

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

**ESTRUTURA ESPACIAL E TEMPORAL DE
TAXOCENOSES DE ANUROS DE UMA ÁREA DE
CERRADO, NO CENTRO-OESTE DO BRASIL**

TESE DE DOUTORADO

Franciéle Pereira Maragno

Santa Maria, RS, Brasil

2013

**Estrutura espacial e temporal de taxocenoses de anuros de uma
área de Cerrado, no Centro-Oeste do Brasil**

Franciéle Pereira Maragno

Tese apresentada ao Curso de Doutorado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Biodiversidade Animal**.

Orientadora: Prof^ª Dra. Sonia Zanini Cechin
Coorientador: Prof. Dr. Tiago Gomes dos Santos
Coorientadora: Prof^ª Dra. Cynthia P. Almeida Prado

Santa Maria, RS, Brasil

2013

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

Pereira Maragno, Franciéle

Estrutura espacial e temporal de taxocenoses de anuros de uma área de Cerrado, no Centro-Oeste do Brasil / Franciéle Pereira Maragno.-2013.

115 p.; 30cm

Orientadora: Sonia Zanini Cechin

Coorientadores: Tiago Gomes dos Santos, Cynthia P. Almeida Prado

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2013

1. Ecologia de comunidades I. Zanini Cechin, Sonia
II. Gomes dos Santos, Tiago III. P. Almeida Prado,
Cynthia IV. Título.

**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

**ESTRUTURA ESPACIAL E TEMPORAL DE TAXOCENOSSES DE
ANUROS DE UMA ÁREA DE CERRADO, NO CENTRO-OESTE
DO BRASIL**

elaborada por
Franciéle Pereira Maragno

como requisito parcial para obtenção de grau de
Doutor em Biodiversidade Animal

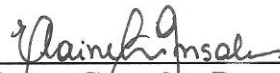
COMISSÃO EXAMINADORA:




Sonia Zanini Cechin, Dra.
(Presidente/Orientadora)



Cinthia Aguirre Brasileiro, Dra. (UNIFESP)



Elaine Maria Lucas Gonsales, Dra. (UNOCHAPECÓ)



Katia Alcione Kopp, Dra. (UFG)



Raúl Maneyro Landó, Dr. (UDELAR)

Santa Maria, 25 de fevereiro de 2013.

Aos meus pais

AGRADECIMENTOS

É um pouco clichê dizer que muitas pessoas foram importantes para a realização desse trabalho, no entanto, esta é a realidade e eu gostaria de deixar registrado meu agradecimento:

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudo e ao PPG Biodiversidade Animal (secretários, comissões, coordenação), que criou, mas também resolveu muitos dos nossos problemas.

À querida **Sonia**, Prof^a Dra. Sonia Zanini Cechin, que me acolheu no laboratório pela primeira vez em 2002 e depois novamente em 2009. Muito obrigada pela confiança que você sempre depositou em mim. Vejo em você um exemplo de esforço incansável por aquilo que acredita. Muito obrigada pelo carinho e principalmente por aquelas conversas quando você percebeu que eu precisava. Seu apoio foi muito importante ao longo de tantos momentos desses oito anos de convivência. Muito abrigada de coração!

Ao querido **Tiago**, Prof. Dr. Tiago G. Santos. Por onde começar a agradecer? Desde o seu retorno ao laboratório, em 2009, você prontamente aceitou ajudar a construir este trabalho, trazendo a luz do fim do túnel! E ao longo desses anos, você trouxe muitas ideias e resolveu vários problemas, me acolhendo inclusive em sua casa em dias de análises de dados e conversas. Tua contribuição foi decisiva para a realização deste estudo!! Aprendi muito contigo!! Tu e a **Marcia** (Prof^a Dra. Marcia Spies) são exemplos de competência, motivação e diversão com o trabalho. Vocês são o máximo! Um carinhoso “Muito Obrigada!” de uma grande fã.

À querida **Cynthia**, Prof^a Dra. Cynthia P. A. Prado, obrigada por aceitar contribuir com este trabalho e, desde o início, ser uma presença sempre muito agradável e disposta a ajudar. Sua experiência e tranquilidade me trouxeram mais segurança e acrescentaram muito na construção destes estudos. Muito obrigada! Contar com sua participação foi uma honra!

Débora, mulher... o que dizer? É quase inacreditável como tudo aconteceu. Precisou dar tudo errado para que naquela segunda-feira de manhã tudo se resolvesse! E em dois dias fomos embora. Não, não foi fácil!! Teve banho de chuva na estrada sem combustível, tivemos que empurrar a F1000 e acordar o “Vuduca” pra nos salvar de madrugada, teve muito calor,

uns probleminhas com a porteira e com a parte elétrica da casa, muito trabalho e muito nervoso! Mas também teve vento no rosto, pôr do sol na varanda, churrasco no domingo, algumas amizades, e muito aprendizado. Obrigada por aceitar participar dessa indiada, por aguentar minhas neuroses, pela ajuda com o campo e com os girinos. Enfim, muito obrigada pela parceria “flor de especial”!

Às biólogas que me ajudaram em campo: **Samanta Iop, Tailise M. Dias, Camila Medeiros, Carolina Pietczak, Daiene Hokama e Stephani Demczuk**. Gurias, obrigada pela ajuda, pela disponibilidade para viajar 1500 km até o MS, pela disposição para passar calor e caminhar bastante, e principalmente pela parceria! **Sa**, tua participação aconteceu num momento-chave e tornou aquela etapa bem mais fácil e divertida! Muito obrigada pela amizade e pela diversão!

Aos colegas do Laboratório de Herpetologia: **Rubinho, Paulo, Daniel, Débora, Vine, Sa, Bruno, Victor, Carol, Tailise, Camila, George, Carlos, Leonan, Maurício** e à **nova turma**, que não tive tempo de conviver muito. Obrigada pela amizade e pela convivência agradável e divertida nesses anos. Obrigada pelas conversas científicas e as nem tanto. Aprendi muito com vocês! **Tailise**, obrigada pela dedicação e paciência com minhas orientações e também pelo respeito e confiança na minha contribuição. **Paulo**, obrigada pelas discussões ecológicas e polêmicas e também pela contribuição com esse trabalho. Vocês são ótimos profissionais e eu tenho muito orgulho de ter participado dessa equipe! Vocês são os colegas mais “pra cima” que se pode ter!

Ao **Tio Luis, Tia Suzi e Leandro**, obrigada por proporcionarem toda infraestrutura que precisávamos, incluindo fazenda, casa, carro, mão de obra e ajuda profissional! Obrigada pelos almoços de domingo, pela convivência e pela paciência. Obrigada especialmente pela confiança e pelo respeito ao nosso trabalho.

Ao **Tio Holmes, Tia Vanderlete, Ferdinando e André**, obrigada pela acolhida, pelas caronas de trator, pelas ajudas em campo, pela disponibilidade para nos mostrar a fazenda, e principalmente pelo carinho e disposição infinita em ajudar!

Ao Seu Nildo (**Vuduca**), **Dona Neide, Paulinho, Zé e Marciano**, obrigada por nos mostrarem cada cantinho da fazenda, por confeccionar (e concertar) os puçás e resolver

muitos dos nossos problemas de campo. Aos guris, Paulinho, Zé e Marciano, obrigada por nos guiarem pelas fazendas, pela companhia e diversão nas noites de campo e por ajudar essas biólogas meio malucas que queriam procurar sapos!

Aos meus irmãos **Francis** e **Lipe**. Guris, mais uma vez pude ver que posso contar com vocês! Vocês que aproveitaram as férias para passar calor de dia e caminhar bastante de noite!! Muito obrigada pela parceria e companheirismo!!

Aos meus pais, Seu **Lino** e Dona **Erica**. Nenhuma palavra pode representar a minha gratidão. Vocês sempre foram MUITO parceiros, para toda e qualquer empreitada, seja ela mudança (que não foram poucas!), campo (que foram muitos!) e tantas outras... Obrigada por aqueles passeios nos domingos de tarde da infância, quando a gente saía sem rumo procurando algum mato para explorar. Tenho certeza que eles me ensinaram os valores que contribuíram para as minhas escolhas. Obrigada também pelo apoio nessa etapa: por receber como filhos a minha equipe de campo, pelas inúmeras caronas para campo, por pegar chuva junto com a gente nos açudes, pelas deliciosas recepções pós-campo e por fazerem até o impossível para nos ajudar! Amo vocês!

Le, acho que a parte mais difícil desse trabalho ficou pra ti: conviver comigo durante tantos momentos de angústias e incertezas nesses quatro anos. E mesmo assim você continuou ao meu lado! Obrigada pela (quase) infinita paciência e compreensão nessa nossa vida na estrada MS-RS. Obrigada por trazer paz e me mostrar que não precisa ser tudo tão sério. Obrigada pelo apoio, cuidado, carinho e amor. Te Amo!

Agradeço também àqueles que acompanharam e torceram para que tudo desse certo: vó **Ju**, vó **Telo**, **Nona**, **Jane**, **Nelson**, **Mila**, **Lu** e amigos que não estão listados aqui, mas que estão no meu coração. Posso dizer que essa jornada foi mesmo cheia de incertezas, mas a companhia e ajuda de vocês tornou esse trabalho possível. Um carinhoso “Muito obrigada!!” a todos vocês!!

*Pois a natureza é isso,
sem medo,
nem dó,
nem drama
(Almir Sater)*

RESUMO

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

ESTRUTURA ESPACIAL E TEMPORAL DE TAXOCENOSES DE ANUROS DE UMA ÁREA DE CERRADO, NO CENTRO-OESTE DO BRASIL

AUTORA: FRANCIÉLE PEREIRA MARAGNO

ORIENTADORA: SONIA ZANINI CECHIN; COORIENTADOR: PROF. DR. TIAGO GOMES DOS
SANTOS; COORIENTADORA: PROF^a DRA. CYNTHIA P. ALMEIDA PRADO

Data e Local de Defesa: Santa Maria, 25 de fevereiro de 2013

Investigamos os potenciais fatores estruturadores de taxocenoses de anuros através de três abordagens: i) estruturação espacial de adultos; ii) estruturação espacial de girinos; e iii) estruturação temporal da atividade reprodutiva. A taxocenose de anuros em fase reprodutiva foi composta por 22 espécies que ocorreram em maior frequência que o esperado ao acaso nos ambientes reprodutivos (corpos d'água). Área do corpo d'água, profundidade, porcentagem de margem plana e pH foram os descritores ambientais estruturadores da taxocenose. Adicionalmente, corpos d'água mais próximos foram mais semelhantes quanto à estrutura da taxocenose. Aproximadamente 16% da estrutura da taxocenose foram explicados exclusivamente pelos descritores ambientais, 13% exclusivamente pela distância geográfica, e 3,7% pela interação entre esses. As espécies foram agrupadas em cinco padrões de uso dos corpos d'água, variando de ocorrências pontuais a generalistas. A taxocenose de girinos foi composta por 20 espécies pertencentes a seis guildas ecomorfológicas, sendo a bentônica a mais rica. A coocorrência das espécies foi maior que ao acaso tanto dentro desta guilda, como para toda a taxocenose. Área dos corpos d'água, hidroperíodo e porcentagem de cobertura vegetal da água foram estruturadores da taxocenose em ambas as escalas (espécies e guildas). Considerando as espécies em conjunto, 20% da estrutura da taxocenose foram explicados unicamente pelos descritores ambientais dos corpos d'água, sendo que toda contribuição espacial (3%) foi relacionada às características ambientais. Para guildas, apenas descritores ambientais explicaram a estrutura da taxocenose (11%). Grupos de espécies com uso similar dos corpos d'água foram segregados em função do hidroperíodo dos mesmos. Encontramos partilha temporal da estação reprodutiva entre as espécies, com a indicação de quatro guildas: 1. Atividade de vocalização prolongada ao longo da estação; 2. Mais intensa no início da estação; 3. Mais intensa no final da estação; e 4. Espécies com ocorrências pontuais ao longo da estação chuvosa. Para 44% das espécies e para a abundância total de anuros, encontramos correlações significativas com os fatores meteorológicos. Nosso estudo mostrou que as taxocenoses estão estruturadas espacial e temporalmente, com a atividade reprodutiva das espécies respondendo à variação das condições meteorológicas vigentes. Além disso, sugerimos que a manutenção de corpos d'água que variem num gradiente de descritores ambientais é importante para abranger as diferentes estratégias reprodutivas dos anuros da região.

Palavras-chave: Anfíbios. Comunidades. Modelos nulos. Partilha de variância.

ABSTRACT

Ph.D. Dissertation
Graduate Course in Animal Biodiversity
Universidade Federal de Santa Maria

TEMPORAL AND SPATIAL STRUCTURE OF ANURAN ASSEMBLAGES IN THE CERRADO, CENTRAL-WESTERN BRAZIL

AUTHOR: FRANCIÉLE PEREIRA MARAGNO

ADVISOR: DR. SONIA ZANINI CECHIN; CO-ADVISOR: DR. TIAGO GOMES DOS SANTOS; CO-ADVISOR: DR. CYNTHIA P. ALMEIDA PRADO
Santa Maria, Rio Grande do Sul state, Brazil, 25 February 2013

We investigated the potential factors structuring anuran assemblages using three approaches: i) spatial structure of adult anurans; ii) spatial structure of tadpole assemblages, and iii) temporal structure of reproductive activity. The assemblage of adult anurans was composed by 22 species which co-occurred more frequently than expected by chance at the breeding sites (ponds). Pond area, depth, percentage of flat margin, and pH were the environmental descriptors structuring the assemblage. Additionally, closer ponds were more similar regarding assemblage structure. About 16% of the assemblage structure was explained exclusively by environmental descriptors, 13% exclusively by geographic distance, and 3.7% by the interaction between them. Five species groups were found regarding patterns of pond use, ranging from occasional occurrences to generalists. The tadpole assemblage comprised of 20 species belonging to six ecomorphological guilds, being the benthic the richest guild. We found a positive co-occurrence between species both within that guild and for all species together. Pond area, hydroperiod, and percentage of water covered by vegetation were the main descriptors structuring the assemblages for both scales (species and guilds). Considering species together, 20% of the assemblage structure was explained exclusively by pond environmental descriptors, and spatial influence (3%) was related to those descriptors. For guilds, only environmental descriptors explained the assemblage structure (11%). Groups of similar pond use pattern were segregated by hydroperiod. We detected partitioning among species during the reproductive season, with four guilds regarding temporal pattern: 1. Prolonged calling activity throughout the season; 2. More intense activity at the beginning of the season; 3. More intense at the end, and 4. Occasional occurrences. We found positive correlation of climatic variables with 44% of the species and total abundance of anurans. Our study showed that the assemblages were structured in space and time, with the reproductive activity of the species responding to the local climatic variation. Moreover, we suggest that the maintenance of ponds, which vary in a gradient regarding environmental descriptors, is important to maintain the distinct anuran strategies in this region.

Key-words: Amphibians, Community, Null models, Variation partitioning.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1 – What matters in an anuran assemblage from the Brazilian Cerrado? The roles of environmental and spatial descriptors

- Figura 1 – Location of the study area showing the 37 ponds sampled..... 46
- Figura 2 – Ordination considering the variation in the structure of the anuran assemblage....47
- Figura 3 – Clusters for pond use in an anuran assemblage.....48

ARTIGO 2 – Estrutura espacial de taxocenoses de girinos de uma área de Cerrado, Brasil: uma abordagem por espécies e guildas ecomorfológicas

- Figura 1 – Localização da área do estudo indicando as 35 poças amostradas.....71
- Figura 2 – Ordenação da estrutura da taxocenose de girinos relacionada aos descritores ambientais significativos no modelo.....72
- Figura 3 – Similaridade entre as espécies quanto ao uso das poças.....73

ARTIGO 3 – Partilha temporal da estação reprodutiva em uma taxocenose de anuros de uma área de Cerrado, Brasil

- Figura 1 – Distribuição da precipitação ao longo dos dois ciclos anuais analisados.....95
- Figura 2 – Porcentagem mensal de abundância de machos em atividade de vocalização.....96
- Figura 3 – Similaridade entre as espécies quanto ao padrão temporal de atividade de vocalização.....97

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1 – What matters in an anuran assemblage from the Brazilian Cerrado? The roles of environmental and spatial descriptors

Tabela 1 – Abundance and percentage of occurrence of anuran.....	44
Tabela 2 – Environmental and spatial descriptors retained by the forward selection.....	45
Tabela 3 – Summary of the results of the redundancy analysis.....	45
Tabela 4 – Canonical coefficients generated by the redundancy analysis.....	45

ARTIGO 2 – Estrutura espacial de taxocenoses de girinos de uma área de Cerrado, Brasil: uma abordagem por espécies e guildas ecomorfológicas

Tabela 1 – Composição taxonômica, porcentagem de abundância, de ocorrência e guildas ecomorfológicas de girinos nas 35 poças amostradas.....	69
Tabela 2 – Descritores ambientais e espaciais retidos pela seleção prévia de variáveis.....	70
Tabela 3 – Resumo das análises de redundância relacionando a estrutura da taxocenose de girinos com os descritores ambientais e espaciais.....	70
Tabela 4 – Coeficientes canônicos gerados pela análise de redundância para os descritores ambientais importantes para o modelo.....	70

ARTIGO 3 – Partilha temporal da estação reprodutiva em uma taxocenose de anuros de uma área de Cerrado, Brasil

Tabela 1 – Composição taxonômica e abundância de anuros em atividade de vocalização em cada estação chuvosa avaliada.....	93
Tabela 2 – Resumo dos resultados da regressão linear múltipla entre a abundância de machos em atividade de vocalização e temperatura e umidade relativa do ar.....	94

LISTA DE APÊNDICES E ANEXOS

Apêndice A – Resumo dos descritores ambientais dos 37 corpos d’água onde a taxocenose de anuros adultos foi amostrada.....	105
Apêndice B – Posição geográfica dos 37 corpos d’água onde a taxocenose de anuros adultos foi amostrada.....	107
Apêndice C – Resumo dos descritores ambientais das 35 poças onde a taxocenose de girinos foi amostrada.....	109
Apêndice D – Posição geográfica das 35 poças onde a taxocenose de girinos foi amostrada.....	111
Anexo A – Fotos de algumas espécies de anuros observadas no estudo.....	113
Anexo B – Fotos de alguns corpos d’água utilizados para a amostragem da taxocenose de anuros adultos.....	114
Anexo C – Fotos de algumas poças utilizadas para amostragem da taxocenose de girinos.....	115

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	15
REFERÊNCIAS.....	19
ARTIGO 1. What matters in an anuran assemblage from the Brazilian Cerrado? The roles of environmental and spatial descriptors	
Abstract.....	25
Introduction.....	26
Methods.....	27
Results.....	31
Discussion.....	33
Acknowledgements.....	37
Literature cited.....	37
Tables and figures.....	44
ARTIGO 2. Estrutura espacial de taxocenoses de girinos de uma área de Cerrado, Brasil: uma abordagem por espécies e guildas ecomorfológicas	
Resumo.....	49
Abstract.....	50
Introdução.....	51
Métodos.....	52
Resultados.....	56
Discussão.....	58
Agradecimentos.....	62
Referências.....	62
Tabelas e figuras.....	69
ARTIGO 3. Partilha temporal da estação reprodutiva em uma taxocenose de anuros de uma área de Cerrado, Brasil	
Resumo.....	75
Abstract.....	76
Introdução.....	77
Métodos.....	79
Resultados.....	81
Discussão.....	83
Agradecimentos.....	87
Referências.....	87
Tabelas e figuras.....	93
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	99
REFERÊNCIAS.....	101
CONCLUSÕES.....	103
APÊNCIES E ANEXOS.....	105

INTRODUÇÃO

Desde Aristóteles, pioneiro na classificação de diferentes grupos animais, que tentamos efetivamente ordenar os organismos na natureza (ABREU, 1994). Esse anseio se tornou mais complexo com o tempo, e passamos a nos perguntar que fatores explicam a presença de grupos de espécies em determinados ambientes. Explorando as interações inter e intraespecífica e a relação das espécies com o meio, foram instituídos os conceitos de nicho ecológico multidimensional (HUTCHINSON, 1957), partilha de recursos (SCHOENER, 1974) e teorias relacionadas à colonização dos ambientes (MACARTHUR & WILSON, 1967), sendo a organização das comunidades, muitas vezes, atribuída principalmente a esses processos (e. g. BUCKLEY & JETZ, 2010; CRUMP, 1982; HINOJOSA-GARRO et al., 2010; PIANKA, 1973).

Recentemente, a importância desses processos na organização das comunidades foi questionada, de forma que a estrutura das comunidades seria o reflexo dos processos de colonização, migração e extinção ocorridos aleatoriamente ao longo do tempo (HUBBELL, 2001). Possivelmente, uma explicação mais próxima à realidade seja aquela que pondere ambos os processos estocásticos e determinísticos (TILMAN, 2004), mas o debate acerca dessas questões motivou um grande número de estudos interessados nos processos espaciais que regulam as comunidades (BRIND'AMOUR et al., 2011; HÁJEK et al., 2011; SMITH & LUNDHOLM, 2010).

