectônicos (Altig e Johnston 1989; Altig e McDiarmid 1999; Hoff e Wassersug 2000).
LRC - Largura relativa da cauda	Largura da musculatura da cauda (LMC) / Largura máxima do corpo (LC)	Valores altos indicam cauda larga, enquanto valores altos cauda estreita. A largura da cauda está relacionada com a habilidade de propulsão e escape de predadores ativos, bem como com o uso de diferentes microhabitats (posição na coluna d'água) e mecanismos de nado (Altig e McDiarmid 1999; Van Buskirk 2009; Van Buskirk e Relyea 1998).
ICCA - Índice de compressão da cauda	Altura da musculatura da cauda (AMC) / Largura da musculatura da cauda (LMC)	Valores altos indicam caudas comprimidas e finas, enquanto valores baixos, cauda grossa. O formato da cauda está relacionado com o uso de diferentes microhabitats, a posição na coluna d'água e os mecanismos de nado, como propulsão (Altig e McDiarmid 1999).
DNF - Distância narina-focinho	Distância da narina-focinho (DNF)	A posição da narina está relacionada com a percepção química. Narinas anteriores (valores baixos, próximos ao focinho) facilitam a procura por recursos alimentares e a detecção de predadores (Altig e McDiarmid 1999).

DRN - Diâmetro relativo da narina	Diâmetro das narinas (DN) / Comprimento máximo do corpo (CC)	Variações no diâmetro das narinas modificam a percepção dos químicos, pois podem aumentar ou diminuir o fluxo de água que circula pelas narinas (Altig e McDiarmid 1999).
-----------------------------------	--	---

Tabela 2. Resultados dos testes de Correlação de Mantel da beta diversidade de girinos (taxonômica, funcional e filogenética) com os descritores ambientais e a distância geográfica, para poças nos biomas Pampa e Mata Atlântica (MA). Em negrito, os descritores que tiveram valores significativos.

		Diversidade beta taxonômica				Diversidade beta funcional				Diversidade beta filogenética			
		PAMPA		MA		PAMPA		MA		PAMPA		MA	
		r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
Escala													
biogeográfica	Fisionomias campestres	0.194	0.001	-	-	0.086	0.025	-	-	0.160	0.001	-	-
Escala espacial	Distância geográfica	0.178	0.001	0.149	0.055	0.210	0.002	0.222	0.014	0.103	0.004	-0.021	0.538
Escala local	OD	0.076	0.015	-0.054	0.795	0.060	0.157	-0.039	0.692	0.019	0.348	-0.042	0.710
Água	pH	-	-	0.307	0.007	-	-	0.137	0.095	-	-	0.319	0.005
	Condutividade	0.130	0.001	-	-	0.152	0.006	-	-	0.106	0.006	-	-
	% cobertura vegetal emergente	-	-	0.099	0.167	-	-	0.105	0.171	-	-	0.097	0.131
	Número de estratos na margem	-	-	-0.009	0.556	-	-	0.001	0.454	-	-	0.030	0.331
Complexidade estrutural	Número de estratos no espelho d'água	0.045	0.122	-	-	-0.064	0.921	-	-	-0.077	0.975	-	-
	Área da poça	0.034	0.115	-	-	0.095	0.029	-	-	0.099	0.010	-	-
	Campo	-	-	0.082	0.300	-	-	-0.176	0.947	-	-	0.064	0.334
	Mata	-0.011	0.594	-	-	-0.075	0.879	-	-	0.006	0.443	-	-
Paisagem	Lavoura	0.109	0.014	-	-	-0.079	0.935	-	-	0.009	0.379	-	-
	Pastagem	-	-	0.031	0.371	-	-	-0.180	0.947	-	-	-0.001	0.411

Tabela 3. Espécies de anuros registradas ao longo de 160 poças em 2012 e 2014 nos Campos Sulinos do Rio Grande do Sul, Brasil.