A interação entre a composição de espécies e a abundância de indivíduos em determinado hábitat corresponde à estrutura de uma taxocenose (BEGON & TOWNSEND, 2006). Para muitos organismos, essa estrutura não parece diferir do esperado ao acaso, no entanto, para outros, um padrão de estrutura pode ser identificado (BOTH et al., 2011; GOTELLI & MCCABE, 2002; HEINO, 2009). Estudos que abordam a estrutura das taxocenoses nos permitem identificar padrões de respostas de um conjunto de espécies, complementando os resultados obtidos a partir de estudos de populações (PRADO & UETANABARO, 2000; PRADO et al., 2005; RODRIGUES et al., 2003).

As taxocenoses de anuros possuem organização complexa, uma vez que a maioria desses animais precisa retornar à água para reprodução e desenvolvimento larval (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Nesse sentido, tanto fatores que influenciam a fase terrícola (e. g. condições climáticas, disponibilidade de abrigo, de alimento e sítios reprodutivos), como fatores que influenciam a fase aquática (e. g. condições físico-químicas da água e

presença de predadores) atuam em conjunto na regulação dos padrões observados nas taxocenoses (WELLS, 2007). Um modo de melhor identificarmos e compreendermos os fatores reguladores das taxocenoses de anuros é através da delimitação de uma escala de observação.

Em uma escala regional, a atividade reprodutiva dos anuros é regulada por fatores meteorológicos como temperatura, precipitação e fotoperíodo, principalmente por estarem relacionados com as tolerâncias fisiológicas dos indivíduos e com a disponibilidade de ambientes reprodutivos (DUELLMAN & TRUEB, 1994; WELLS, 2007). Sendo assim, onde há pouca variação desses fatores ao longo do ano, como observado em regiões tropicais, as espécies podem ser observadas em atividade reprodutiva prolongada ou contínua (e. g. TOWNSEND & STEWART, 1994). Por outro lado, em regiões de clima subtropical onde a precipitação é constante, a atividade reprodutiva das espécies pode ser observada principalmente nos meses de maior temperatura e fotoperíodo (e. g. BOTH et al., 2008). E ainda, em regiões de evidente sazonalidade das chuvas, a atividade reprodutiva das espécies está concentrada principalmente na estação chuvosa (e. g. KOPP et al., 2010; PRADO et al., 2005). Nas regiões de clima sazonal, a partilha temporal da estação reprodutiva pode ser uma forma de minimizar a competição e favorecer o sucesso reprodutivo e de desenvolvimento larval das espécies (WELLS, 2007). Adicionalmente, variações meteorológicas durante a estação reprodutiva, como picos de precipitação e flutuações da temperatura e umidade do ar, podem ser os reguladores mais sutis da atividade das espécies (e. g. SAENZ et al., 2006; VAN SLUYS et al., 2012).

Em uma dada região, a presença dos anfíbios nos ambientes reprodutivos pode ser influenciada pelo arranjo espacial desses ambientes. O componente espacial pode afetar as taxocenoses de anuros diretamente por facilitar a migração entre ambientes reprodutivos próximos ou influenciar a ocupação de novos ambientes reprodutivos próximos aos já colonizados (FICETOLA & DE BERNARDI, 2004; LEHTINEN & GALATOWITSCH 2001). O arranjo espacial pode ainda influenciar indiretamente as taxocenoses se proporcionar que ambientes próximos sejam mais similares estruturalmente (e. g. composição da vegetação, características físico-químicas da água) (PARIS, 2004). Nesse sentido, a distância entre os ambientes reprodutivos, as características da matriz e as limitações de deslocamento dos indivíduos podem influenciar a dinâmica espacial das taxocenoses, sendo que identificar a forma de contribuição do componente espacial para a estrutura das taxocenoses nos permite

compreender se as populações estão isoladas ou interligadas em um arranjo de metapopulações (BECKER et al., 2009; SEMLITSCH, 2008; SMITH & GREEN, 2005).

Para anuros com reprodução em corpos d'água lênticos, as características estruturais dos corpos d'água influenciam a estruturas das taxocenoses tanto na fase reprodutiva, quanto na fase larval. Área, hidroperíodo, características da vegetação das margens e interior dos corpos d'água e características físico-químicas da água são alguns dos principais descritores ambientais que influenciam a presença e abundância dos anuros (FICETOLA & DE BERNARDI, 2004; PARIS, 2004; SANTOS et al., 2012). Dessa forma, as espécies podem se distribuir num gradiente de ocupação dos ambientes reprodutivos de acordo com suas estratégias e modos reprodutivos (CRUMP, 1982; ETEROVICK & SAZIMA, 2000; PRADO et al., 2005). O período de maior intensidade e a duração da atividade reprodutiva, as características da desova e os ambientes reprodutivos escolhidos para reprodução são alguns fatores relacionados com as estratégias reprodutivas dos anuros (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Para girinos, a mobilidade, taxa de crescimento, tempo de desenvolvimento larval e o micro-hábitat ocupado são alguns dos fatores associados com a estratégia de desenvolvimento larval (RICHARDSON, 2002).

Considerando a rede complexa de interações que regula a estrutura das taxocenoses de anuros, analisar grupos de espécies compostos com base na partilha recurso, ou guildas ecológicas, pode favorecer a visualização de padrões por considerar grupos mais homogêneos quanto ao uso dos recursos (SIMBERLOFF & DAYAN, 1991). Para girinos, a abordagem de guildas ecomorfológicas é frequentemente utilizada. Nesse caso, as guildas são definidas considerando adaptações morfológicas aliadas a características como tipo de ambiente de desenvolvimento, hábito alimentar e posição na coluna d'água (MCDIARMID & ALTIG, 1999). No entanto, muitas vezes não somos capazes de definir as guildas ecológicas *a priori*, de forma que grupos de espécies com padrões similares de ocupação dos ambientes reprodutivos, ou do período reprodutivo, podem emergir após uma investigação dos padrões apresentados pela taxocenose.

O Brasil é o país de maior riqueza de anfíbios, abrangendo uma grande diversidade de modos e estratégias reprodutivas adaptadas aos diferentes tipos de habitats e regimes climáticos (HADDAD & PRADO, 2005; SEGALLA et al., 2012). Aproximadamente 23% das espécies de anuros brasileiros são encontrados no Cerrado, sendo que desses, 70% possuem distribuição restrita a esse grande domínio fitogeográfico (SEGALLA et al., 2012; VALDUJO et al., 2012). A distribuição das espécies de anuros ao longo do Cerrado é

altamente estruturada espacialmente de forma que há influência de cada fitofisionomia adjacente na composição das espécies (VALDUJO et al., 2012). No Mato Grosso do Sul, mais de 60% do território está incluído no Domínio do Cerrado (IBGE, 2004) que está representado pelas florestas estacionais, as quais funcionam como um elo entre o Chaco, a Mata Atlântica e a Floresta Meridional (RIZZINI, 1979; VELOSO et al., 1991).

O conhecimento sobre a anurofauna do Cerrado vem crescendo, com estudos desenvolvidos em diferentes regiões (ETEROVICK & SAZIMA, 2000; KOPP et al., 2010; SANTOS et al., 2012, VALDUJO et al., 2012). No entanto, para a região Centro-Oeste do Brasil, os estudos ainda são recentes, sendo que para o Mato Grosso do Sul, muitos apresentam apenas listas de espécies (e.g. GORDO & CAMPOS, 2003, 2005; SOUZA et al., 2010), com a maioria desenvolvida no Pantanal (e.g. PIATTI et al., 2010; PRADO & UETANABARO, 2000; PRADO et al., 2005) e Serra da Bodoquena (e.g. MARAGNO & SOUZA, 2011; RODRIGUES et al., 2003). Os referidos estudos abordam principalmente características reprodutivas e de história natural de populações de anfíbios, sendo que até o momento, os fatores estruturadores das taxocenose de anuros não foram investigados. Estudos com esta abordagem identificam padrões de resposta de um grupo de espécies às mudanças ambientais e podem contribuir para o desenvolvimento de estratégias de conservação. No presente estudo, utilizamos três abordagens para identificar o padrão de estrutura e os potenciais fatores estruturadores de uma taxocenose de anuros em área de Cerrado, no Mato Grosso do Sul. Assim, a tese está organizada em três capítulos, que correspondem a três artigos científicos:

Artigo 1: Testamos se o uso dos ambientes reprodutivos difere do esperado ao acaso, identificando a contribuição dos descritores ambientais e espaciais na estruturação da taxocenose de anuros em fase reprodutiva. Esse capítulo está redigido em inglês uma vez que está submetido para publicação em periódico científico internacional.

Artigo 2: Testamos se a presença dos girinos de diferentes espécies nos ambientes reprodutivos difere do esperado ao acaso, identificando a contribuição dos descritores ambientais e espaciais na estruturação da taxocenose. Essa abordagem foi utilizada para todas as espécies em conjunto e para espécies categorizadas por guildas ecomorfológicas. Este artigo está de acordo com as normas do periódico a que será submetido.

Artigo 3: Testamos a ocorrência de partilha temporal da estação reprodutiva entre as espécies de anuros e a influência de fatores meteorológicos sobre o padrão de atividade de vocalização. Este artigo está de acordo com as normas do periódico a que será submetido.

REFERÊNCIAS

- ABREU, Y. S. O método de Aristóteles para o estudo dos seres vivos. **Revista Brasileira da História da Ciência**, n. 11, p. 35-40, 1994.
- BECKER, C. G.; FONSECA, C. R.; HADDAD, C. F. B.; PRADO, P. I. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. **Conservation Biology**, v.24, p. 287–294, 2009.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. 4th ed. Blackwell Publishing, Malden/Oxford/Victoria, 2006.
- BOTH, C.; KAEFER, I. L.; SANTOS, T. G.; CECHIN, S. Z. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. **Journal of Natural History**, v. 42, p. 205-222, 2008.
- BOTH, C. S.; MELO, A. S.; CECHIN, S. Z.; HARTZ, S. M. Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter? **Acta Oecologica**, v. 37, p. 140–145, 2011.
- BRIND'AMOUR, A.; BOISCLAIR, D.; DRAY, E.; LEGENDRE, P. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. **Ecological Applications**, v. 21, p. 363-377, 2011.
- BUCKLEY, L. B.; JETZ, W. Lizard community structure along environmental gradients. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, p. 358–365, 2010.
- CRUMP, M. Amphibian reproductive ecology on the community level. In: SCOTT, N. J. (Ed.). **Herpetological community**. Wild life research 13. Fish and Wild life Service, Washington, 1982. p.21-36.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. Johns Hopkins University, Baltimore. 1994.
- ETEROVICK, P. C.; SAZIMA, I. Structure of anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. **Amphibia-Reptilia**, v. 21, p. 439-461, 2000.

FICETOLA, G. F.; DE BERNARDI, F. Amphibians in a human-dominated landscape: the community structure is related to habitat features and isolation. **Biological Conservation**, v. 119, p. 219–230, 2004.

GORDO, M.; CAMPOS, Z. **Listagem dos Anuros da Estação Ecológica Nhumirim e Arredores, Pantanal Sul**. Embrapa: Documentos 58. Corumbá, MS, 2003.

GORDO, M.; CAMPOS, Z. **Anuros das Serras de Entorno do Pantanal Sul**. Embrapa: Documentos 78. Corumbá, MS, 2005.

GOTELLI, N. J.; MCCABE, D. J. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. **Ecology**, v. 83, p. 2091–2096, 2002.

HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Bioscience**, v. 55, p. 207-217, 2005.

HÁJEK, M.; ROLECEK, J.; COTTENIE, K.; KINTROVÁ, K.; HORSÁK, M.; POULÍCKOVÁ, A.; HÁJKOVÁ, P.; FRÁNKOVÁ, M.; DÍTÉ, D. Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. **Journal of Biogeography**, v. 38, p. 1683–1693, 2011.

HEINO, J. Species co-occurrence, nestedness and guild–environment relationships in stream macroinvertebrates. **Freshwater Biology**, v. 54, p. 1947–1959, 2009.

HINOJOSA-GARRO, D.; MASON, C. F.; UNDERWOOD, G. J. C. Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. **Fundamental and Applied Limnology**, v. 177, p.19-37, 2010.

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

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology** v. 22, n.2, p. 415–427, 1957.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). *Mapa de Biomas do Brasil – Primeira aproximação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Brasil, 2004.

KOPP, K.; SIGNORELLI, L.; BASTOS, R. P. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, estado de Goiás, Brasil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 100, p. 192-200, 2010.

LEHTINEN, R. M.; GALATOWITSCH, S. M. Colonization of restored wetlands by amphibians in Minnesota. **The American Midland Naturalist**, v. 145, p. 388-396, 2001.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, 1967.

MARAGNO, F. P.; SOUZA, F. L. Diet of *Rhinella scitula* (Anura, Bufonidae) in the Cerrado, Brazil: the importance of seasons and body size. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 82, p. 879-886, 2011.

MCDIARMID, R. W.; ALTIG, R. **Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae**. The University of Chicago Press, Chicago/London, 1999.

PARRIS, K. M. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. **Ecography**, v. 17, p. 391-400, 2004.

PIANKA, E. R. The structure of lizard communities. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v. 4, p. 53-74, 1973.

PIATTI, L.; SOUZA, S. L.; FILHO, P. L. Anuran assemblage in a rice field agroecosystem in the Pantanal of central Brazil. **Journal of Natural History**, v. 44, p. 1215-1224, 2010.

PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M. Reproductive biology of *Lysapsus limellus* Cope, 1861 (Anura, Pseudidae) in the Pantanal, Brazil. **Zoocriaderos**, v. 3, n. 1, p. 15-30, 2000.

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

RICHARDSON, J. M. L. A comparative study of phenotypic traits related to resource utilization in anuran communities. **Evolutionary Ecology**, v. 16, p. 10-122, 2002.

RIZZINI, C. T. **Tratado de fitogeografia do Brasil**. v.2. Aspectos ecológicos. Hucitec/Edusp, São Paulo, 1979.

RODRIGUES, D. J.; LOPES, F. S.; UETANABARO, M. Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 93, n. 4, p. 365-371, 2003.

SAENZ, D.; FITZGERALD, L. A.; BAUM, K. A.; CONNER, R. N. Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature, and season. **Herpetological Monographs**, v. 20, p. 64-82, 2006.

SANTOS, T. G.; VASCONCELOS, T. S.; HADDAD, C. F. B. The role of environmental heterogeneity in maintenance of anuran amphibian diversity of the Brazilian mesophytic semideciduous forest. In: NAGESWARA-RAO, P. S.; SONEJI, J. R. (Org.). **Tropical Forests**. InTech - Open Access Publisher <http://www.intechweb.org>, 2012. p. 119-138.

SCHOENER, T. W. Resource partitioning in ecological communities. **Science** v. 185, p. 27-39, 1974.

SEGALLA, M. V.; CARAMASCHI, U.; CRUZ, C. A. G.; GARCIA, P. C. A.; GRANT, T.; HADDAD, C. F. B.; LANGONE, J. **Brazilian amphibians – List of species**. Disponível em: <http://www.sbherpetologia.org.br>. Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2012.

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

SIMBERLOFF, D.; DAYAN, T. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 22, p. 115–143, 1991.

SMITH, M. A.; GREEN, D. V. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? **Ecography**, v. 28, p. 110-128, 2005.

SMITH, T. W.; LUNDHOLM, J. T. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral process. **Ecology**, v. 33, p. 648-655, 2010.

SOUZA, F. L.; UETANABARO, M.; FILHO, P. L.; PIATTI, L.; PRADO, C. P. A. Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. **Check List**, v. 6, n. 3, p. 470-475, 2010.

TILMAN, D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, p. 10854-10861, 2004.

TOWNSEND, D. S.; STEWART, M. M. Reproductive ecology of the Puerto Rican frog *Eleutherodactylus coqui*. **Journal of Herpetology**, v. 28, p. 34-40, 1994.

VALDUJO, P. H.; SILVANO, D. L.; COLLI, G.; MARTINS, M. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a neotropical hotspot. **South American Journal of Herpetology**, v. 7, p. 63-78, 2012.

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, p. 41-46, 2012.

VELOSO, H. P.; RANGEL, A. L. R.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, IBGE, 1991.

WELLS, K. D. **The ecology and behavior of amphibians**. The University of Chicago Press, Chicago, 2007.

WHAT MATTERS IN AN ANURAN ASSEMBLAGE FROM THE BRAZILIAN CERRADO? THE ROLE OF ENVIRONMENTAL AND SPATIAL DESCRIPTORS

Abstract. The structure of anuran assemblages may be influenced by the use of breeding sites. Since anurans are highly dependent on habitat characteristics and that dispersal limitation affects their distribution, we tested the hypothesis that: (i) the structure of the anuran assemblage differs from that expected by chance; (ii) environmental and spatial descriptors determine the pattern of habitat use; and that (iii) groups of species with similar habitat requirements can be recognized. We monitored the calling activity of anurans in 37 ponds in a disturbed Cerrado area, Brazil. We found 22 species that co-occurred more frequently than expected by chance. Pond area, depth, percentage of flat margin and pH were correlated with assemblage structure. The shortest distances between ponds were the most important spatial descriptors. About 16% of the assemblage structure was explained exclusively by environmental descriptors, 13% by geographic distance, and 3.7% by the interaction between both. Five groups could be recognized according to patterns of pond use, ranging from occasional occurrence to generalists. Our results showed that the main factors structuring this assemblage were environmental traits related to seasonal environments and spatial processes at a small scale. Actions for anurans' conservation should include the protection of heterogeneous ponds, including the small and shallow ones, often neglected by the Brazilian environmental legislation.

Key-words: amphibians, community, geographic distance, heterogeneity, null models, variance partitioning

INTRODUCTION

Biological communities can be structured according to resource partitioning among species, mainly on temporal, spatial and diet axes, as a way to avoid competition (Schoener 1974). However, species also differ in terms of tolerance and sensitivity to environmental variables and are distributed in the environment according to their attributes (e.g. Brind'amour *et al.* 2011, Hinojosa-Garro *et al.* 2010). For anurans, the structuring of assemblages occurs mainly as a function of the use of breeding environments (Crump 1982, Heyer *et al.* 1975), and, for pond breeding species, characteristics of ponds can be important environmental filters for the species during the reproductive season. Size, depth, hydroperiod, vegetation structure on the margins and in ponds, as well as the availability of different types of margins, have been pointed as the major environmental descriptors related to the presence and abundance of anurans (Landi *et al.* 2010, Urbina-Cardona *et al.* 2006).

However, Hubbell's Neutral Theory (Hubbell 2001) has questioned community structuring as a result of resource partitioning. This theory proposes that all individuals are equally likely to colonize new environments, thus, differences between communities are possibly generated by stochastic events over time on individuals that are able to move to certain habitats and reproduce (Hubbell 2001). In fact, for some plants and ectothermic animals, patterns of co-occurrence in communities do not seem to have any structure associated with interaction between species (Gotelli & McCabe 2002). Thus, the Neutral Theory ascribes the structure of communities to dispersal and migration of individuals. Therefore, the debate about this theory emphasizes the importance of spatial contamination in structuring biological communities.

As a general rule, proximity between environments contributes to greater similarity between communities (MacArthur & Wilson 1967). However, the effects of geographic distance may vary between organisms with different dispersal abilities (Hájek *et al.* 2011). For anurans, spatial dynamics is subject to the distance between breeding environments, the characteristics of the matrix that surrounds these environments and the limitations on the movement of individuals (Becker *et al.* 2009, Marsh *et al.* 1999, Silva & Rossa-Feres 2011). Moreover, the permeability of the matrix may have a differential effect on each species (Ficetola & Di Bernardi 2004, Semlitsch 2008). These associated factors may keep the populations isolated, or connected in a metapopulation arrangement, thus, the scale of

observation is key to understanding the dynamics of anuran communities (Hartel *et al.*, 2011, Smith & Green 2005).

The stochastic niche theory proposes that species able to colonize a habitat will successfully become established if they grow and reproduce using the available environmental resources (Tilman 2004). Accordingly, habitat characteristics may influence amphibian species in different ways (Hermann *et al.* 2005, Knutson *et al.* 2004). In the Neotropical region, anurans found in open phytophysionomies, such as the Pampas, Pantanal and Cerrado, are recognized as generalists regarding habitat use, since they can be found both in open areas (natural and disturbed), and in environments with a heterogeneous vegetation (Brasileiro *et al.* 2005, Prado *et al.* 2005). However, even among generalist species, groups of species using similar breeding environments can be recognized, independent or slightly dependent on their phylogenetic relationships (Eterovick *et al.* 2010, Silva *et al.* 2012).

The presence of amphibians in the environment is also related to anthropogenic changes, and declining populations of several species have been recorded in Brazil, associated with habitat destruction and alteration (Eterovick *et al.* 2005). The Brazilian Cerrado is considered one of the biodiversity hot spots on the planet (Myers *et al.* 2005), but has been suffering increasing conversion of natural landscapes into exotic pasture or plantations, remaining less than 30% of its original vegetation cover (Machado *et al.* 2004). Knowledge about the anurans of the Cerrado has been growing, with studies conducted in different regions (Valdujo *et al.* 2012). Considering that amphibians are highly dependent on habitat characteristics due to their physiology and reproductive traits, and that spatial distance can limit their movement between breeding sites due to locomotion constraint, herein we tested the following hypotheses: i) that the co-occurrence of species of anurans in ponds is different from that expected by chance; ii) that environmental and spatial descriptors are determinants of pond use patterns; and iii) that groups of species that use similar ponds can be recognized.

METHODS

Study site

The study was conducted in the municipality of Nioaque, state of Mato Grosso do Sul, central-western Brazil (Figure 1). The region is in the Cerrado Domain, with vegetation consisting of seasonal semideciduous forest (Veloso *et al.* 1991). In this region, the seasonal forests have phytogeographic relationships with the Chaco, the Amazon forest, the Atlantic

forest, and the Southern forests, functioning as a link among these formations (Pott & Pott 2003, Rizzini 1979). The climate is tropical with dry winter (Aw), with two distinct seasons: dry (April to September) and rainy (October to March) (Kottek *et al.* 2006). The historical mean monthly rainfall (1969-2006) for the municipality of Nioaque varies from 28 to 96 mm³ in the dry season and 108 to 155 mm³ in the rainy season. The lowest temperatures occur from May to September, with mean monthly values of 13 to 18°C and, in the warmer months, the temperature can reach values close to 40°C (Embrapa 2012).

Surveys was conducted in two farms intended for cattle ranching (21°09'56.4" S, 56°10'18.9" W and 21°08'37.3" S, 56°10'14.6" W). In these farms, exotic grass (*Brachiaria* sp.) has replaced part of the original vegetation, but scattered trees and native forest fragments have been maintained. Thirty-seven ponds were sampled monthly during the rainy season, between October 2009 and March 2010. This season is the period of most intense reproductive activity encompassing most species of anurans in climates with pronounced seasonality (Kopp & Eterovick 2006, Prado *et al.* 2005).

Data collection

Surveys began at dusk, around 19h00, and continued until the calling activity of the individuals decreased considerably, by around midnight. To estimate the abundance of species, the same observer walked along the margins of ponds recording the number of calling males. The time spent at each pond varied according to its size and complexity (*sensu* Scott & Woodward 1994) and about five ponds were observed per night. We changed the order of sampling of the ponds each month to minimize the interference of the observation time on the activity pattern. We measured pH, temperature and dissolved oxygen of water during the samplings.

We analyzed the structural complexity of the ponds at the peak of the rainy season (January 2010) based on the following general characteristics: pond hydroperiod, which were classified as permanent, semipermanent (containing water during most of the year), or temporary (formed during the rainy season, but with water until the end of the season); water exchange (still or constant exchange); area (based on the ellipse formula); maximum depth; predominant floristic constitution of the matrix (pasture, marsh or forest), and margin slope (flat, intermediate (~ 45°) and steep (~ 90°)). We considered margins, the portion surrounding the ponds to about 1 m away from the edge of the water.

Regarding the margin vegetation, the following parameters were visually estimated: number of margin types (dry soil with vegetation, dry soil without vegetation, moist soil with vegetation and moist soil without vegetation); percentage of vegetation cover; number of vegetation strata (based on height): creeping-herbaceous (up to 30 cm), herbaceous-shrubs (31 to 70 cm), shrubs (71 cm to 1.5 m), and trees (> 1.5 m); and the percentage of margin covered by each vegetation stratum. Regarding vegetation in the water, the following was recorded: percentage of vegetation cover; number of vegetation strata (based on height): flat vegetation; up to 30 cm; from 31 to 70 cm; from 71 cm to 1.5 m, and > 1.5 m; and percentage of water covered by each vegetation stratum.

After the analysis of the structural complexity of ponds, we found that most ponds were permanent (73%), and 54% of the ponds had margins with 95% or more of vegetation cover, 60% or more of flat margins and a maximum of 50% vegetation cover over the water surface. The area of the ponds ranged from 35.3 m² to 4233 m² and the depth from 30 cm to approximately 2 m. The pH ranged from 5.4 to 7.7 (Appendix A).

Data analyses

We used null models to test whether the co-occurrence of species in ponds differed from that expected by chance (Gotelli & Graves 1996). A null model randomly generates communities, based on a real community, producing a distribution pattern expected in the absence of ecological processes. Then, the two matrices can be compared statistically (Gotelli 1996). We used the null model SIM2, with 5000 simulations by sequential substitution and the degenerate matrices were retained (Gotelli & Entsminger 2009). This model keeps the number of occurrences of each species fixed (fixed lines) and assumes that species colonize the sites independently and all ponds have the same chances of colonization (equiprobable columns) (Gotelli & Entsminger 2009). We used the C-score index (Stone & Roberts 1990), which considers the mean checkerboard units between all pairs of species. In a community structured by competition, the index must be greater than that expected by chance. The analysis was performed with Ecosim 7.72 (Gotelli & Entsminger 2009).

To test the influence of environmental and spatial descriptors on the pattern of species distribution, we used a Redundancy Analysis (RDA) (Rao 1964). The RDA is a method that simultaneously combines linear multiple regression for all species with a principal component analysis. The model seeks a series of linear combinations of the explanatory variables that best explains the variation in the response matrix (species abundance) and each explanatory

variable axis is orthogonal (Borcard *et al.* 2011). We used the RDA to correlate three data matrices: abundance of anurans, environmental heterogeneity, and spatial distance between ponds.

We constructed the matrix of species abundance using the greatest number of individuals recorded in calling activity in each pond, considering the whole sample period. These values are considered a measure of the relative abundance of species. For the RDA, we transformed the abundance values in such a way that the analysis was able to employ the Hellinger distance during the ordination (Legendre & Gallagher 2001). To compose the matrix of environmental heterogeneity, we transformed the percentage values into their arcsine and the other quantitative values into square root. Then, all quantitative attributes were standardized by standard deviation (Legendre & Legendre 1998).

We used the principal coordinates of neighbour matrices (PCNM) to represent the spatial distance between the ponds (Borcard & Legendre 2002; Borcard *et al.* 2004). The method obtains spatial descriptors through the decomposition of a truncated matrix of geographical distance between sites (samples). The truncation value must be as small as possible and is obtained in such a way that all points are connected at distances smaller than or equal to the truncation distance. The eigenvectors were generated from that distance in a descending manner. Thus, the first axes represent the largest distances between the samples and the last axes, the shortest distances. The eigenvectors are orthogonal and can be used as space descriptors (Borcard *et al.* 2011). For this study, we generated the axes of PCNM with six extra samples to refine the scale of analysis (i.e. shorten the truncation distance). The analysis returned 27 positive axes and the resulting truncation distance was 1125 m. The extra points were then removed (Borcard *et al.* 2004). Geographical positions of the ponds are in Appendix B.

As part of the spatial modeling, we tested the presence of a linear trend in the response matrix (abundance of anurans) through an RDA between this matrix and the geographic coordinates (latitude and longitude). Thus, we tested the existence of a greater spatial influence than the spatial scale represented by the samples (ponds). If present, the linear trend must be removed since this broader spatial effect is not considered in the analysis (Borcard *et al.* 2011). We found a significant linear effect ($F = 2302$, $p = 0.01$; $R^2_{\text{adjusted}} = 0.067$). Thus, the abundance matrix was detrended using residuals from the RDA such as the response matrix.

Variance partitioning allows to identify the contribution of the pure environmental component (heterogeneity), pure spatial component (geographical distance), and the component formed by the interaction between environment and space explaining assemblage structure (Borcard *et al.* 1992). However, this approach is only necessary if the environmental descriptors are spatially explained (Peres-Neto & Legendre 2010). To evaluate this relationship, we performed a Mantel test between the matrix of geographical distance between ponds (in km) and the similarity matrix of environmental descriptors (generated from the Euclidean distance). The result was significant ($r = 0.027$, $p = 0.05$) and variance partitioning is indicated in this case (Peres-Neto & Legendre 2010).

Prior to the RDA, we evaluated the spatial and environmental descriptors regarding their significance for the model. To avoid multicollinearity, we conducted a global RDA (i.e. with all environmental descriptors) to observe the variance inflation factors (VIFs). High values (> 20) or equal to zero indicate strong collinearity and thus increase the chance of type I error (Borcard *et al.* 2011). We included descriptors with VIFs < 20 in the forward selection. The spatial descriptors are already orthogonal and thus we conducted the forward selection with the 27 axes generated by the PCNM. Descriptors with $p < 0.05$ were included in the model. Then, we performed analyzes of partial redundancies (with the environmental and spatial components) and variance partitioning. We conducted these analyzes in the program R (R Development Core Team 2011).

Finally, to test for the existence of groups of species that use the ponds in a similar way, we used a profile similarity analysis (SIMPROF) (Clarke & Gorley 2006). This is a cluster analysis that uses permutations to identify groups of samples not defined *a priori*. A significance test is performed for each point of bifurcation of the dendrogram and the result is displayed in the figure so that the dotted lines represent groups formed at random and completed lines represent genuine/true groups (Clarke & Gorley 2006). The test is applied to the values of abundance and the Bray-Curtis similarity index is used (Clarke & Gorley 2006). We performed the analysis in the program Primer-E 6.0 (Clarke & Gorley 2006).

RESULTS

During the rainy season of 2009/2010, we registered 22 species of frogs in calling activity in the 37 ponds sampled at the study area. The hylids *Dendropsophus nanus* and *Hypsiboas raniceps* were the most frequent, occurring at over 75% of the sampled sites (Table

1). The co-occurrence of species in ponds was different from that expected by chance (observed mean = 29.13; expected mean = 46.48, $p < 0.001$).

Of the 25 environmental descriptors evaluated, four were retained by the forward selection: pond area, depth, percentage of flat margin and water pH. Of the 27 positive axes generated by the PCNM, five were retained by the forward selection (Table 2). The RDA for the environmental descriptors and for the spatial descriptors revealed that the correlation of the assemblage structure with these variables differed significantly from that expected by chance ($F = 3.18$, $p < 0.001$; $R^2_{\text{adjusted}} = 0.19$ and $F = 2.48$, $p < 0.005$; $R^2_{\text{adjusted}} = 0.17$, respectively).

The first axis of the environmental RDA explained 18% of the assemblage structure variation and was positively correlated with pond area, percentage of flat margin, and water depth and negatively correlated with pH. The second axis explained 6% of the data variation and was positively correlated with the area and percentage of flat margin and negatively correlated with depth and pH (Tables 3 and 4). *Scinax fuscomarginatus* and *D. nanus* were associated with large ponds and flat margins. *Hypsiboas punctatus*, *H. raniceps* and *Pseudis platensis* were associated with deep ponds, while *Physalaemus albonotatus*, *Pseudopaludicola mystacalis*, *Leptodactylus podicipinus*, and *Elachistocleis bicolor* were more associated with shallow ponds. The abundance of most species seemed to be associated with ponds with pH close to neutral (Figure 2).

According to variance partitioning, 16% of the assemblage structure was explained only by the structural complexity of the ponds ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.159$; $F = 2.82$; $p < 0.001$); 13% of the variance was explained only by the geographic distance ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.133$; $F = 2.27$; $p < 0.001$), and 3.7% was explained by the interaction between the two factors. The model that included the environmental, spatial and spatial-environmental factors was also significant ($R^2_{\text{adjusted}} = 0.328$; $F = 2.96$; $p < 0.001$). The unexplained portion of the structure of the anuran assemblage was 67%.

The profile similarity analysis (SIMPROF) revealed an assemblage structuring regarding the use of ponds. Only one bifurcation of the cluster was random: *S. fuscomarginatus* did not differ significantly from *D. nanus* in the use of different ponds. All other species differed in pond use, but considering a general pattern of pond use with 40% of similarity, we can recognize five groups: 1) generalist species (*P. platensis*, *H. raniceps*, *Phyllomedusa azurea*, *P. albonotatus*, *D. minutus*, *D. elianae*, *S. fuscomarginatus*, *S. nasicus*, *Eupemphix nattereri*, *P. mystacalis*, *L. podicipinus*, *S. fuscomarginatus* and *D.*

nanus); 2) species that used mainly temporary ponds (*P. marmoratus*, *E. bicolor*, *P. centralis* and *L. fuscus*); 3) *H. punctatus*, the species with the highest abundance in the pond 9; 4) *Pseudopaludicola* sp., the species with occasional occurrence in the ponds 12 and 19; 5) species with punctual occurrence in the pond 16 (*P. cuvieri*, *Dermatonotus muelleri* and *L. labyrinthicus*) (Figure 3).

DISCUSSION

The structure presented by this assemblage differed from that expected by chance, and both environmental characteristics and distance between ponds were correlated with the observed pattern of pond use. Other studies addressing anuran assemblages also indicated the existence of a structure different from that expected by chance, both for adults and tadpoles (Both *et al.* 2011, Vasconcelos *et al.* 2009). However, these results contrast with those found for fish, reptiles, amphibians, and many invertebrates analyzed in a meta-analysis of 96 presence-absence matrices of different groups (Gotelli & McCabe, 2002). In this study, the C-Score values represent a positive co-occurrence between the species in the ponds, which is not expected for assemblages structured by competition (Gotelli & Entsminger 2009). In this sense, this major co-occurrence may be the result of a similar response of the species to the same environmental and spatial filters.

Our results showed that the spatial arrangement of the ponds was important at different scales. As part of spatial modeling, we identified that a broader spatial arrangement of the studied scale accounted for 7% of the assemblage structure. This means that a portion of the assemblage is structured according to the phytogeographic macroregion, including semideciduous seasonal forests in the south of the state and the actual Cerrado. This result is not surprising since the occurrence and distribution of species throughout the Cerrado are influenced by different surrounding phytogeographic domains (Valdujo *et al.* 2012).

Within the evaluated scale, 4% of pond use by anurans was explained by the interaction between spatial arrangement and habitat heterogeneity, indicating that a small proportion of the ponds are subjected to similar environmental conditions due to geographical proximity. Another 13% of the structure was explained solely by spatial contamination; i. e., the smaller distances between the ponds were the most important for structuring the studied assemblage. In fact, the proximity between breeding environments can influence anuran assemblages. While monitoring 84 wetlands, Ficetola & De Bernardi (2004) observed that the

isolation between these environments had a negative effect on assemblages' richness and was independent of habitat traits. Isolation of breeding sites is also a good predictor of anuran richness in recently restored areas (Lehtinen & Galatowitsch 2001). Moreover, the time taken to colonize new ponds can decrease with the proximity of already colonized environments, as observed for the frog *Engystomops pustulosus* (Marsh *et al.* 1999).

Although considered to have low-mobility and high fidelity to the breeding environment (Wells 2007), some anurans are capable of long journeys in search of breeding environments (Semlitsch 2008, Smith & Green 2005). Assemblages at distances less than 2 km from one another probably maintain a large flow of individuals and cannot be treated as metapopulations (Smith & Green 2005). In the present study, the distance between the ponds ranged from a few meters to more than 9 km. Thus, it is possible that the structuring of the assemblages, explained exclusively by contamination, implies a greater flow of individuals between geographically close ponds, while the processes of dispersal and colonization would be less favored among more distant ponds.

Pond area, depth, percentage of flat margin, and pH of the water accounted for 16% of the variation in the assemblage structure in the present study. Larger environments may harbor a greater number of species and individuals (MacArthur & Wilson 1967), which has been already observed for both adult anurans and tadpoles (Pearman 1995, Silva *et al.* 2012). Similarly, larger areas can provide a greater variety of microhabitats, resulting in a different structuring of assemblages from that of smaller environments (Pechmann *et al.* 2001). In this study, a larger number of species was associated with smaller and shallower ponds, usually with a lower hydroperiod (i.e. temporary or semipermanent), than with larger ponds, where a larger number of individuals of only a few species was observed.

For anurans, there is a trade-off between predation and aquatic environment predictability (Heyer *et al.* 1975, Wellborn *et al.* 1996). Hence, with an increase of pond area and hydroperiod, abundance of potential predators of adult anurans and larvae also increase (Heyer *et al.* 1975, Pearman 1995). Although area and hydroperiod are not always related, in this study, many large ponds were deep and permanent, containing fish predators (e.g. *Hoplias* sp., F. P. Maragno pers. obs.), which may have limited the presence of some species. In fact, studies with anuran assemblages indicate a variation in species abundance and composition associated with pond area and hydroperiod. In a seasonal forest remnant, the hydroperiod was responsible for the segregation of the species according to breeding habitat use (Santos *et al.* 2012). Also, in the Brazilian Pantanal, anuran assemblages varied in

response to environmental changes related to water level increased, in such a way that the distribution of species followed the availability of ponds of different sizes and hydroperiods (Prado *et al.* 2005).

Margin slope and pond depth may be associated with vegetation composition and availability of microhabitats for reproduction (Landi *et al.* 2012, Prado *et al.* 2005). Flat shallow margins provide microhabitats for species that vocalize associated with emergent vegetation or in small depressions at the margins, as observed here for some species (e.g. *Physalaemus* spp., *Pseudopaludicola* spp., *E. nattereri*, and *E. bicolor*). On the other hand, sloping margins provide calling sites especially for species that use the vertical stratification of the vegetation or the ground, such as treefrog species of the genera *Hypsiboas* and *Scinax*. Thus, the structure of this assemblages, regarding these two environmental descriptors, is consistent with the attributes of species occurring in this region.

Variation in pH between ponds was important for structuring the assemblages, with a greater number of species associated to environments with values close to neutral, while a few typically generalist species occurred in environments with pH close to 6 or even lower. Acidic environments have a direct negative effect on amphibians, damaging their immune function, osmotic balance, and reducing the growth, and survival of embryos and larvae (Barth & Wilson 2010, Vatnick *et al.* 2006, Wells 2007). The pH also has an indirect effect, disrupting the competitive ability between larvae as well as predator-prey relationships (Buck *et al.*, 2012, Sadinski & Dunson 1992). However, tolerance to acid environments can vary between species and even within the same species, with individuals being able to recognize and choose between locations of different pH (Sherman & Munster 2012, Wells 2007). Thus, the structuring of the assemblage as a function of pH is probably related to different tolerances of species to the acidic environment and, in general, to a preference for environments with more neutral pH.

Most species pairs differed regarding the pattern of pond use, resulting in six groups. The first group consists of more than half of the species recorded in calling activity. These species are widely distributed (Valdujo *et al.* 2012) with reproductive modes associated to lentic environments and adaptations to minimize the effects of environmental variations (e.g. eggs in foam nests of modes 1, 11, 13, 24, according to Haddad & Prado 2005). Moreover, many of these species also show flexibility in the use of their calling and spawning site (Prado *et al.* 2005, Rodrigues *et al.* 2004, Rodrigues *et al.* 2007) and, therefore, are generalists with regard to pond use. The only species that did not differ in the use of habitat (*S.*

fuscmarginatus and *D. nanus*) were the most abundant and frequent, and may be considered the most generalist species in this study, as they were present in most pond types. Moreover, these species were the only ones present in large and deep ponds.

The second largest group of species includes those that used mainly temporary ponds, similar to marshes, which were less depth, with margins fully covered and largely flat, and with 60% or more of the water surface covered by vegetation. This result is consistent with the breeding behaviour of these species, which use temporary ponds and exhibit more intense reproduction after heavy rains (*P. marmoratus*, *E. bicolor* and *P. centralis*), benefiting from flat margins (*E. bicolor*, *P. centralis* and *L. fuscus*) covered by vegetation (*E. bicolor* and *P. centralis*) (Brasileiro & Martins 2006, Giaretta & Menin 2004, Rodrigues *et al.* 2003).

The remaining groups are formed by particular patterns of ponds use. *Hypsiboas punctatus* differed from the other species by almost exclusively using permanent and deep ponds. This pattern was also observed for this species in the southern Pantanal and Cerrado of the state of Mato Grosso (Piatti *et al.*, 2010, Prado *et al.*, 2005, Santos *et al.* 2012). The use of ponds by *Pseudopaludicola* sp. seems to be related to the typical reproductive behaviour of these males, which were observed calling from the water surface at the basis of grasses in recently flooded portions where the soil was still completely covered by vegetation. The low occurrence of the species in this study may be due to its association with ephemeral ponds, not included in this sample. *Physalaemus cuvieri*, *L. labyrinthicus* and *D. mulleri* used only one pond, occurred during only one month at the study site, and were found in low abundance. *Dermatonotus mulleri* has an explosive breeding pattern; therefore, punctual records were expected (Nomura 2003). However, *P. cuvieri* and *L. labyrinthicus* are generalists regarding their breeding environments and activity patterns (Brasileiro *et al.*, 2005, Zina & Haddad 2005). Thus, the punctual occurrence of these species is possibly due to their low density at the study area.

In the current study, one third of the variation in the structure of this anuran assemblage was explained by environmental and spatial descriptors, the former being responsible for most of the variation in the use of ponds. The environmental descriptors that structured this assemblage (area, depth, percentage of flat margin and pH) are related to the duration of the ponds in open phytophysiognomies with obvious seasonality regarding rainfall, common in areas of Cerrado, providing a variety of conditions for adult anurans and larvae (Santos *et al.* 2012, Silva *et al.* 2012). Consequently, the availability of ponds, which vary with regard to these characteristics, supports the occurrence of a greater number of

breeding strategies. Additionally, the main spatial processes structuring the assemblages occurred in small scales. Thus, according to our results, the presence of many neighbouring ponds that vary in area, depth, percentage of flat margin and pH is important for maintaining the richness and abundance of anuran species. This finding has direct implications for amphibian conservation in the Cerrado, especially given the controversial restructuring of the Brazilian Forest Law, which only provides protection for large water bodies (> 1 hectare) to the detriment of temporary and small ponds that maintain a high diversity of organisms.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to D. Amarante for help during data collection and R. Baldissera for help with data analyses. FPM acknowledges CAPES for the PhD fellowship. Funding for this project was provided by grants from CNPq (proc. 303359/2009-9) to S. Z. Cechin, and from FAPESP (JP - proc. 2009/12013-4) and CNPq (proc. 471106/2010-0) to C. P. A. Prado.