Táxon	Pampa	Mata Atlântica
Bufonidae		
<i>Melanophryniscus atroluteus</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	X	
<i>Rhinella fernandezae</i> (Gallardo, 1957)	X	
<i>Rhinella icterica</i> (Spix, 1824)		X
Hylidae		
<i>Dendropsophus minutus</i> Peters, 1872	X	X
<i>Dendropsophus sanborni</i> Schmidt, 1944	X	
<i>Hypsiboas leptolineatus</i> (Braun & Braun, 1977)		X
<i>Hypsiboas pulchellus</i> Duméril and Bibron, 1841	X	X
<i>Pseudis cardosoi</i> Kwet, 2000		X
<i>Pseudis minuta</i> Günther, 1858	X	
<i>Scinax aromothyella</i> (Faivovich, 2005)	X	X
<i>Scinax berthae</i> Barrio, 1962	X	
<i>Scinax catharinae</i> (Boulenger, 1888)		X
<i>Scinax fuscovarius</i> Lutz, 1925	X	X
<i>Scinax granulatus</i> Peters, 1871	X	X
<i>Scinax nasicus</i> Cope, 1862	X	X
<i>Scinax perereca</i> Pombal, Haddad & Casahara, 1995		X
<i>Scinax pinima</i> (Bokermann & Sazima, 1973)		X
<i>Scinax squalirostris</i> Lutz, 1925	X	X
<i>Scinax uruguayus</i> Schmidt, 1944	X	X
Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus chaquensis</i> Cei, 1950	X	
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	X	X
<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril & Bibron, 1840)	X	X
<i>Leptodactylus latinasus</i> Jimenéz de la Espada, 1875	X	
<i>Leptodactylus latrans</i> Steffen, 1915	X	X
<i>Leptodactylus mystacinus</i> (Burmeister, 1861)	X	
<i>Leptodactylus plaumanni</i> Ahl, 1936		X

<i>Physalaemus biligonigerus</i> Fitzinger, 1826	X	X
<i>Physalaemus carrizorum</i> Cardozo & Pereyra, 2018	X	X
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	X	X
<i>Physalaemus gracilis</i> Boulenger, 1883	X	
<i>Physalaemus henselii</i> Peters, 1872	X	X
<i>Physalaemus riograndensis</i> Milstead, 1960	X	X
<i>Pseudopaludicola falcipes</i> Hensel, 1867	X	
Microhylidae		
<i>Elachistocleis bicolor</i> Guérin-Méneville, 1838	X	
Odontophrynidae		
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril & Bibron, 1841)	X	X
Phyllomedusidae		
<i>Phyllomedusa iheringii</i> Boulenger, 1885	X	
Riqueza total	29	24

8. Figuras

Figura 1. Mapa das 40 unidades da paisagem amostradas quanto a diversidade de girinos, distribuídas nos Campos Sulinos do Rio Grande do Sul, Brasil. Áreas em cinza representam a distribuição original dos ecossistemas campestres no estado. 1. Vacaria, 2. São José dos Ausentes, 3. Jaquirana, 4. São Francisco de Paula, 5. Cambará do Sul, 6-7. São Francisco de Paula, 8. Capivari do Sul, 9. Palmares do Sul, 10. Rio Grande, 11. Santa Vitória do Palmar, 12. Rio Pardo, 13. Cachoeira do Sul, 14. Encruzilhada do Sul, 15. Santana da Boa Vista, 16. Candiota, 17. Pinheiro Machado, 18. Pedras Altas, 19. Arroio Grande, 20. Jaguarão, 21. Herval, 22-23. Aceguá, 24. Caçapava do Sul, 25. Santa Margarida do Sul, 26. São Gabriel, 27. Dom Pedrito, 28. São Francisco de Assis, 29-32. Alegrete, 33. Santana do Livramento, 34. Santo Antônio das Missões, 35. São Borja, 36. Itaqui, 37. Cruz Alta, 38. Tupanciretã, 39. Júlio de Castilhos, 40. Soledade.