LITERATURE CITED

- BARTH, B. J. & WILSON, R. S. 2010. Life in acid: interactive effects of pH and natural organic acids in growth, development and locomotor performance of larval striped marsh frogs (*Limnodynastes peronii*). *The Journal of Experimental Biology* 213:1293-1300.
- BECKER, C. G., FONSECA, C. R., HADDAD, C. F. B. & PRADO, P. I. 2009. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. *Conservation Biology* 24:287-294.
- BORCARD, D., GILLET, F. & LEGENDRE, P. 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York. 305pp.
- BORCARD, D. & LEGENDRE, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51-68.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P., AVOIS-JACQUET, C. & TUOMISTO, H. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832.
- BORCARD, D., LEGENDRE, P. & DRAPEAU, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055.

- BOTH, C. S., MELO, A. S., CECHIN, S. Z. & HARTZ, S. M. 2011. Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter? *Acta Oecologica* 37:140-45.
- BRASILEIRO, C. A. & MARTINS, M. 2006. Breeding biology of *Physalaemus centralis* Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40:1199-1209.
- BRASILEIRO, C. A., SAWAYA, R. J., KIEFER, M. C. & MARTINS, M. 2005. Amphibians of an open Cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5:93-109.
- BRIND'AMOUR, A., BOISCLAIR, D., DRAY, E. & LEGENDRE, P. 2011. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. *Ecological Applications* 21:363-377.
- BUCK, J. C., SCHEESSELE, E. A., RELYEA, R. A. & BLAUSTEIN, A. R. 2012. The effects of multiple stressors on wetland communities: pesticides, pathogens and competing amphibians. *Freshwater Biology* 57:61-73.
- CLARKE, K. R. & GORLEY, R. N. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth. 91pp.
- CRUMP, M. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level. Pp.21-36 in SCOTT, N. J. (ed.) *Herpetological communities*. *Wild life research* 13. Fish and Wild life Service, Washington. 239pp.
- EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). 2012. Available in: <http://www.cpa0.embrapa.br/clima/index.php?pg=chuvams&cad=2&cidade=Nioaque&estacao=&intervalo=1>.
- ETEROVICK, P. C., CARNAVAL, A. C. O. Q., BORGES-NOJOSA, D. M., SILVANO, D. L., SEGALA, M. V. & SAZIMA, I. 2005. Amphibian declines in Brazil: an overview. *Biotropica* 37:166-179.
- ETEROVICK, P. C., RIEVERS, C. R., KOPP, K., WACHLEVSKI, M., FRANCO, B. P., DIAS, C. J., BARATA, I. M., FERREIRA, A. D. M. & AFONSO, L. G. 2010. Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology* 24:1-24.
- FICETOLA, G. F. & DE BERNARDI, F. 2004. Amphibians in a human-dominated landscape: the community structure is related to habitat features and isolation. *Biological Conservation* 119:219-230.

- GIARETA, A. A. & MENIN, M. 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of a species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Natural History* 38:1711-1722.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. 2009. *EcoSim: Null models software for ecology* (version 7). Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington. 357 pp.
- GOTELLI, N. J. & MCCABE, D. J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83:2091-2096.
- HADDAD, C. F. B. & PRADO, C. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Bioscience* 55:207-217.
- HÁJEK, M., ROLECEK, J., COTTENIE, K., KINTROVÁ, K., HORSÁK, M., POULÍCKOVÁ, A., HÁJKOVÁ, P., FRÁNKOVÁ, M & DÍTÉ, D. 2011. Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography* 38:1683-1693.
- HARTEL, T., BANCILA, R. & COGALNICEANU, D. 2011. Spatial and temporal variability of aquatic habitat use by amphibians in a hydrologically modified landscape. *Freshwater Biology* 56:2288–2298.
- HERRMANN, H. L., BABBITT, K. J., BABER, M. J. & CONGALTON, R. G. 2005. Effects of landscape characteristics on amphibian distribution in a forest-dominated landscape. *Biology Conservation* 123:139-149.
- HEYER, W. R., MCDIARMID, R. W. & WEIGMANN, D. L. 1975. Tadpoles predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100-111.
- HINOJOSA-GARRO, D., MASON, C. F. & UNDERWOOD, G. J. C. 2010. Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. *Fundamental and Applied Limnology* 177:19-37.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 375pp.

- KNUTSON, M. G., RICHARDSON, W. B., REINEKE, D. M., GRAY, B. G., PARMELEE, J. R. & WEICK, S. E. 2004. Agricultural ponds support amphibian populations. *Ecological Applications* 14:669–684.
- KOPP, K. & ETEROVICK, P. C. 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 40:1813–1830.
- KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B. & RUBEL, F. 2006. World map of the Köpen-Geiger climatic classification update. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259–663.
- LANDI, M., PIAZZINI, S., NUCCI, A., SAVERI, C. & ANGIOLINI, C. 2012. Can macrophytes be a surrogate for amphibians and physico-chemical features in pond classifications? *Aquatic Botany* DOI:10.1016/j.aquabot.2012.03.003.
- LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical Ecology* (2nd edition). Elsevier, Amsterdam. 870pp.
- LEHTINEN, R. M. & GALATOWITSCH, S. M. 2001. Colonization of restored wetlands by amphibians in Minnesota. *The American Midland Naturalist* 145:388–396.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203pp.
- MACHADO, R. B., RAMOS-NETO, E. O., PEREIRA, P. G. P., CALDAS, E. F., GONÇALVES, D. A., SANTOS, N. S., TABOR, K. & STEININGER, M. 2004. *Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro*. Conservação Internacional, Brasília. 26pp.
- MARSH, D. M., FEGRAUS, E. H. & HARRISON, S. 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Animal Ecology* 57:793–703.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., FONSECA, G. A. B. & KENT, J. 2005. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- NOMURA, F. 2003. Ecologia reprodutiva e comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger 1885) (Anura, Microhylidae). MSc Thesis, UNESP, São José do Rio Preto, Brazil.
- PEARMAN, P. B. 1995. Effects of pond size and consequent predator density on two species of tadpoles. *Oecologia* 102:1–8.

- PECHMANN, J. H. K., ESTES, R. A., SCOTT, D. E. & GIBBONS, J. W. 2001. Amphibian colonization and use of ponds created for trial Mitigation of wetland loss. *Wetlands* 21:93-111.
- PERES-NETO, P. R. & LEGENDRE, P. 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19:174-184.
- PIATTI, L., SOUZA, S. L. & FILHO, P. L. 2010. Anuran assemblage in a rice field agroecosystem in the Pantanal of central Brazil. *Journal of Natural History* 44:1215-1224.
- POTT, A. & POTT, V. J. 2003. Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do Sul. Pp. 26-52 in Costa, R. B. (org.). *Fragmentação Florestal e Alternativas de Desenvolvimento Rural na Região Centro-Oeste*. UCDB, Campo Grande, 246pp.
- PRADO, C. A., UETANABARO, M. & HADDAD, C. F. B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26:211-221.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- RAO, C. R. 1964. The use and interpretation of principal analysis in applied research. *Indian Journal of Statistics* 26:329-358.
- RIZZINI, C. T. 1979. *Tratado de fitogeografia do Brasil* (2nd vol.). *Aspectos ecológicos*. Hucitec/Edusp, São Paulo. 747pp.
- RODRIGUES, D. J., LOPES, F. S. & UETANABARO, M. 2003. Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica* 93:365-371.
- RODRIGUES, D. J., UETANABARO, M. & LOPES, F. S. 2004. Reproductive strategies of *Physalaemus nattereri* (Steindachner, 1863) and *P. albonotatus* (Steindachner, 1864) at Serra da Bodoquena, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista Española de Herpetología* 18:63-73.
- RODRIGUES, D. J., UETANABARO, M. & LOPES, F. S. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sawagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, Central Brazil. *Journal of Natural History* 41:1841-1851.
- SADINSKI, W. J. & DUNSON, W. A. 1992. A multilevel study of low pH on amphibians of temporary ponds. *Journal of Herpetology* 26:413-422.

- SANTOS, T. G., VASCONCELOS, T. S. & HADDAD, C. F. B. 2012. The role of environmental heterogeneity in maintenance of anuran amphibian diversity of the Brazilian mesophytic semideciduous forest. Pp. 119-138 in Nageswara-Rao, P. S. & Soneji, J. R. (org.). *Tropical Forests*. InTech - Open Access Publisher <http://www.intechweb.org>. 388pp.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SCOTT JR., N. J. & WOODWARD, B. D. 1994. Surveys at breeding sites. Pp. 84-91 in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. A. C. & Foster, M. S. (eds.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington & London. 364 pp.
- SEMLITSCH, R. D. 2008. Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians. *Journal of Wildlife Management* 72:260-267.
- SHERMAN, E. & MUNSTER, K. V. 2012. Pond pH, acid tolerance, and water preference in newts of Vermont. *Northeastern Naturalist* 19:111-122.
- SILVA, F. R., CANDEIRA, C. P. & ROSSA-FERES, D. C. 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity Conservation* 21:1411-1424.
- SILVA, F. R. & ROSSA-FERES, D. C. 2011. Influence of terrestrial habitat isolation on the diversity and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape. *Journal of Tropical Ecology* 27:327-331.
- SMITH, M. A. & GREEN, D. V. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography* 28:110-128.
- STONE, L. & A. ROBERTS. 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74-79.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:10854-10861.
- URBINA-CARDONA, J. N., OLIVARES-PÉREZ, M. & REYNOSO, V. H. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture–edge–interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61-75.

- VALDUJO, P. H., SILVANO, D. L., COLLI, G. & MARTINS, M. 2012. Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a neotropical hotspot. *South American Journal of Herpetology* 7:63-78.
- VASCONCELOS, T. S., SANTOS, T. G., ROSSA-FERES, D. C. & HADDAD, C. F. B. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87(8):699-707.
- VATNICK, I., ANDREWS, J., COLOMBO, M., MADHOUN, H., RAMESWARAN, M. & BRODKIN, M. A. 2006. Acid exposure is an immune disruptor in adult *Rana pipiens*. *Environmental Toxicology and Chemistry* 25:199-202.
- VELOSO, H. P., RANGEL, A. L. R. & LIMA, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro. 124pp.
- WELBORN, G. A., SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:337-363.
- WELLS, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago. 1148pp.
- ZINA, J. & HADDAD, C. F. B. 2005. Reproductive activity and vocalizations of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5:119-129.

TABLES

Table 1. Total relative abundance (N) and percentage of occurrence (% OC) of anuran recorded in 37 ponds in a Cerrado area, Brazil.

Species	N	% OC
Hylidae		
<i>Dendropsophus elianeae</i> (Napoli and Caramaschi, 2000)	855	57
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	502	65
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	2448	89
<i>Hypsiboas punctatus</i> (Schneider, 1799)	170	59
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope 1862	191	76
<i>Phyllomedusa azurea</i> Cope, 1862	162	62
<i>Pseudis platensis</i> Gallardo 1961	189	65
<i>Scinax fuscomarginatus</i> (Lutz, 1925)	675	65
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	55	38
<i>Scinax nasicus</i> (Cope, 1862)	218	62
Leptodactylidae		
<i>Eupemphix nattereri</i> Steindachner, 1863	88	30
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	57	22
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	2	5
<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)	171	35
<i>Physalaemus albonotatus</i> (Steindachner, 1864)	374	59
<i>Physalaemus centralis</i> Bokermann, 1962	69	19
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	3	3
<i>Physalaemus marmoratus</i>	67	30
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)	158	51
<i>Pseudopaludicola</i> sp.	18	5
Microhylidae		
<i>Dermatonotus muelleri</i> (Boettger, 1885)	9	3
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	86	34

Table 2. Environmental and spatial descriptors retained by the forward selection for an anuran assemblage in a Cerrado area, Brazil, where: * = $0.01 < p \leq 0.05$ and ** = $p \leq 0.01$.

Descriptors	Cumulative R^2_{ajusted}	F
% flat margin	0.064	3.455**
Depth	0.131	3.698**
Area	0.174	2.770**
pH	0.195	1.880*
PCNM 18	0.057	3.170**
PCNM 21	0.109	3.031**
PCNM 15	0.134	1.993*
PCNM 22	0.159	2.012*
PCNM 8	0.230	2.200*

Table 3. Summary of the results of the redundancy analysis (RDA) relating the structure of the anuran assemblage with the environmental and spatial descriptors in a Cerrado area, Brazil.

	Environmental descriptors				Spatial descriptors			
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA4	RDA1	RDA2	RDA3	RDA4
Eigenvalues	0.065	0.022	0.011	0.005	0.050	0.038	0.010	0.004
% explained cumulative	0.179	0.240	0.269	0.284	0.136	0.239	0.268	0.279

Table 4. Canonical coefficients generated by the redundancy analysis (RDA) for an anuran assemblage in a Cerrado area, Brazil.

Environmental descriptors	Canonical coefficient			
	RDA1	RDA 2	RDA3	RDA 4
Area	0.645	0.178	-0.296	0.681
Depth	0.201	-0.727	-0.241	0.610
% flat margin	0.637	0.275	0.581	-0.425
pH	-0.609	-0.029	0.356	0.708

FIGURES

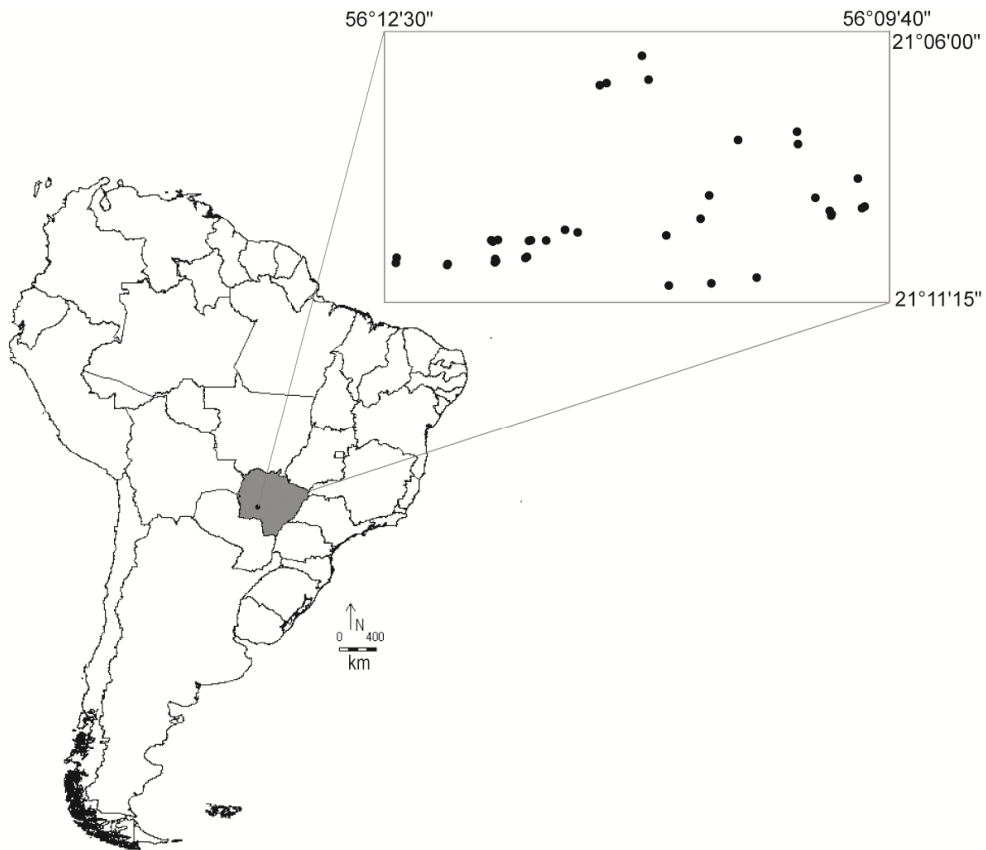


Figure 1. Location of the study area within the Cerrado domain, central-western Brazil. The state of Mato Grosso do Sul is shaded and the dot indicates the position of the farms visited in the municipality of Nioaque. The 37 ponds sampled are showed in zoom.

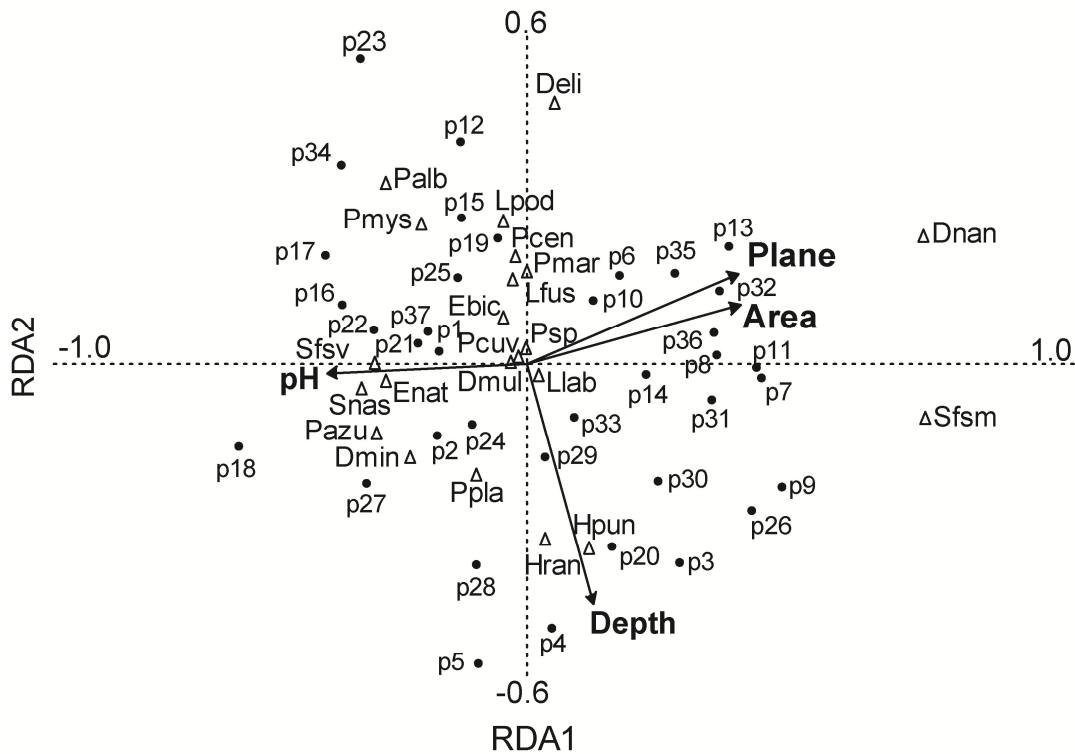


Figure 2. Ordination with the first two axes of the redundancy analysis (RDA) considering the variation in the structure of the anuran assemblage related to significant environmental descriptors for the model. Environmental descriptors are represented by lines, where: Flat = percentage flat margin; Area = area of ponds; Depth = depth, pH = potential hydrogen. Dark circles represent the samples (ponds 1 to 37). For visual reasons, a tendency for increased abundance of species depending on the environmental descriptors is indicated by triangles that represent the tip of the arrows. Del = *Dendropsophus elianae*; Dmi = *D. minutus*; Dna = *D. nanus*; Hpu = *Hypsiboas punctatus*; Hra = *H. raniceps*; Paz = *Phyllomedusa azurea*; Ppl = *Pseudis platensis*; Sfsm = *Scinax fuscomarginatus*; Sfsv = *S. fuscovarius*; Sna = *S. nasicus*; Ena = *Eupemphix nattereri*; Pal = *Physalaemus albonotatus*; Pce = *P. centralis*; Pcu = *P. cuvieri*; Pma = *P. marmoratus*; Pmy = *Pseudopaludicola mystacalis*; Psp = *Pseudopaludicola* sp.; Lfu = *Leptodactylus fuscus*; Lla = *L. labyrinthicus*; Lpo = *L. podicipinus*; Dmu = *Dermatonotus muelleri*; Ebi = *Elachistocleis bicolor*.

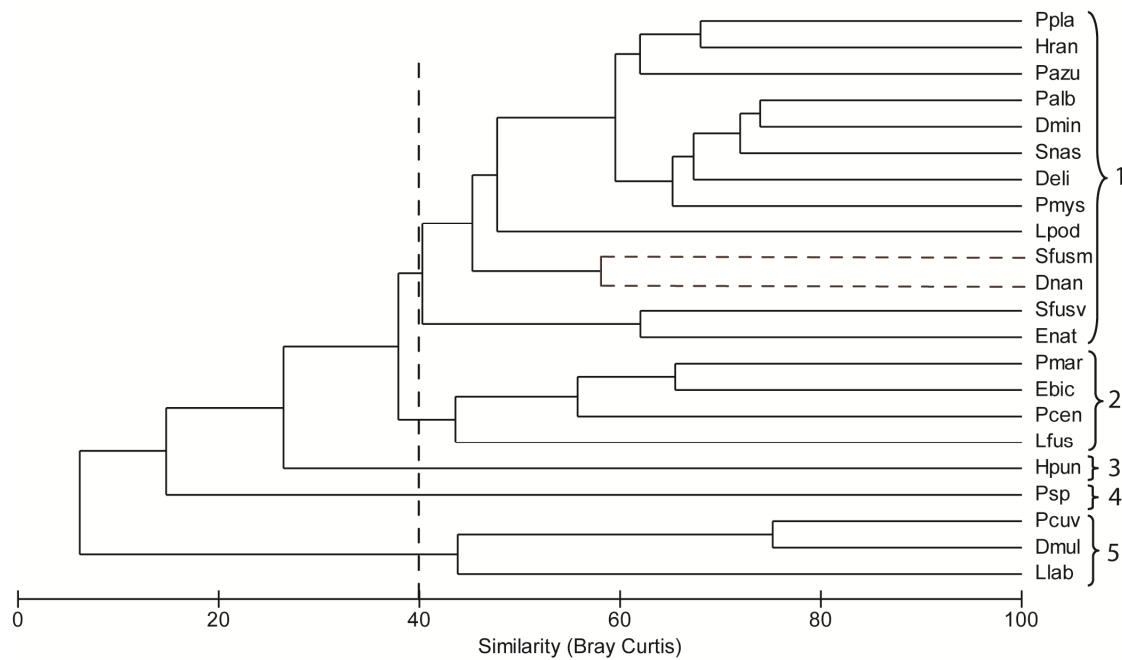


Figure 3. Clusters generated by the profile similarity analysis (SIMPROF) for pond use in an anuran assemblage in the Cerrado area, Brazil, where: 1) generalist species; 2) mainly in temporary ponds; 3) mainly in p9; 4) punctual occurrence in p12 and p19; 5) similar abundance and punctual occurrence in p16. Species abbreviations are shown in Figure 2.

ARTIGO 2

ESTRUTURA ESPACIAL DA TAXOCENOSE DE GIRINOS DE UMA ÁREA DE CERRADO, BRASIL: UMA ABORDAGEM POR ESPÉCIES E GUILDAS ECOMORFOLÓGICAS

Resumo. Investigamos a estruturação da taxocenose de girinos em 35 poças em área de Cerrado com os objetivos de: testar se a coocorrência das espécies difere do esperado ao acaso (considerando espécies em conjunto e guildas ecomorfológicas); identificar os descritores ambientais e espaciais estruturadores da taxocenose (para espécies e guildas); e testar a existência de grupos de espécies com uso similar das poças. Registramos girinos de 20 espécies e seis guildas, sendo a bentônica a mais rica. Encontramos uma coocorrência positiva entre as espécies, tanto dentro desta guilda, como para todas as espécies em conjunto. Área, hidroperíodo e porcentagem de cobertura vegetal da água das poças foram estruturadores da taxocenose em ambas as abordagens (espécies e guildas). Considerando as espécies em conjunto, 20% da estrutura da taxocenose foram explicados unicamente pelos descritores ambientais, sendo que toda a contribuição espacial (3%) foi correlacionada com esses descritores. Para as guildas, apenas os descritores ambientais explicaram a estrutura da taxocenose (11%). Os grupos de espécies com padrão de uso similar das poças foram segregados em função do hidroperíodo. Nossos resultados corroboram a hipótese de que a competição é menos importante que a heterogeneidade ambiental para explicar a estruturação das taxocenoses de girinos. Adicionalmente, diferenças interespecíficas quanto à sensibilidade aos descritores ambientais ofereceram informações mais detalhadas sobre a estrutura da taxocenose do que a abordagem utilizando guildas ecomorfológicas.

Palavras-chave: anfíbios, comunidade, heterogeneidade, poças, coocorrência, modelos nulos.

Abstract. We investigated the structuring of tadpoles assemblage in 35 pools in the Cerrado with the following goals: to test whether the co-occurrence of species differs from expected by chance (considering all species together and ecomorphological guilds); identify the environmental and spatial descriptors structuring the assemblage (for species and guilds); and to test the presence of groups of species with similar pools use. We recorded tadpoles from 20 species and six guilds, being the benthic the richest guild. We found a positive co-occurrence between species both within that guild as for all species together. Area, hydroperiod, and percentage of vegetation coverage in water surface were the main descriptors structuring the assemblage for both approaches (species and guilds). Considering species together, 20% of assemblage structure was explained solely by environmental descriptors, and all the spatial influence (3%) was related to those descriptors. For guilds, only environmental descriptors explained assemblage structure (11%). The groups of species with similar pattern of pools use were segregated by hydroperiod. Our results support the hypothesis that competition is less important than the heterogeneity to explain the structuring of tadpole assemblages. Additionally, interspecific differences between species in sensitivity to environmental descriptors led to more detailed information of assemblage structure than the approach by ecomorphological guilds.

Key-words: amphibians, community, heterogeneity, pools, co-occurrence, null models.

INTRODUÇÃO

Diferentes fatores podem ser associados com a organização das comunidades biológicas, e assim a ocorrência e abundância das espécies dependerão de sua sensibilidade às condições ambientais e às relações inter e intraespecíficas (Toft, 1985; Buckley & Jetz, 2010). Ambientes aquáticos lênticos são habitats com limites bem definidos, considerados bons modelos para investigação de fatores que estruturam as taxocenoses (Leibold et al., 2004). Um dos principais fatores determinantes da ocorrência das espécies nestes ambientes é o tempo de permanência do corpo d'água (i.e. hidroperíodo). Esse fator influencia direta ou indiretamente outras condições ambientais como temperatura, características físico-químicas da água, produtividade primária, e conseqüentemente, as relações entre as espécies (Wellborn et al., 1996). Assim, as taxocenoses animais podem se distribuir ao longo das condições geradas por um gradiente de hidroperíodo (Wellborn et al., 1996; Tarr et al., 2005). Nesse caso, as adaptações das espécies relacionadas à seca são consideradas os fatores primários na estruturação das taxocenoses, enquanto as interações se tornam mais importantes com o aumento da duração da fase aquática (Williams, 2006).

Muitos anfíbios utilizam ambientes aquáticos lênticos para reprodução e desenvolvimento larval (McDiarmid & Altig, 1999). Taxocenoses de girinos possuem uma estruturação complexa (Heyer, 1976; Gascon, 1991; Werner et al., 2007), sendo que a presença das espécies nas poças depende, primeiramente, da escolha desses ambientes pelos adultos (ver Silva & Giaretta, 2008). Em seguida, a estruturação dessas taxocenoses responde, por exemplo, às características estruturais das poças (Kopp & Eterovick, 2006), ao período de colonização (Lawer & Morin, 1993) e à composição da taxocenose de predadores (Azevedo-Ramos, 1999). Adicionalmente, a relação das espécies com o ambiente pode ser alterada à medida que os girinos avançam no seu desenvolvimento, que espécies colonizam ou abandonam os ambientes aquáticos, ou ainda em função de alterações nas condições ambientais (e.g. diminuição do nível da água) (Heyer, 1973; Collins & Willbur, 1979).

Uma forma de compreender a estruturação das comunidades é considerar grupos de espécies compostos com base na partilha recurso, ou guildas ecológicas (Simberloff & Dayan, 1991). A abordagem de guildas tem sido utilizada para diferentes organismos e pode favorecer a visualização de padrões de coocorrência por considerar grupos mais homogêneos quanto ao uso dos recursos (e.g. Hofer et al., 2004; Heino, 2009). No estudo de girinos, a categorização por guildas pode ser complementar à observação da taxocenose como um único

conjunto, revelando padrões distintos em cada abordagem (Both et al., 2011a). No entanto, a ausência de padrões de coocorrência já foi observada para vários organismos (incluindo anfíbios), indicando que muitas vezes as taxocenoses não estão estruturadas em função do uso e partilha de recursos (Gotelli & McCabe, 2002).

De acordo com a teoria da Neutralidade (Hubbell, 2001), a diferença entre as comunidades seria gerada por eventos estocásticos ao longo do tempo sobre aqueles indivíduos que conseguiram se deslocar até determinado hábitat e se reproduzir, processo em que a contaminação espacial teria forte influência sobre a estruturação das comunidades. De fato, a contribuição do arranjo espacial tem sido observada para comunidades de diversos organismos (e.g. Hájek et al., 2011). Para anuros, a proximidade geográfica entre os ambientes reprodutivos está relacionada com a semelhança na composição de espécies e com o tempo de colonização de novos hábitats (Marsh et al., 1999; Lehtinen & Galatowitsch, 2001).

Apesar de abrigar a maior riqueza mundial de anuros (Segalla et al., 2012), o conhecimento sobre os fatores estruturadores das taxocenoses de girinos é recente no Brasil, sendo que para o Cerrado, poucos estudos foram desenvolvidos, especialmente em ambientes lênticos (e.g. Kopp & Eterovick, 2006; Kopp et al., 2010). Em função da alta complexidade envolvida, grande parte do conhecimento sobre os diferentes processos que influenciam os girinos foi gerada experimentalmente (Alford, 1999). Entretanto, estudos no meio natural oferecem resultados complementares e que adicionam o efeito da complexidade (e.g. Werner et al., 2007; Both et al., 2011a). Assim, com o presente estudo pretendemos: i) testar se a coocorrência das espécies difere do esperado ao acaso considerando duas escalas (dentro de guildas ecomorfológicas e considerando todas as espécies em conjunto); ii) identificar os descritores ambientais e espaciais estruturadores da taxocenose e quantificar sua contribuição (considerando guildas e espécies); iii) e testar a existência de grupos de espécies com uso similar das poças.

MÉTODOS

Área de estudo e coleta de dados

A coleta de dados foi realizada no município de Nioaque, Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil (Figura 1). A região pertence ao Domínio do Cerrado, com formações vegetais compostas por Floresta Estacional Semidecídua (Veloso et al., 1991), que funcionam como

um elo entre o Chaco, Floresta Amazônica, Mata Atlântica e Floresta Meridional (Rizzini, 1979; Pott & Pott, 2003). O clima da região é tropical com inverno seco (Aw), apresentando estações seca (abril a setembro) e chuvosa (outubro a março) bem definidas (Kottek et al., 2006). As médias mensais históricas das chuvas (dos anos de 1969 a 2006) na região estudada variam de 28 a 96 mm³ durante a estação seca e de 108 a 155 mm³ na estação chuvosa. Nos meses mais frios (maio a setembro), os valores médios mensais para a temperatura variam de 13 a 18°C, enquanto nos meses mais quentes (outubro a abril), a temperatura pode atingir valores próximos a 40°C (Embrapa, 2012).

As áreas de amostragem estão localizadas em quatro propriedades rurais adjacentes (21°09'56,4" S e 56°10'18,9" O; 21°08'37,3" S e 56°10'14,6" O; 21°08'07,4" S e 56°09'01,3" O; 21°10'35,1" S e 56°11'11,4" O), todas destinadas à pecuária. Nessas propriedades, parte da cobertura vegetal original foi substituída pela gramínea exótica *Brachiaria* sp., porém, fragmentos de mata nativa foram mantidos. Selecionamos 35 poças de tamanho e complexidade estrutural variável e realizamos as coletas em novembro de 2010, durante a estação chuvosa. Nessa estação, a atividade reprodutiva dos anuros é mais intensa e abrange a maioria das espécies em climas de pronunciada sazonalidade chuvosa (Prado et al., 2005; Kopp & Eterovick, 2006). Além disso, um estudo prévio na região indicou que novembro é um dos meses de maior abundância e riqueza de girinos (Amarante, 2011).

Coletamos os girinos através da passagem de puçá de cabo longo com malha metálica de 2 mm ao longo das margens das poças uma única vez e, assim, o esforço amostral foi proporcional ao tamanho da poça (Heyer, 1976). Após coletados, conservamos os girinos em formol 10% e depositamos na Coleção Científica de Herpetologia da Universidade Federal de Santa Maria. Identificamos os girinos em nível de espécie e categorizamos de acordo com guildas ecomorfológicas segundo McDiarmid & Altig (1999) e Rossa-Feres & Nomura (2006).

No momento da amostragem, registramos a heterogeneidade estrutural das poças, o pH, a temperatura e o oxigênio dissolvido na água. Registramos os seguintes descritores ambientais: coordenadas geográficas; hidroperíodo (permanente, semipermanente - com água durante a maior parte do ano, ou temporário - formado durante a estação chuvosa, mas persistente até o final da estação); troca d'água (parada ou constante troca); área (baseada na fórmula da elipse); profundidade máxima; constituição florística predominante da matriz (pastagem, charco ou mata); e inclinação da margem (plana, intermediária (~45°) e íngreme (~90°)). Consideramos como margem, a porção circundante dos corpos d'água até

aproximadamente 1 m a partir do limite da água. Em relação à vegetação da margem do corpo d'água, estimamos visualmente: número de tipos de margem (solo seco com vegetação, solo seco sem vegetação, solo úmido com vegetação e solo úmido sem vegetação); porcentagem de cobertura vegetal; número de estratos da vegetação (baseados na altura): rasteiro-herbáceo (até 30 cm), herbáceo-arbustivo (31 a 70 cm), arbustivo (71 cm a 1,5 m) e arbóreo (> 1,5 m); e porcentagem da margem coberta com cada estrato da vegetação. Com relação à vegetação na lâmina d'água, registramos: porcentagem de cobertura vegetal, número de estratos da vegetação (baseados na altura): vegetação plana, até 30 cm; de 31 a 70 cm; 71 cm a 1,5 m e > 1,5 m; e porcentagem da lâmina d'água coberta com cada estrato da vegetação.

Após a classificação, observamos que a área das poças variou de 11,8 a 353 m² e 77% das poças possuíam profundidade ≤ 50 cm. A maioria das poças estava em matriz de campo (74%), era temporária (57%), com 70% ou mais das margens recobertas por vegetação. A cobertura vegetal da lâmina d'água era de 50% ou mais em 45% das poças (Apêndice C).

Análise dos dados

Para testar se a ocorrência dos girinos nas poças diferiu do esperado ao acaso, utilizamos a abordagem de modelos nulos (Gotelli & Graves, 1996). Nessa abordagem, a comunidade biológica real é comparada com comunidades geradas randomicamente. Através desse processo, é testada a chance da comunidade biológica real estar estruturada ao acaso (Gotelli & Graves, 1996). Utilizamos o modelo nulo SIM2, com 5.000 simulações por substituição sequencial e as matrizes degeneradas foram retidas (Gotelli & Entsminger, 2009). Assim, o número de ocorrência de cada espécie é mantido fixo (linhas fixas) e assume-se que as espécies colonizam os locais de modo independente e todas as poças possuem as mesmas chances de colonização (colunas equiprováveis) (Gotelli & Entsminger, 2009). Utilizamos o índice C-Score (Stone & Roberts, 1990), o qual considera a média de unidades de *checkerboard* entre todos os pares de espécies. Em uma comunidade estruturada pela competição, o índice deve ser maior que o esperado ao acaso. Essa abordagem foi aplicada para a matriz contendo todas as espécies e, quando possível, para a matriz considerando cada guilda ecomorfológica. Realizamos a análise no programa Ecosin 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2009).

Para identificar os potenciais descritores espaciais e ambientais que estruturam a taxocenose de girinos, utilizamos Análise de Redundância (RDA) (Rao, 1964). Essa análise busca uma série de combinações lineares das variáveis explanatórias que melhor explicam a

variação na matriz resposta (abundância das espécies) e cada eixo de variável explanatória é ortogonal (Borcard et al., 2011). Utilizamos a RDA para relacionar as matrizes de abundância de girinos, heterogeneidade ambiental e distância espacial entre as poças.

Para compor a matriz de abundância, transformamos os valores de forma que a RDA empregasse a distância de Hellinger durante a ordenação (Legendre & Gallagher, 2001). Em seguida, testamos a presença de uma influência espacial mais ampla do que a escala representada pelas amostras (poças) através de uma RDA entre a matriz de abundância e as coordenadas geográficas. Se presente, essa tendência linear deve ser removida (Borcard et al., 2011). Aplicamos essa abordagem para a matriz de abundância das espécies e para a matriz de abundância categorizada por guildas ecomorfológicas. Apenas para a matriz de abundância das espécies encontramos um efeito linear significativo ($F = 2,28$; $p < 0,01$; $R^2_{ajustado} = 0,08$) e assim, utilizamos a matriz dos resíduos dessa RDA como matriz resposta.

Para a matriz de heterogeneidade ambiental, os descritores registrados em porcentagem foram transformados em seus arcos-seno, enquanto os demais descritores quantitativos foram transformados em raiz quadrada. Em seguida, padronizamos todos os descritores quantitativos pelo desvio padrão (Legendre & Legendre, 1998).

A partir da posição geográfica das poças (Apêndice D), geramos a matriz de distância espacial entre as poças através do método de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM) (Borcard & Legendre, 2002; Borcard et al., 2004). Esse método obtém descritores espaciais através da decomposição de uma matriz truncada da distância geográfica entre os locais (amostras). Os autovetores são gerados a partir da distância de truncagem de forma decrescente, sendo que os primeiros eixos representam as maiores distâncias entre as amostras e os últimos, as menores distâncias. Os autovetores são ortogonais e podem ser utilizados como descritores espaciais (Borcard et al., 2011). Neste estudo, os eixos da PCNM foram gerados com quatro amostras extras para refinar a escala da análise (i.e. diminuir a distância de truncagem). A análise retornou 23 eixos positivos e a distância de truncagem resultante foi de 1621 m. Removemos então os pontos extras (Borcard et al., 2004).

A partilha de variância permite identificar a porcentagem de contribuição do componente puramente ambiental (heterogeneidade), puramente espacial (distância geográfica), interação entre estes para a estrutura da taxocenose (Borcard et al., 1992). No entanto, essa abordagem só é necessária se os descritores ambientais forem espacialmente explicados (Peres-Neto & Legendre, 2010). Para testar essa relação, realizamos um teste de Mantel entre a matriz de distância geográfica entre as poças (em km) e a matriz de

similaridade quanto aos descritores ambientais (a partir da Distância Euclidiana). O resultado foi significativo ($r = -0,02$; $p = 0,04$) e assim a partilha de variância é indicada (Peres-Neto & Legendre, 2010).

Para evitar multicolinearidade durante a RDA, realizamos uma análise prévia com todos os descritores ambientais e verificamos os fatores de inflação de variância (VIFs). Valores > 20 ou iguais a zero indicam forte colinearidade e aumentam a chance de erro do tipo I (Borcard et al., 2011). Incluímos os descritores com VIFs < 20 na seleção prévia de variáveis para a RDA. Como os descritores espaciais já são ortogonais, realizamos a seleção prévia de variáveis com todos os eixos obtidos. Durante esse processo, incluímos no modelo os descritores com $p \leq 0,05$. Em seguida, realizamos as análises de redundâncias parciais (com os componentes ambiental e espacial) e a partilha de variância. Realizamos essas análises no programa R (R Development Core Team, 2011).

Utilizamos a análise de “perfis de similaridade” (SIMPROF) para testar a existência de grupos de espécies com uso similar do hábitat. Através dessa análise de agrupamento, são utilizadas permutações para identificar grupos não definidos *a priori* e um teste de significância é realizado para cada ponto de bifurcação do dendrograma. A figura resultante expressa o resultado de forma que linhas pontilhadas representam grupos formados ao acaso e linhas preenchidas, grupos genuínos/verdadeiros. O teste utiliza valores de abundância e o índice de similaridade aplicado foi o de Bray-Curtis (Clarke & Gorley, 2006). Realizamos a análise no programa Primer-E 6.0 (Clarke & Gorley, 2006).

RESULTADOS

Encontramos girinos de 20 espécies de anuros, totalizando 20793 indivíduos, dos quais *Scinax nasicus*, *Physalaemus albonotatus*, *P. marmoratus* e *Eupemphix nattereri* foram as mais abundantes e frequentes, representando juntas 79% da abundância total e presentes em mais de 60% das poças (Tabela 1). A coocorrência das espécies nas poças foi maior que o esperado ao acaso (média observada = 27,64; média simulada = 30,73; $p < 0,01$). Registramos seis guildas ecomorfológicas, sendo a maioria das espécies pertencentes à guilda bentônica (Tabela 1). Dentro dessa guilda, a coocorrência nas poças também foi maior que o esperado ao acaso (média observada = 27,67; média simulada = 32,37; $p = 0,02$). As demais guildas não foram analisadas pelo pequeno número de espécies presentes em cada uma delas.

Dos 25 descritores ambientais avaliados, três foram retidos pela seleção prévia de variáveis (área, hidroperíodo e porcentagem de cobertura vegetal da lâmina d'água entre 31 e 70 cm) e influenciaram a distribuição das espécies nas poças quando categorizadas em guildas ecomorfológicas ($F = 2,40$; $p = 0,01$; $R^2_{ajustado} = 0,11$) (Tabela 2). Nenhum descritor espacial foi retido pela seleção prévia de variáveis. Considerando todas as espécies em conjunto, três descritores ambientais (área, hidroperíodo e porcentagem de cobertura vegetal da lâmina d'água) e um descritor espacial (PCNM4) foram incluídos pela seleção prévia de variáveis (Tabela 2). A RDA revelou que a estruturação da taxocenose de girinos é influenciada significativamente por estes descritores ambientais e espaciais ($F = 4,39$; $p = 0,005$; $R^2_{ajustado} = 0,23$ e $F = 2,14$; $p = 0,05$; $R^2_{ajustado} = 0,03$, respectivamente).

Os dois primeiros eixos da RDA explicaram 27% da variação na estrutura da taxocenose de girinos considerando todas as espécies em conjunto (Tabelas 3 e 4). A maioria das espécies foi associada a poças com maior cobertura vegetal da lâmina d'água. *Hypsiboas raniceps*, *Dendropsophus nanus*, *Phyllomedusa azurea* e *Pseudis platensis* estiveram relacionadas com poças de maior área e hidroperíodo, enquanto *E. nattereri*, *P. marmoratus* e *Pseudopaludicola mystacalis* estiveram relacionadas com poças menores e temporárias (Figura 2A). Segundo a abordagem por guildas ecomorfológicas, os primeiros dois eixos da RDA explicaram 16% da distribuição nas poças (Tabelas 3 e 4). As guildas bentônica e nectônica foram associadas a poças de menor área e hidroperíodo, enquanto que as guildas suspensor-raspador e macrófaga foram relacionadas com poças de hidroperíodos mais longos (Figura 2B).