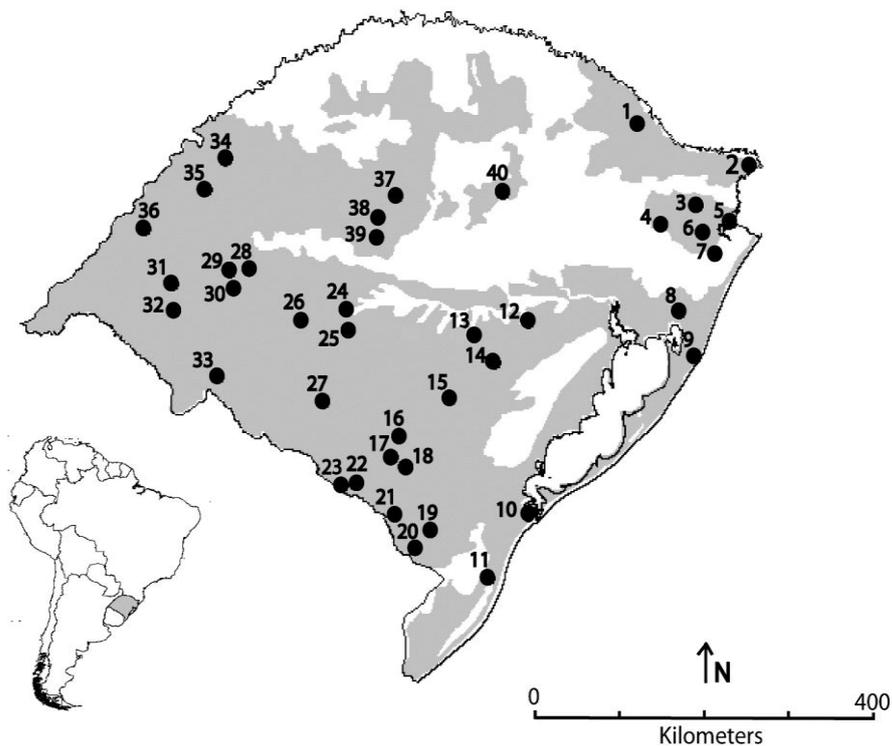


Figura 2. Boxplot mostrando a mediana para cada bioma, primeiro e terceiro quartil da diversidade beta (taxonômica, funcional e filogenética) para girinos distribuídos em poças nos Campos Sulinos do Rio Grande do Sul, Brasil. A linha preta indica a mediana, a linha vermelha indica a média para o Pampa e a azul a média para a Mata Atlântica, para os três componentes da diversidade beta: Substituição de espécies, Aninhamento e Dissimilaridade de Jaccard.

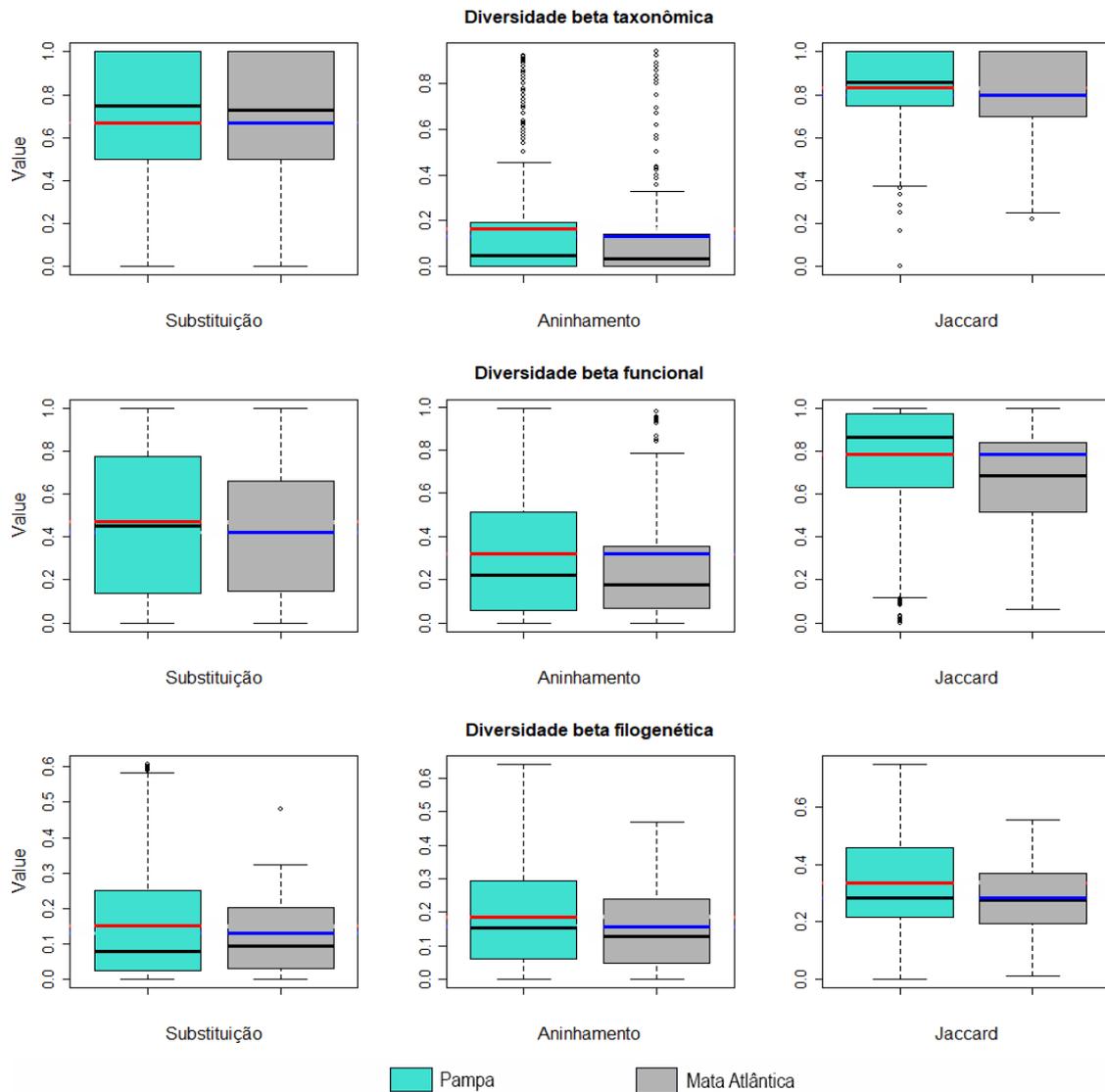


Figura 3. Correlação da diversidade beta (taxonômica, funcional e filogenética) de girinos com a distância geográfica (km) e os descritores ambientais para o Pampa. Linha azul representa a tendência das correlações lineares significativas.