A partilha de variância revelou que 20% da estrutura da taxocenose de girinos são explicados unicamente pelos descritores ambientais das poças ($R^2_{ajustado} = 0,20$; $F = 3,84$; $p < 0,001$). A porção explicada unicamente pelos descritores espaciais representou menos de 1% e não foi significativa ($R^2_{ajustado} = 0,001$; $F = 1,03$; $p = 0,4$). A interação entre os descritores ambientais e espaciais explicaram 3% da estrutura da taxocenose de girinos e o modelo que incluiu os três componentes juntos (ambiental, espacial e espaço-ambiental) foi significativo ($R^2_{ajustado} = 0,23$; $F = 3,56$; $p < 0,001$). A porção não explicada foi de 76%.

De acordo com a análise de perfis de similaridade (SIMPROF), há uma estruturação da taxocenose quanto à abundância nas poças. Três bifurcações do agrupamento foram ao acaso, indicando que estas espécies não diferiram entre si no uso dos corpos d'água, sendo elas: 1. Associadas principalmente à p31 (*D. elianae* e *D. minutus*); 2. Associadas principalmente à p30 (*Physalaemus* sp. e *Leptodactylus podicipinus*); e 3. Associadas

principalmente às p23 e p25 (*Pseudopaludicola* sp. e *L. fuscus*). Para as demais espécies, houve diferença quanto ao uso das poças. Para essas, considerando um padrão geral (35% ou mais de semelhança), podemos reconhecer cinco padrões: 1. Ocorrência pontual em p31 (*L. latrans*); 2. Associadas a poças temporárias (*P. marmoratus*, *E. nattereri*, *Elachistocleis bicolor*, *S. nasicus*, *P. albonotatus*, *P. mystacalis* e *P. centralis*); 3. Generalista (*S. fuscovarius*); 4. Associadas a poças permanentes ou semipermanentes (*H. raniceps*, *D. nanus*, *P. platensis*, *P. azurea*); e 5. Ocorrência pontual em p12 (*L. labyrinthicus*) (Figura 3).

DISCUSSÃO

A taxocenose de girinos apresentou uma distribuição não randômica nas poças, sendo que mesmo para espécies de uma mesma guilda, a coocorrência foi maior que ao acaso, corroborando o observado para toda a taxocenose de girinos e também para anuros em fase reprodutiva no mesmo local (Cap. 1). Esse resultado contraria o observado por Gotelli & McCabe (2002) para comunidades de peixes, anfíbios, répteis e a maioria dos invertebrados avaliados. Para girinos, resultados divergentes têm sido observados. Por exemplo, para uma taxocenose na região subtropical austral, houve coocorrência ao acaso quando considerado todas as espécies em conjunto, mas houve segregação entre as espécies dependendo da guilda e estação do ano considerada (Both et al., 2011a). Vasconcelos et al. (2011) observaram o oposto, de modo que houve uma estruturação da taxocenose quando considerado todas as espécies em conjunto, mas não para espécies categorizadas em guildas ecomorfológicas. E ainda, Moreira & Maltchik (2012) encontraram segregação entre as espécies dependendo da fase (adulto ou larval), hidroperíodo e área das poças. A coocorrência positiva entre as espécies registrada no presente estudo pode estar relacionada a um relaxamento das interações competitivas (Alford, 1999; Gotelli & Entsminger, 2009), de modo que outros fatores estariam atuando como estruturadores desta taxocenose.

Taxocenoses de girinos são altamente dinâmicas uma vez que as relações ecológicas reguladoras (i.e. predação, competição e condições ambientais) podem ser alteradas ao longo do tempo (Heyer, 1973; Werner et al., 2007; Hartel et al., 2011). Neste estudo, a taxocenose foi observada no início da estação reprodutiva e, neste período, os fatores que explicaram a substituição de espécies entre as poças foram os descritores ambientais: área, hidroperíodo e cobertura vegetal da lâmina d'água. Isso foi observado para ambas as abordagens (i.e. guildas e espécies em conjunto).

A permanência temporal das poças é considerada o principal estruturador das taxocenoses de girinos, principalmente por regular a relação entre o tempo de desenvolvimento larval e predação (Heyer et al., 1975; Wellborn et al., 1996). Assim, é esperado um aumento de espécies no sentido de duração efêmera para temporária e uma diminuição no sentido temporária para permanente (Heyer et al., 1975; Snodgrass et al., 2000). De fato, a estrutura da taxocenose avaliada neste estudo variou ao longo de um gradiente de hidroperíodo. Adicionalmente, as guildas bentônica e nectônica foram associadas principalmente com poças de menor hidroperíodo, enquanto as guildas macrófaga e suspensor-raspador foram associadas a poças com maior hidroperíodo. Both et al. (2011a) também observaram uma estruturação das guildas de girinos em função do gradiente de profundidade e permanência das poças, com resultados similares para suspensor-raspador e bentônica. Assim, a distribuição das guildas nas poças possivelmente é resultado da interação entre os atributos das espécies com os filtros ambientais, dentro os quais, o tempo de permanência das poças constitui o mais influente.

Diferentes estratégias de desenvolvimento larval são utilizadas ao longo do gradiente de hidroperíodo (Richardson, 2002), de modo que espécies que tipicamente se desenvolvem em poças permanentes podem ser excluídas de poças temporárias por diferirem em habilidades competitivas e mecanismos antipredatórios, sendo o contrário também verdadeiro (Alford, 1999; Gunzburger & Travis, 2004). Nesse sentido, não surpreende que a segregação de espécies com uso similar das poças seja relacionada à permanência temporal desses ambientes (figura 3). O grupo de espécies observadas em poças temporárias foi o mais numeroso. A maioria das espécies deste grupo possui desovas em ninhos de espuma e atividade reprodutiva associada a grandes volumes de precipitação, especialmente no início da estação chuvosa (Rodrigues et al., 2004; Giaretta & Menin, 2004; Cap. 3). Essas características favorecem o uso de poças temporárias na medida em que conferem vantagem contra a dessecação dos ovos e que os girinos podem se beneficiar do aumento de produtividade primária e da baixa competição e predação em poças recentes (Wellborn et al., 1996; Alford, 1999).

Em poças de hidroperíodo mais longo, o estabelecimento dos girinos está relacionado principalmente com a sobrevivência à predação (Azevedo-Ramos, 1999). Neste estudo, quatro espécies (*H. raniceps*, *D. nanus*, *P. platensis* e *P. azurea*) compuseram o grupo associado a poças permanentes ou semipermanentes. Adultos destas espécies apresentam reprodução prolongada e são generalistas no uso dos ambientes reprodutivos, frequentemente associados

a esse tipo de ambiente (Prado et al., 2005; Santos et al., 2007; Cap. 1). Girinos dessas espécies já foram registrados em poças de maior hidroperíodo (Santos et al., 2007; Vasconcelos et al., 2011) e assim, é possível que utilizem com sucesso esses ambientes. Dessa forma, as diferentes estratégias reprodutivas utilizadas pelas espécies foram responsáveis pela distribuição dos girinos ao longo do gradiente de hidroperíodo. As demais espécies apresentaram um padrão pontual de uso das poças, o que possivelmente está relacionado à baixa ocorrência e abundância dessas espécies no estudo.

Ambientes maiores potencialmente abrigam um maior número de espécies (MacArthur & Wilson, 1967). No entanto, essa relação tem sido considerada contraditória para organismos aquáticos uma vez que o isolamento, o hidroperíodo e características estruturais das poças também influenciam as taxocenoses (Oertli et al., 2002; Scheffer et al., 2006). Para anuros, a estrutura das taxocenoses pode variar entre poças de diferentes tamanhos, sem que poças menores sejam subgrupos das maiores (Snodgrass et al., 2000). No presente estudo, a taxocenose se mostrou estruturada ao longo de um gradiente de área e um maior número de espécies foi associado com poças menores. No entanto, o efeito desse descritor variou de acordo com sua interação com o hidroperíodo. Assim, algumas poças nos extremos opostos do gradiente de área, mas que apresentaram mesmo hidroperíodo, também possuíam taxocenoses similares (e.g. poças permanentes grandes p21 e p33, e pequenas p4, p7, p11 e p32, figura 2). Quanto às guildas ecomorfológicas, macrófaga e suspensor-filtrador foram associadas positivamente com a área das poças, enquanto bentônica e nectônica foram associadas com poças menores. Estas últimas guildas abrangem grande parte das espécies registradas e sua relação com a área da poça corrobora o observado para as espécies consideradas em conjunto.

A taxocenose de girinos também respondeu a um gradiente de cobertura vegetal da lâmina d'água. A vegetação aquática aumenta a complexidade ambiental, afeta a produtividade primária, a ciclagem de nutrientes e conseqüentemente, as populações de animais aquáticos (Padial et al., 2009; Thomaz & Cunha, 2010). Esse descritor tem reconhecida importância para taxocenoses de girinos (Peltzer & Lajmanovich, 2004; Prado et al., 2009), inclusive para espécies observadas neste estudo. Em função da diversidade ecomorfológica, espécies de anuros podem ocupar diferentes micro-habitats (Altig & Johnston, 1989; Kopp & Eterovick, 2006) e assim, um aumento da heterogeneidade proporcionada pela vegetação aquática poderia favorecer a sobrevivência de mais espécies.

Adicionalmente, a vegetação aquática pode diminuir a pressão de predação sobre larvas de anfíbios (Holomuzki, 1986; Kopp et al., 2006) e aumentar a superfície de aderência para a comunidade perifítica, o que favorece espécies de guildas raspadoras (Hinojosa-Garro et al., 2010). Nesse estudo, as guildas nectônica e bentônica foram positivamente relacionadas com a cobertura vegetal da lâmina d'água entre 31 e 70 cm de altura. Nas poças amostradas, as plantas que atingiam este estrato de altura (gramíneas, juncos e pequenos arbustos) possuem raízes fixas no solo, com caules e folhas expostos na água, disponibilizando superfícies amplas de alimentação para os girinos. Assim, a vegetação aquática parece ter favorecido a utilização das poças pelos girinos através de diferentes mecanismos.

A proximidade espacial pode favorecer a ocorrência de taxocenoses semelhantes por facilitar o intercâmbio de espécies (MacArthur & Wilson, 1967), o que já foi observado para anuros em fase reprodutiva, inclusive na área do presente estudo (Marsh et al., 1999; Lehtinen & Galatowitsch 2001; Cap. 1). No entanto, o arranjo espacial não tem sido reconhecido como regulador das taxocenoses de girinos (Gascon, 1991; Eterovick, 2003; Both et al., 2011b). Isso pode indicar que as espécies de anuros não se reproduzem efetivamente em todas as poças em que há machos vocalizando, ou ainda, que há sobrevivência diferencial das desovas e girinos de acordo com as limitações ambientais encontradas nas poças (Heyer, 1975; Schiersari et al., 2006). De fato, o arranjo espacial não foi importante na estruturação da taxocenose de girinos, sendo que toda a influência espacial estava relacionada aos descritores ambientais.

Neste estudo, abordagem por guildas ecomorfológicas corroborou os resultados observados na abordagem considerando todas as espécies em conjunto, no entanto, indicou uma parcela menor da variação do uso das poças pelos girinos. A presença dos girinos nas poças depende da estratégia reprodutiva dos adultos e, neste estudo, uma única guilda agrupou 55% das espécies registradas, abrangendo espécies com diferentes estratégias reprodutivas. Assim, a categorização por guildas mascarou a importância dos descritores ambientais para a maioria das espécies e valorizou para algumas, uma vez que três das seis guildas foram compostas por apenas uma espécie. Esse resultado indica que a abordagem funcional foi menos adequada para representar a influência dos descritores ambientais sobre a taxocenose de girinos, de forma que a diferença entre as espécies forneceu informações em uma escala mais refinada sobre o padrão de uso dos ambientes reprodutivos.

As espécies coocorreram em maior frequência que ao acaso e responderam à variação de descritores ambientais das poças em ambas as abordagens utilizadas (espécies e guildas).

Strauß et al. (2010) observaram baixa diversidade funcional, mesmo em uma taxocenose de girinos altamente rica, indicando que as diferentes espécies responderam aos mesmos filtros ambientais, com baixa importância da competição. É possível que esse também seja o caso da taxocenose aqui estudada, de forma que a coocorrência positiva seria causada por um grande número de espécies respondendo aos mesmos descritores ambientais. Nesse sentido, o padrão observado seria resultado da explosão reprodutiva que acompanha o início das chuvas, característica de climas com evidente sazonalidade climática (Heyer, 1973; Prado et al., 2005; Cap. 3). Assim, nossos resultados concordam com a hipótese de que as taxocenoses de girinos são o reflexo da interação entre os atributos das espécies e características ambientais, com predação e heterogeneidade no uso dos recursos sendo reguladores mais importantes que competição (e.g. Heyer, 1976; Azevedo-Ramos et al., 1999; Strauß et al. 2010). Adicionalmente, observamos que poças formadas com as chuvas da estação (i.e. temporárias) abrigam um maior número de espécies e de composição distinta das poças permanentes, devendo ser protegidas e reconhecidas como importantes ambientes reprodutivos para os anfíbios do Cerrado.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à S. Iop pela ajuda durante a coleta de dados. F. P. Maragno agradece a CAPES pela bolsa de doutorado. S. Z. Cechin é grata ao CNPq (proc. 303359/2009-9) e C. P. A. Prado, à FAPESP (JP - proc. 2009/12013-4) e CNPq (proc. 471106/2010-0) pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

- Alford, R.A, 1999. Ecology: resource use, competition and predation. In McDiarmid, R. & R. Altig (eds.), *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London, 240-278.
- Altig, R. & G. F. Johnston, 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3:81–109.
- Amarante, D., 2011. Distribuição espaço-temporal de comunidades de girinos (Amphibia: Anura) no cerrado sul-mato-grossense. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Maria, Brasil.

- Azevedo-Ramos, C., W. E. Magnusson & P. Bayliss, 1999. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a Savanna area in central Amazonia. *Copeia* 1999:22–33.
- Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51–68.
- Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau, 1992. Partialling out the special component of ecological variation. *Ecology* 73:1045–1055.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet & H. Tuomisto, 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826–1832.
- Borcard, D., F. Gillet, & P. Legendre, 2011. *Numerical Ecology with R*. Springer, New York.
- Both, C. S., A. S. Melo, S. Z. Cechin & S. M. Hartz, 2011a. Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter? *Acta Oecologica* 37:140–145.
- Both, C. S., S. Z. Cechin, A. S. Melo & S. M. Hartz, 2011b. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? *Austral Ecology* 36:530–536.
- Buckley, L. B. & W. Jetz, 2010. Lizard community structure along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology* 79:358–365.
- Clarke, K. R & R. N. Gorley, 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Collins, J. P. & H. M. Willbur, 1979. Breeding habits and habitats of the amphibians of the Edwin's S. George Reserve, Michigan, with notes on the local distribution of fishes. *Occasional Papers of Zoology*. 686:1–34.
- Embrapa (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária), 2012. Available in:<http://www.cpa0.embrapa.br/clima/index.php?pg=chuvams&cad=2&cidade=Nioaque&estacao=&intervalo=1>.
- Eterovick, P. C., 2003. Distribution of anuran species among montane streams in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19:219–228.
- Gascon, C., 1991. Population-and community-level analyses of species occurrences of central Amazonian rainforest tadpoles. *Ecology* 75:1731–1746.
- Giaretta, A. A. & M. Menin, 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of a species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Natural History* 38:1711–1722.
- Gotelli, N. J. & D. J. McCabe, 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83:2091–2096.

- Gotelli, N. J. & G. R. Graves, 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Gotelli, N. J. & G. L. Entsminger, 2009. EcoSim: Null models software for ecology (version 7). Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gunzburger, M. S. & J. Travis, 2004. Evaluating predation pressure on green treefrog larvae across a habitat gradient. *Oecologia* 140:422–429.
- Hájek, M., J. Roleček, K. Cottenie, K. Kintrová, M. Horsák, A. Poulíčková, P. Hájková, M. Fránková & D. Dítě, 2011. Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography* 38:1683–1693.
- Hartel, T., R. Bancila & D. Cogalniceanu, 2011. Spatial and temporal variability of aquatic habitat use by amphibians in a hydrologically modified landscape. *Freshwater Biology* 56:2288–2298.
- Heino, J., 2009. Species co-occurrence, nestedness and guild environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 54:1947–1959.
- Heyer, W. R., 1973. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. *Journal of Herpetology* 7:337–361.
- Heyer, W. R., R. W. McDiarmid & D. L. Weigmann, 1975. Tadpoles predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100–111.
- Heyer, W. E., 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contributions to Zoology* 242:1–27.
- Hinojosa-Garro, D., C. F. Mason & G. J. Underwood, 2010. Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. *Fundamental and Applied Limnology* 177:19–37.
- Hofer, U., L. Bersier & D. Borcard, 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level. *Oikos* 106:366–376.
- Holomuzki, J. R., 1986. Predator avoidance and diel patterns of microhabitat use by larval tiger salamanders. *Ecology* 67:737–748.
- Hubbell, S. P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, New Jersey.

- Kopp, K. & P. C. Eterovick, 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 40:1813–1830.
- Kopp, K., M. Wachilevski & P. C. Eterovick, 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* 84:136–140.
- Kopp, K., L. Signorelli & R. P. Bastos, 2010. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, estado de Goiás, Brasil. *Iheringia, Série Zoológica* 100:192–200.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf & F. Rubel, 2006. World map of the Köppen-Geiger climatic classification update. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259–663.
- Lawer, S. P. & P. J. Morin, 1993. Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology* 74:174–182.
- Legendre, P. & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology* (2nd edition). Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P. & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271–280.
- Lehtinen, R. M. & S. M. Galatowitsch, 2001. Colonization of restored wetlands by amphibians in Minnesota. *The American Midland Naturalist* 145:388–396.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau & A. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601–613.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Marsh, D. M., E. H. Fegraus & S. Harrison, 1999. Effects of breeding pond isolation on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Animal Ecology* 57:793–703.
- McDiarmid, R. W. & R. Altig, 1999. *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Moreira, L. F. B. & L. Maltchik, 2012. Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33:261–271.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca & J. Kent, 2005. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.

- Oertli, B., D. A. Joye, E. Castella, R. Juge, D. Cambin & J. Lachavanne, 2002. Does size matters? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* 104:59–70.
- Padial, A. A., S. M. Thomaz & A. A. Agostinho, 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624:161–170.
- Peltzer, P. M. & R. C. Lajmanovich, 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity Conservation* 13:1833–42.
- Peres-Neto, P. R. & P. Legendre, 2010. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19:174–184.
- Pott, A. & V. J. Pott, 2003. Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do Sul. In Costa, R. B. (org.). *Fragmentação Florestal e Alternativas de Desenvolvimento Rural na Região Centro-Oeste*. UCDB, Campo Grande, 26-52.
- Prado, C. P. A., M. Uetanabato & C. F. B. Haddad, 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26:211–221.
- Prado, V. M., M. G. Fonseca, F. V. R. Almeida, O. N. Junior & D. C. Rossa-Feres, 2009. Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology* 4:275–285.
- R Development Core Team, 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Rao, C. R., 1964. The use and interpretation of principal analysis in applied research. *Indian Journal of Statistics* 26:329–358.
- Richardson, J. M. L., 2002. A comparative study of phenotypic traits related to resource utilization in anuran communities. *Evolutionary Ecology* 16: 10–122.
- Rizzini, C. T., 1979. *Tratado de fitogeografia do Brasil* (2nd vol.). Aspectos ecológicos. Hucitec/Edusp, São Paulo.
- Rodrigues, D. J., M. Uetanabaro & F. S. Lopes, 2004. Reproductive strategies of *Physalaemus nattereri* (Steindachner, 1863) and *P. albonotatus* (Steindachner, 1864) at Serra da Bodoquena, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista Española de Herpetología* 18:63–73.

- Rossa-Feres, D. C. & F. Nomura, 2006. Caracterização e chave taxonômica para girinos (Amphibia: Anura) da região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 6: BN00706012006.
- Santos T. G., D. C. Rossa-Feres & L. Casatti, 2007. Diversidade e distribuição espaço temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia Série Zoológica* 97:37–49.
- Scheffer, M., G. J. Van Geest, K. Zimmer, E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. G. Butler, M. A. Hanson, S. Declerck & L. De Meester, 2006. Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos* 112:227–231.
- Schiersari, L., S. D. Peacor & E. E. Werner, 2006. The growth–mortality tradeoff: evidence from anuran larvae and consequences for species distributions. *Oecologia* 149:194–202.
- Segalla, M. V., U. Caramaschi, C. A. G. Cruz, P. C. A. Garcia, T. Grant, C. F. B. Haddad & J. Langone, 2012. Brazilian amphibians – List of species. Accessible at <http://www.sbherpetologia.org.br>. Sociedade Brasileira de Herpetologia.
- Silva, W. R. & A. A. Giaretta, 2008. Seleção de sítios de oviposição em anuros (Lissamphibia). *Biota Neotropica* 8:243–248.
- Simberloff, D. & T. Dayan, 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:115–143.
- Snodgrass J. W., M. J. Komoroski, A. L. Bryan & J. Burger, 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology* 14:414–419.
- Stone, L. & A. Roberts, 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85:74–79.
- Strauß, A., E. Reeve, R. Randrianaina, M. Vences & J. Glos, 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. *BMC Ecology* 10:1–10.
- Tarr, T. L., M. J. Baber & K. J. Babbitt, 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology Management* 13:321–34.