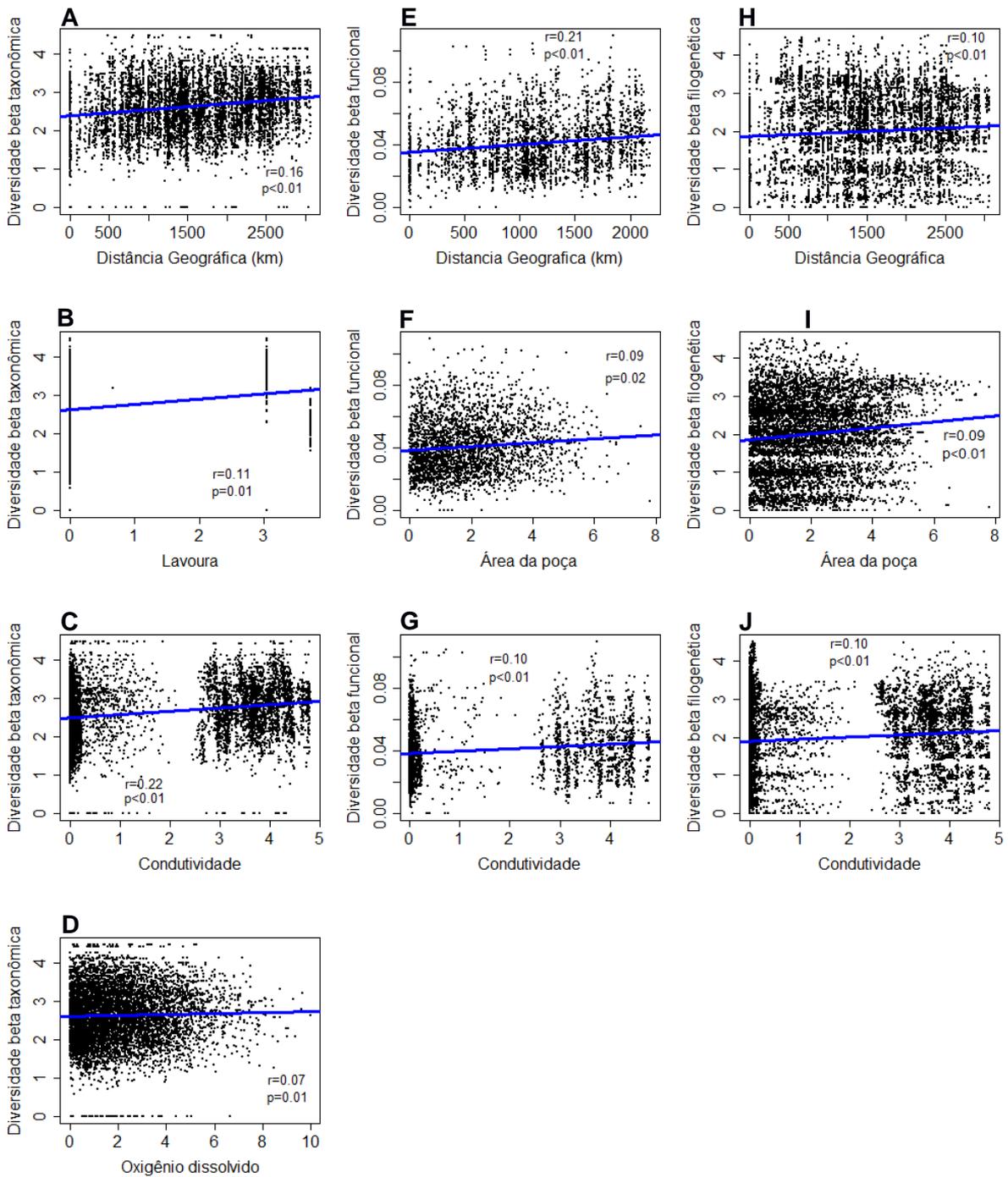


Figura 4. Correlação da beta diversidade (taxonômica, funcional e filogenética) de girinos com a distância geográfica (km) e os descritores ambientais para a Mata Atlântica. Linha azul representa a tendência de correlações lineares significativas.