- Thomaz, S. M. & E. R. Cunha, 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22:218–236.
- Toft, C. A., 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1:1–21.
- Vasconcelos, T. S., T. G. Santos, D. C. Rossa-Feres & C. F. B. Haddad, 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673:93–104.
- Veloso, H. P., A. L. R. Rangel & J. C. A. Lima, 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Wellborn, G. A., D. K. Skelly & E. E. Werner, 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:337–363.
- Werner, E. E., K. L. Yurewicz, D. K. Skelly & R. A. Relyea, 2007. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. *Oikos* 116:1713–1725.
- Williams, D. D., 2006. *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, New York.

TABELAS

Tabela 1. Composição taxonômica, porcentagem de abundância (%N), de ocorrência (%OC) e guildas ecomorfológicas de girinos registrados 35 poças em área de Cerrado, Brasil.

Espécies	%N	%OC	Guilda
Hylidae			
<i>Dendropsophus elianeae</i> (Napoli and Caramaschi, 2000)	0,08	2,86	Macrófaga
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	0,45	17,14	Nectônica
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	1,03	45,71	Macrófaga
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope 1862	3,35	31,43	Bentônica
<i>Phyllomedusa azurea</i> Cope, 1862	0,64	31,43	Suspensor-raspador
<i>Pseudis platensis</i> Gallardo 1961	0,36	31,43	Nectônica
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	2,10	22,86	Nectônica
<i>Scinax nasicus</i> (Cope, 1862)	42,9	88,57	Nectônica
Leptodactylidae			
<i>Eupemphix nattereri</i> Steindachner, 1863	10,4	68,57	Bentônica
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	0,05	20,0	Bentônica
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	0,02	2,86	Carnívoro
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)*	0,01	2,86	Bentônica
<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)	2,01	11,43	Bentônica
<i>Physalaemus albonotatus</i> (Steindachner, 1864)	14,8	68,57	Bentônica
<i>Physalaemus centralis</i> Bokermann, 1962	1,54	34,29	Bentônica
<i>Physalaemus marmoratus</i> (Reinhardt and Lütken, 1862)	10,8	60,0	Bentônica
<i>Physalaemus</i> sp.	0,19	5,71	Bentônica
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)	1,33	34,29	Bentônica
<i>Pseudopaludicola</i> sp.	0,09	10,40	Bentônica
Microhylidae			
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	7,78	71,43	Suspensor-filtrador

Tabela 2. Descritores ambientais e espaciais retidos pela seleção prévia de variáveis que influenciam girinos em área de Cerrado, Brasil. Onde: * para $0,01 < p \leq 0,05$ e ** para $p \leq 0,01$. CVA = cobertura vegetal da lâmina d'água e CVA II = Cobertura vegetal da lâmina d'água entre 31 e 70 cm.

Descritores	Espécies		Guildas	
	R ² ajustado	F	R ² ajustado	F
Hidroperíodo	0,16	7,60**	0,06	3,04*
% CVA	0,21	3,21**	-	-
Área	0,25	1,91*	0,11	3,06*
% CVA II	-	-	0,18	2,72*
PCNM 4	0,03	2,14*	-	-

Tabela 3. Resumo das análises de redundância (RDA) relacionando a estrutura da taxocenose de girinos com os descritores ambientais e espaciais de 35 poças em área de Cerrado, Brasil, considerando duas escalas: espécies em conjunto e categorizadas por guildas ecomorfológicas.

	Espécies				Guildas		
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA (PCNM)	RDA1	RDA2	RDA3
Auto-valores	0,09	0,02	0,01	0,03	0,02	0,01	0,01
% cumulativa explicada	0,22	0,27	0,30	0,06	0,09	0,17	0,19

Tabela 4. Coeficientes canônicos dos descritores ambientais gerados pela análise de redundância (RDA) para girinos em área de Cerrado, Brasil. Onde: CVA = cobertura vegetal da lâmina d'água e CVA II = Cobertura vegetal da lâmina d'água entre 31 e 70 cm.

Descritores ambientais	Espécies			Guildas		
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3
Área	-0,42	-0,44	0,79	0,11	0,99	0,11
Hidroperíodo	-0,90	-0,43	-0,01	-0,75	0,66	-0,03
% CVA	0,59	-0,67	-0,47	-	-	-
% CVA II	-	-	-	-0,01	-0,19	0,98

FIGURAS

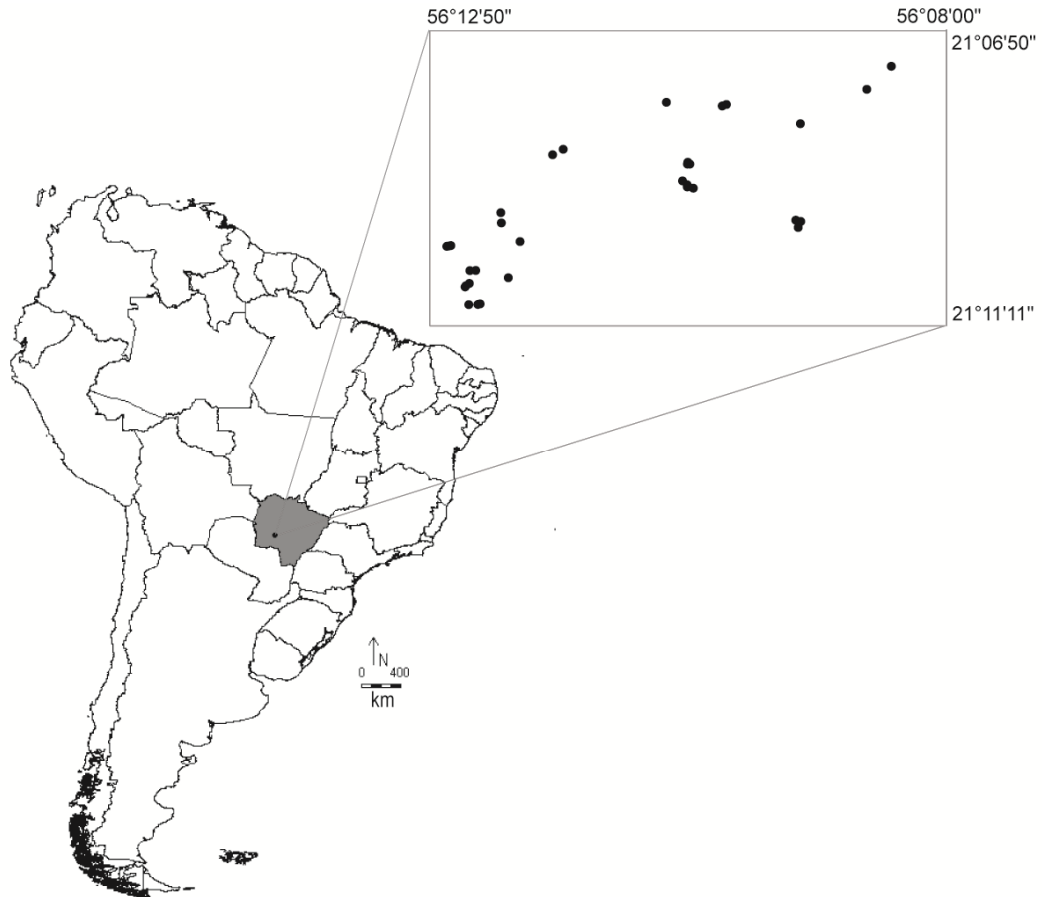


Figura 1. Local do estudo da taxocenoses de girinos em área de Cerrado, centro-oeste do Brasil. Destaque para o estado de Mato Grosso do Sul, onde o ponto indica a posição das propriedades rurais visitadas, município de Nioaque. A posição das 35 poças amostradas é indicada em detalhe.

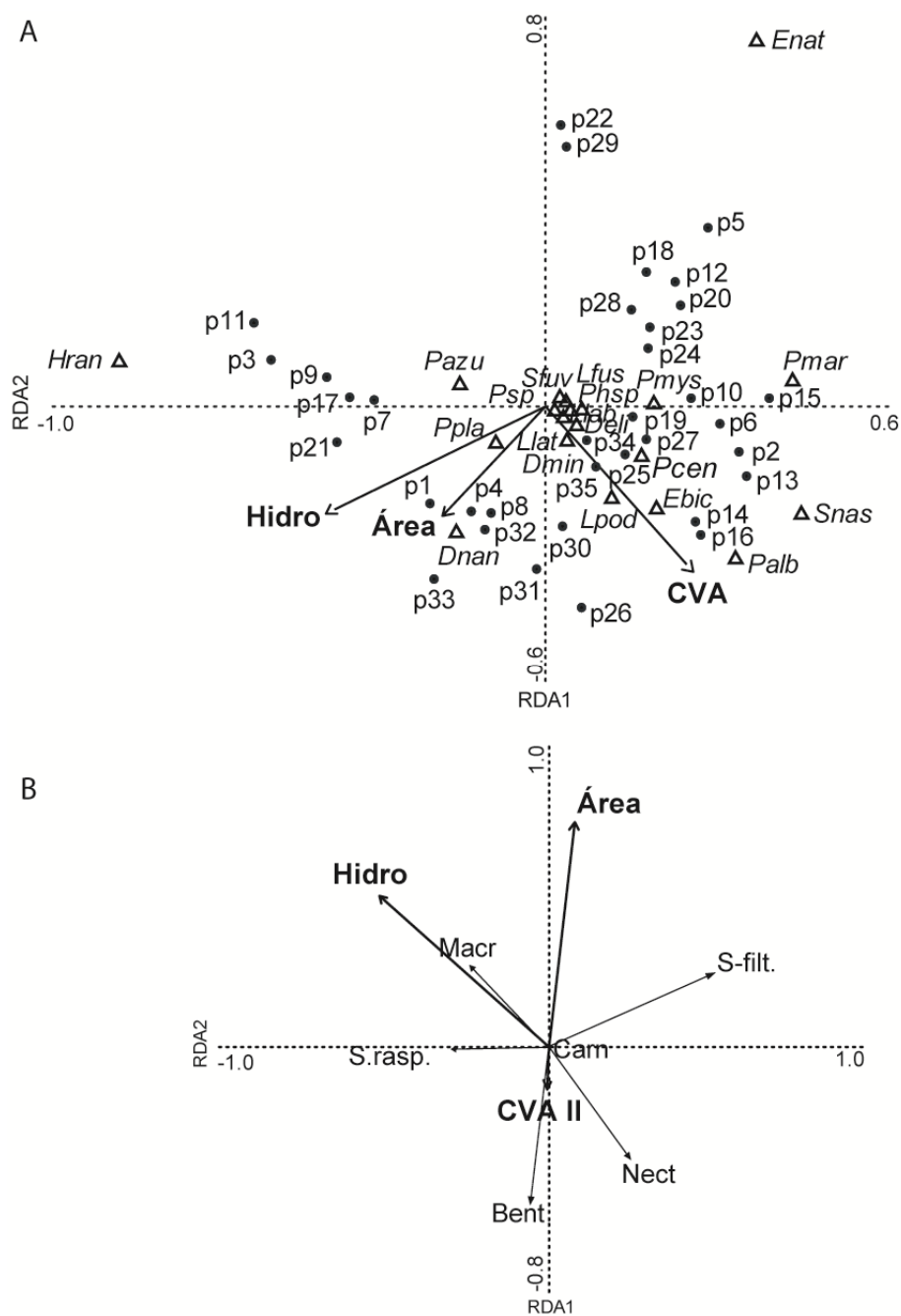


Figura 2. Ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Redundância (RDA) relacionando a estrutura da taxocenose de girinos em área de Cerrado, Brasil, aos descritores ambientais significativas para o modelo considerando todas as espécies em conjunto (A) e guildas ecomorfológicas (B). Descritores ambientais são representados pelas linhas, onde: Hidro = hidroperíodo; Área= área das poças; CVA = porcentagem da cobertura vegetal da lâmina d'água; CVA II = porcentagem da cobertura vegetal da lâmina d'água entre 31 e 70 cm. Em (A): círculos escuros representam as amostras (poças 1 a 35). Por questões visuais, as

tendências de aumento de abundância das espécies em função dos descritores ambientais estão indicadas por triângulos que representam a extremidade das setas. Deli = *Dendropsophus elianeae*; Dmin = *D. minutus*; Dnan = *D. nanus*; Hran = *H. raniceps*; Pazu = *Phyllomedusa azurea*; Ppla = *Pseudis platensis*; Sful = *Scinax fuscovarius*; Snas = *S. nasicus*; Enat = *Eupemphix nattereri*; Palb = *Physalaemus albonotatus*; Pcen = *P. centralis*; Pmar = *P. marmoratus*; Phsp = *Physalaemus* sp.; Pmys = *Pseudopaludicola mystacalis*; Psp = *Pseudopaludicola* sp.; Lfus = *Leptodactylus fuscus*; Llab = *L. labyrinthicus*; Llat = *L. latrans*; Lpod = *L. podicipinus*; Ebic = *Elachistocleis bicolor*. Em (B): S-rasp. = Suspensor-raspador; Macr = macrófago; Bent = bentônico; Nect= nectônico; S-filt. = suspensor-filtrador; Carn = carnívoro.

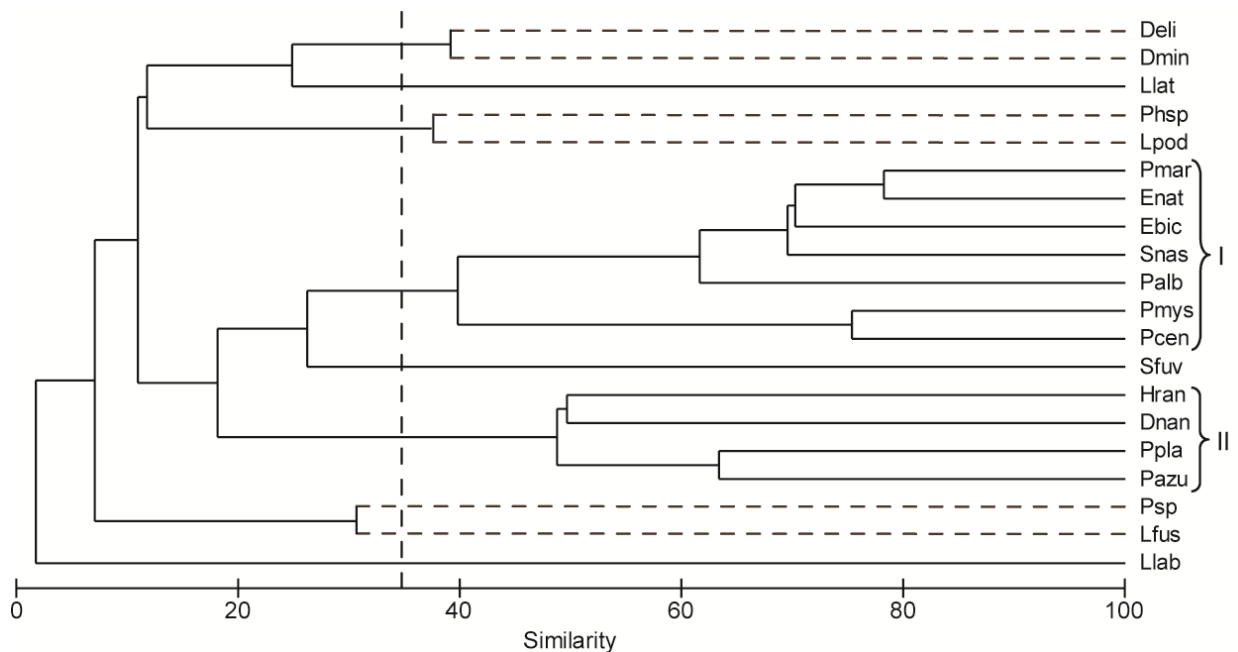


Figura 3. Agrupamento gerado pela análise de perfis de similaridade (SIMPROF) para girinos em área de Cerrado, Brasil. Onde: I. Maior utilização de poças temporárias; II. Maior utilização de poças permanentes ou semipermanentes. Abreviação dos nomes das espécies em Figura 2.

ARTIGO 3

PARTILHA TEMPORAL DA ESTAÇÃO REPRODUTIVA EM UMA TAXOCENOSE DE ANUROS DE UMA ÁREA DE CERRADO, BRASIL

Resumo. Em regiões onde a atividade reprodutiva das espécies está concentrada no período chuvoso, a partilha temporal pode favorecer o sucesso reprodutivo. Neste estudo, testamos a ocorrência de partilha temporal da estação reprodutiva entre espécies de anuros de uma região de pronunciada sazonalidade quanto à precipitação. Adicionalmente, testamos a influência da precipitação mensal durante a estação chuvosa e da temperatura e umidade relativa do ar, registradas no momento da atividade de vocalização, sobre a abundância de indivíduos em atividade de vocalização. O estudo foi desenvolvido em área de Cerrado, durante duas estações chuvosas. Identificamos partilha da estação reprodutiva, com quatro guildas temporais: espécies com vocalização prolongada ao longo da estação; mais intensa no início; mais intensa no final; e ocorrências reprodutivas pontuais. A precipitação mensal não explicou a variação na abundância ou riqueza da taxocenose, mas foi importante para três espécies. Para 44% das espécies e para a abundância total de anuros, encontramos relações significativas com as variáveis meteorológicas registradas no momento da atividade de vocalização. Nossos resultados mostram que a partilha temporal foi um fator estruturador desta taxocenose e que a influência da precipitação não é constante ao longo da estação chuvosa, estimulando principalmente o início da atividade reprodutiva e a atividade das espécies com reprodução explosiva.

Palavras-chave: anfíbios, comunidade, modelos nulos, sobreposição de nicho, reprodução.

Abstract. In regions where species reproduce in the rainy season, temporal partitioning may favor the reproductive success. In this study, we tested the occurrence of temporal partitioning of the reproductive season among anurans from a region of pronounced rainfall seasonality.. Additionally, we tested the influence of monthly rainfall and climatic variables registered at the moment of calling activity on the abundance of calling individuals. The study was conducted in a Cerrado area, during two rainy seasons. Temporal partitioning of the reproductive season was detected for this anuran assemblage, with four guilds: species with prolonged calling activity throughout the season; more intense calling activity at the beginning; more intense calling activity at the end, and occasional occurrences. Monthly rainfall did not explain assemblage abundance or richness, but was important for three species. For 44% of the species and for the total abundance of anurans, we found a significant correlation with climatic variables recorded at the moment of the calling activity. Our results showed that temporal partitioning was an important factor structuring this assemblage, and that the influence of precipitation was not constant throughout the rainy season, stimulating mainly the start of the reproductive activity and the activity of species with explosive reproduction.

Key-words: amphibians, community, null models, niche overlap, reproduction.

INTRODUÇÃO

Em conjunto com dieta e hábitat, o tempo é considerado um dos principais eixos do nicho ecológico partilhado pelas espécies (Pianka, 1973; Schoener, 1974). A partilha temporal pode ocorrer em diferentes escalas, sendo reconhecida como uma estratégia de evitar competição (Carothers & Jaksic, 1984; Anten & Hirose, 1999; Albrecht & Gotelli, 2001). Para os anfíbios anuros com reprodução em ambientes lênticos, as densas agregações formadas nos ambientes reprodutivos representam desafios para o reconhecimento e encontro de parceiros, encontro de sítios adequados para oviposição e desenvolvimento larval (Wells, 2007). Além disso, o alto custo energético da comunicação vocal pode gerar uma relação de custo-benefício entre a duração do período de vocalização e o sucesso reprodutivo (Wells, 2007). Para anuros, variações entre as espécies têm sido registradas tanto em relação ao período diário de atividade reprodutiva (i.e. diurno e noturno), quanto à intensidade da atividade dentro de um mesmo turno (Menin et al., 2008; Van Sluys et al., 2012). Adicionalmente, a variação no período reprodutivo pode corresponder a diferentes estações climáticas ou uma mesma estação (Crump, 1982; Kopp et al., 2010). No entanto, a partilha temporal tem sido considerada como de menor importância na estruturação das taxocenoses de anuros (Toft, 1985; Both et al., 2011; Vasconcelos et al., 2011).

O período reprodutivo dos anuros emerge da interação entre as tolerâncias e as necessidades da fase adulta e larval, quando presente. Nesse sentido, a partilha temporal pode estar relacionada às estratégias e modos reprodutivos das espécies que compõem as taxocenoses, já que cada espécie pode responder de forma diferente às variações climáticas (Gottsberger & Gruber, 2004; Saenz et al., 2006). Por exemplo, espécies com adaptações que protejam os embriões da dessecação (e.g. desovas em de ninhos de espuma) tendem a ser mais tolerantes às variações do nível da água das poças (Giaretta & Menin, 2004). Além disso, fatores que influenciam o desenvolvimento larval, como a densidade de girinos e a ordem de colonização dos corpos d'água, podem exercer uma forte influência sobre o crescimento e sobrevivência dos indivíduos (Lawler & Morin, 1993; Van Buskirk, 2005). E ainda, a duração do período larval está intimamente relacionada com o hidroperíodo dos corpos d'água utilizados (Heyer et al., 1975; Richardson, 2002), que por sua vez podem estar relacionados com o regime climático da região.

Os fatores meteorológicos influenciam diretamente a atividade reprodutiva dos anuros através da maturação das gônadas e tolerâncias fisiológicas dos indivíduos, gerando padrões

de atividade que são regulados principalmente pelo fotoperíodo, temperatura e precipitação (Duellman & Trueb, 1994; Saenz et al., 2006; Both et al., 2008). Nesse sentido, em regiões onde não há evidente sazonalidade do período chuvoso, a atividade reprodutiva dos anuros pode ocorrer continuamente ou ser associada à variação sazonal de temperatura e fotoperíodo (e. g. Townsend & Stewart, 1994; Both et al., 2008). Já em regiões de evidente sazonalidade das chuvas, a precipitação é o principal fator relacionado à reprodução dos anuros de forma que a estação chuvosa é o período que concentra a atividade reprodutiva das espécies, gerando um padrão de alta sobreposição temporal (Prado et al., 2005, Kopp & Eterovick, 2006). Nessas regiões, as variações meteorológicas podem também afetar indiretamente o padrão reprodutivo dos anuros através da alteração da disponibilidade e duração dos habitats reprodutivos (Eterovick & Sazima, 2000; Gómes-Rodríguez et al., 2010a; Todd et al., 2011).

Em uma escala mais refinada, fatores meteorológicos que variem em sua amplitude em um curto espaço de tempo (e.g. dias), como temperatura e umidade do ar, também podem influenciar a atividade reprodutiva dos anuros, mesmo dentro do período reprodutivo (Abrunhosa et al., 2006, Saenz et al., 2006, Van Sluys et al., 2012). Essa relação está associada principalmente com as tolerâncias fisiológicas das espécies e pode influenciar a atividade reprodutiva dos anuros de diferentes formas, como alterando a abundância de indivíduos em atividade de vocalização ou o uso dos micro-habitats reprodutivos (Duellman & Trueb, 1994; Mitchell 2001; Prado & Pombal, 2005).

O Cerrado está inserido em uma zona climática de evidente sazonalidade das chuvas e abriga aproximadamente 23% das espécies de anuros do Brasil (Segalla et al., 2012, Valdujo et al., 2012). O conhecimento sobre a anurofauna do Cerrado vem crescendo, com estudos desenvolvidos em diferentes regiões (Valdujo et al., 2012) e evidenciando um padrão reprodutivo sazonal (e. g. Eterovick & Sazima, 2000, Kopp & Eterovick, 2006), sem, no entanto, explorar a variação entre as espécies dentro de uma mesma estação chuvosa. Investigar a partilha temporal da estação reprodutiva pode fornecer informações mais detalhadas sobre padrões temporais em pequena escala e permitir inferências sobre as estratégias utilizadas pelos anfíbios para maximizar o sucesso reprodutivo e de desenvolvimento larval. Nesse sentido, buscamos testar a ocorrência de partilha temporal da estação reprodutiva entre as espécies de anuros. Adicionalmente, testamos se a precipitação mensal durante a estação chuvosa e as variáveis meteorológicas registradas no momento da atividade de vocalização são preditoras da abundância de indivíduos em atividade de vocalização. E ainda, para melhor explorar a variação temporal da atividade reprodutiva das

espécies durante e entre as duas estações chuvosas estudadas, analisamos a concentração da precipitação nos dois ciclos anuais que abrangeram o período do estudo.

MÉTODOS

Local de estudo e coleta de dados

O estudo foi desenvolvido no município de Nioaque, Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil. A região está inserida no Domínio do Cerrado, com formações vegetais compostas por Floresta Estacional Semidecídua (Veloso et al., 1991) que, nesta região, funcionam como um elo fitogeográfico entre o Chaco, Amazônia, Mata Atlântica e Floresta Meridional (Rizzini, 1979; Pott & Pott, 2003). O clima da região é tropical com inverno seco (Aw), apresentando duas estações bem definidas: seca, de abril a setembro, e chuvosa, de outubro a março (Kottek et al., 2006). A média mensal histórica das chuvas (de 1969 a 2006) para o município de Nioaque varia de 28 a 96 mm³ na estação seca e de 108 a 155 mm³ na estação chuvosa. O período de menor temperatura ocorre de maio a setembro, com valores médios mensais variando de 13 a 18°C. Nos meses quentes, outubro a março, a temperatura pode alcançar 40°C (Embrapa, 2012).

A amostragem foi realizada em duas propriedades rurais destinadas à pecuária (21°09'56,4" S e 56°10'18,9" O; 21°08'37,3" S e 56°10'14,6" O), onde parte da cobertura vegetal original foi substituída pela gramínea exótica *Brachiaria* sp., porém árvores esparsas e fragmentos de mata foram mantidos. Para a coleta de dados, monitoramos mensalmente a atividade de vocalização de machos de anuros em 37 corpos d'água durante duas estações chuvosas: outubro de 2009 a março de 2010 e outubro de 2010 a março de 2011. Cada corpo d'água foi visitado uma vez a cada mês e os turnos de observação iniciaram ao anoitecer, por volta das 19h e seguiram até que a atividade dos indivíduos diminuísse consideravelmente, por volta da meia noite.

As espécies foram identificadas por registro de vocalizações e inspeção visual dos indivíduos durante a busca ativa nos ambientes reprodutivos (corpos d'água). Para estimar a abundância das espécies, um mesmo observador percorreu as margens dos corpos d'água, registrando o número de machos em vocalização, sendo que o tempo gasto em cada corpo d'água variou de acordo com seu tamanho (*sensu* Scott & Woodward, 1994). Amostramos aproximadamente cinco corpos d'água por noite e alteramos a ordem de amostragem em cada mês para minimizar a interferência do horário de observação no registro do padrão de

atividade. Em cada corpo d'água, também registramos a temperatura e umidade relativa do ar durante a contagem de indivíduos em atividade de vocalização. Os valores de precipitação acumulada mensal foram obtidos da Estação da Embrapa Agropecuária Oeste (Embrapa, 2012).

Análise dos dados

Para determinar se há partilha da estação reprodutiva entre as espécies, utilizamos a abordagem de modelos nulos (Gotelli & Graves, 1996). Modelos nulos consideram uma comunidade real como base para simular padrões de distribuição randomicamente e assim testar a chance da comunidade biológica real estar estruturada ao acaso (Gotelli & Graves, 1996). Utilizamos o índice de sobreposição de nicho de Pianka (1973) e o algoritmo RA3. Esse algoritmo retém a amplitude do nicho de cada espécie, mas randomiza o recurso que será utilizado (i.e. mês). Optamos por assumir a utilização do recurso como equiprovável por considerar que os indivíduos poderiam potencialmente se reproduzir em qualquer mês das estações chuvosas. A análise utiliza a abundância das espécies e foi realizada para cada estação chuvosa, no programa Ecosin 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2009).

Utilizamos uma análise de agrupamento “Unweighted Pair Group Method of Arithmetic Averages” (UPGMA) para representar as guildas temporais, utilizando o índice de sobreposição de nicho de Pianka (1973) como medida de similaridade. A perda de informação durante o agrupamento foi medida pelo Coeficiente de Correlação Cofenético (r) (Romesburg, 1984). Valores de $r \geq 0,9$ são considerados de ótimo ajuste, $0,8 \leq r < 0,9$ representam um bom ajuste e $r \leq 0,7$ representam um ajuste muito pobre (Rohlf, 2000). Essas análises foram executadas no programa NTSYS 2.1 (Rohlf, 2000).

Para explorar a variação da precipitação ao longo dos dois ciclos anuais que abrangeram as estações chuvosas amostradas, transformamos os meses em ângulos (em intervalos de 30°) e a precipitação mensal ao longo de dois ciclos (abril de 2009 a março de 2010 e abril de 2010 a março de 2011) foi considerada como frequência. Registramos a inclinação do vetor médio, representando a média do tempo em que houve maior concentração de chuvas, e o comprimento do vetor médio (r), representando a concentração dos valores ao longo do ciclo. Essa medida varia de 0 (valores dispersos) a 1 (valores agrupados na mesma direção). Adicionalmente, comparamos a concentração da precipitação entre os dois ciclos anuais através de Qui-quadrado. Realizamos as análises no programa Oriana 2.02 (Kovach, 1994-2006).

Para testar se a precipitação acumulada mensal durante a estação chuvosa explica a atividade de vocalização das espécies, utilizamos regressão linear (Zar, 1999). Para isso, consideramos a abundância e a riqueza mensal da taxocenose e também a abundância mensal de cada espécie separadamente e realizamos a análise para as duas estações chuvosas em conjunto, totalizando 12 registros. Previamente à análise, transformamos todos os valores em $\text{Ln}(x+1)$ (Zar, 1999).

Por fim, testamos a influência da temperatura e umidade relativa do ar registradas no momento da amostragem sobre a atividade de vocalização das espécies. Para isso, consideramos todos os registros de atividades de vocalização e variáveis meteorológicas medidas em campo, totalizando 395 registros (soma dos 37 registros mensais durante os seis meses de cada estação, descontando situações em que alguns corpos d'água estavam secos). Excluímos da análise apenas aquelas espécies com registros extremamente pontuais (<5%). Previamente, transformamos todos os valores em $\text{Ln}(x+1)$ e em seguida, testamos essa relação através de regressão linear múltipla em uma abordagem por espécie e para a riqueza e abundância total da taxocenose (Zar, 1999).

RESULTADOS

Durante a estação chuvosa de 2009/2010 foram encontradas 22 espécies de anuros em atividade de vocalização nos 37 corpos d'água monitorados. Durante a estação chuvosa de 2010/2011, foram encontradas 23 espécies em 33 corpos d'água (quatro deles não mantiveram água na segunda estação). *Dendropsophus nanus*, seguida por *Scinax fuscomarginatus*, *D. elianeae* e *D. minutus* foram as mais abundantes em ambas as estações chuvosas (Tabela 1).

A sobreposição de nicho observada na taxocenose foi menor que a esperada pelo acaso em ambas as estações estudadas (média simulada = 0,51; média observada = 0,59; $p < 0,001$ e média simulada = 0,48; média observada = 0,56; $p < 0,001$, para primeira e segunda estação respectivamente). Para ambas as estações, a variância observada foi maior que a média esperada, indicando a presença de guildas temporais em escala mensal (média simulada = 0,08; variância observada = 0,09; $p = 0,02$; média simulada = 0,07; variância observada = 0,09; $p < 0,001$, para primeira e segunda estação respectivamente).

Os dois ciclos anuais diferiram entre si quanto ao período de maior concentração da precipitação ($\chi^2 = 514,64$; $p < 0,001$; $DF = 11$). No primeiro ciclo, houve maior volume chuvoso e menor concentração da precipitação (posição do vetor médio = $252,4^\circ$; $r = 0,23$).

Na estação chuvosa envolvida por este ciclo, outubro foi o mês com precipitação mais intensa e novembro o mês de menor volume de precipitação. Nos demais meses da estação, a intensidade chuvosa se manteve aproximadamente constante (Figura 1A). Nesta estação chuvosa, o número de espécies em atividade de vocalização variou de 15 (em novembro e março) a 20 (em outubro), sendo outubro também o mês de maior abundância de oito espécies (Figura 2A). Ainda nessa estação, janeiro foi o mês com maior abundância de anuros (27%) (Figura 2A).

Durante o segundo ciclo anual, houve maior concentração da precipitação, sendo que os maiores volumes chuvosos foram observados no último trimestre (janeiro, fevereiro e março) (posição do vetor médio = 291,4°; $r = 0,35$), (Figura 1B). Na estação chuvosa envolvida por este ciclo, o início da precipitação ocorreu em novembro, mas com volumes chuvosos baixos durante o primeiro trimestre da estação (Figura 1B). Nesta estação chuvosa, o número de espécies em atividade de vocalização variou de 15 (em março) a 19 (novembro), sendo novembro o mês de maior abundância para 14 espécies e também o mês com maior abundância total de anuros (37%) (Figura 2B).

Considerando mais de 70% de similaridade, identificamos seis guildas associadas a diferentes períodos da primeira estação chuvosa e cinco da segunda estação (Figura 3 A e B). Na primeira estação chuvosa, as guildas foram: 1. Espécies com atividade de vocalização ao longo de toda a estação chuvosa; 2. Maior atividade no final da estação; 3. Picos reprodutivos ocasionais; 4. Atividade decrescente ao longo da estação e ausente nos dois últimos meses; 5. Picos de atividade no início da estação; 6. Ocorrência pontual da atividade de vocalização em março. Para a segunda estação, as seguintes guildas temporais foram encontrados: 1. Espécies com pico de atividade de vocalização apenas no início das chuvas e espécies que continuam ao longo da estação chuvosa; 2. Atividade de vocalização decrescente ao longo da estação e ausente nos dois últimos meses; 3. Maior atividade no final da estação; 4. Picos reprodutivos intercalados com ausência; 5. Ocorrência pontual em janeiro.

A precipitação acumulada mensal durante as estações chuvosas não explicou a abundância mensal dos indivíduos em vocalização, nem a riqueza de espécies ($R^2_{aj} = 0,13$; $F = 2,71$; $p = 0,13$; $R^2_{aj} = -0,09$; $F = 0,06$; $p = 0,80$, respectivamente). Em abordagem por espécie, a abundância mensal de três delas, *D. elianae*, *D. nanus* e *S. fuscomarginatus*, foi explicada pela precipitação acumulada mensal ($R^2_{aj} = 0,27$; $F = 5,17$; $p = 0,04$; $R^2_{aj} = 0,32$; $F = 6,38$; $p = 0,02$; $R^2_{aj} = 0,42$; $F = 9,03$; $p = 0,01$, respectivamente).

As variáveis meteorológicas registradas no momento da atividade de vocalização foram preditoras da abundância de machos de oito espécies (44% do total) e da abundância total da taxocenose (Tabela 2). Para *D. nanus*, *Phyllomedusa azurea*, *S. fuscomarginatus* e *Elachistocleis bicolor*, a abundância dos machos em vocalização esteve relacionada com a temperatura e para *Hypsiboas raniceps*, *H. punctatus* e *Leptodactylus fuscus*, apenas a umidade relativa do ar foi importante. Apenas para *Pseudis platensis*, ambas as variáveis foram importantes para a atividade de vocalização dos machos. Adicionalmente, a abundância total no corpo d'água também foi relacionada à temperatura do ar no momento da vocalização (Tabela 2). *Dermatonotus muelleri*, *L. chaquensis*, *L. labyrinthicus*, *Physalaemus* sp., *P. cuvieri* e *P. limellum* ocorreram em <5% dos 395 registros e não foram considerados nas análises.

DISCUSSÃO

A taxocenose apresentou partilha temporal entre as espécies ao longo da estação reprodutiva, já que guildas puderam ser associados aos diferentes momentos da estação. Para anuros, uma segregação temporal entre as espécies, ao longo da estação reprodutiva, tem sido registrada com relação ao desenvolvimento larval e atividade dos adultos (Eterovick & Sazima, 2000; Gottsberger & Gruber, 2004, Kopp & Eterovick, 2006). No entanto, uma vez que muitas espécies podem ser encontradas vocalizando num mesmo período, uma importância secundária tem sido atribuída à partilha temporal dentro da estação reprodutiva (Toft, 1985; Santos et al., 2007). No presente estudo, a segregação temporal foi mais relacionada ao ápice da atividade de vocalização de cada espécie do que à substituição de espécies ao longo da estação.

Em ambas as estações chuvosas, o mesmo padrão reprodutivo foi observado, caracterizado por guildas de espécies com atividade de vocalização prolongada ao longo da estação, vocalização no início, no final e com eventos de reprodução ocasionais ao longo da estação chuvosa. Padrões temporais semelhantes têm sido reconhecidos para taxocenoses de anuros em regiões sazonais (Prado et al., 2005; Abrunhosa et al., 2006; Kopp et al., 2010). Os possíveis fatores responsáveis por essa variação temporal podem estar relacionados tanto às diferentes estratégias e modos reprodutivos utilizados, quanto à variação na complexidade estrutural dos ambientes reprodutivos ao longo do tempo (Abrunhosa et al., 2006; Gottsberger & Gruber, 2004; Gomés-Rodríguez et al., 2010a; Hartel et al., 2011).

Neste estudo, *Physalaemus marmoratus*, *E. bicolor*, *Eupemphix nattereri* e *L. labyrinthicus* apresentaram pico de atividade durante as primeiras chuvas da estação, de forma que o início tardio da precipitação na segunda estação foi acompanhado pelo atraso no início da atividade de vocalização dessas espécies. Ainda nessa guilda, *S. nasicus* e *L. fuscus* continuaram com a atividade de vocalização, de forma decrescente, ao longo da estação. Espécies com reprodução associada principalmente ao início das chuvas podem ser aquelas que se beneficiam da disponibilidade de corpos d'água recentes (Vignoli et al., 2007), onde potenciais competidores e predadores dos girinos são menos frequentes (Wellborn et al., 1996). Além disso, a presença de adaptações para proteção dos embriões contra dessecação (i. e. ninhos de espuma e câmaras subterrâneas) nas espécies de início de estação pode favorecer sua ocorrência em corpos d'água de menor estabilidade temporal (Giaretta & Menin, 2004). De fato, Gottsberger & Gruber (2004) também observaram que as espécies que reproduziam no início da estação chuvosa eram aquelas com desovas em ninhos de espuma.

A guilda com atividade de vocalização prolongada ao longo da estação chuvosa foi composto por 42% das espécies registradas neste estudo (*D. elianae*, *D. minutus*, *D. nanus*; *H. raniceps*, *P. platensis*, *P. azurea*, *S. fuscomarginatus*, *S. fuscovarius*, *P. albonotatus* e *P. mystacalis*). A maioria dessas espécies é considerada generalista quanto ao uso dos ambientes reprodutivos (Vasconcelos et al., 2009; Silva & Rossa-Feres, 2011), inclusive na área de estudo (Cap. 1). De forma similar, as espécies que compõem essa guilda também foram encontradas em atividade ao longo da estação chuvosa em outros estudos em regiões de clima sazonais, no entanto, a duração do período de vocalização variou entre as regiões (Prado et al., 2005; Kopp et al., 2010). Uma vez que as espécies dessa guilda são menos seletivas quanto às características dos corpos d'água, é possível que também sejam menos influenciadas pela variação ambiental ao longo da estação, reproduzindo-se de modo prolongado. Além disso, para três destas espécies (*D. elianae*, *D. nanus* e *S. fuscomarginatus*), a atividade de vocalização foi correlacionada à flutuação do volume de precipitação. Essas espécies têm sido observadas se reproduzindo ao longo do ano, mesmo em climas sazonais (Prado et al., 2005; Santos et al., 2007; Kopp et al., 2010). Nesse sentido, essa sensibilidade à precipitação pode estar associada com o melhor aproveitamento dos eventos de precipitação, mesmo fora da estação chuvosa, permitindo que se reproduzam ao longo do ano.

No final da estação chuvosa, houve um aumento da atividade de vocalização de *L. podicipinus*, *H. punctatus*, *Pseudopaludicola* sp., *P. cuvieri* e *P. limellum*. Destas, *L. podicipinus* apresentou um padrão mais constante ao longo da estação. Esta espécie pode se

reproduzir ao longo do ano e é generalista quanto ao uso de corpos d'água, desde que haja disponibilidade de margens rasas e com vegetação gramíneo-herbácea (Prado et al., 2002; Prado et al., 2005; Cap. 1). Por outro lado, *H. punctatus* foi claramente mais abundante no final da estação. Esta espécie também foi observada reproduzindo-se no final da estação chuvosa e início da estação seca no Pantanal Sul-matogrossense (Prado et al., 2005) e tem sido associada a grandes corpos d'água (Prado et al., 2005; Piatti et al., 2010; Cap. 1). Estes ambientes geralmente abrigam um maior número de predadores, restringindo o número de espécies de anuros que suportam tais condições (Heyer et al., 1975, Wellborn et al., 1996, Richardson, 2002). É possível que *H. punctatus* utilize estratégias que permitam maior sucesso de desenvolvimento larval em ambientes com essas características, se beneficiando da disponibilidade crescente desses ambientes ao longo da estação chuvosa.

As espécies que compuseram a guilda com ocorrências pontuais ao longo do período estudado (*Dermatonotus muelleri*, *P. centralis* e *L. chaquensis*) apresentam reprodução explosiva, geralmente associada com intensa precipitação (Nomura, 2003; Prado et al., 2005; Brasileiro & Martins, 2006). Esse padrão está de acordo com o observado no presente estudo, já que o mês de maior atividade de vocalização dessas espécies coincidiu com o mês de maior volume chuvoso em cada estação.

O padrão de guildas temporais foi consistente entre as duas estações chuvosas analisadas, no entanto, para uma mesma porcentagem de semelhança, na segunda estação houve a formação de um grande grupo misto em padrões reprodutivos. Isso ocorreu, principalmente, porque as espécies com atividade de vocalização prolongada e aquelas com pico de vocalização no início da estação chuvosa iniciaram suas atividades com as primeiras chuvas da estação, que ocorreram tardiamente na segunda estação. Em outro estudo também em clima sazonal, as taxocenoses apresentaram uma estruturação menos evidente nos anos de menor precipitação (Gómez-Rodríguez et al., 2010a). Para algumas espécies, um mínimo de precipitação é necessário para estimular o início da reprodução (Rodrigues et al., 2003; Hirschfeld & Rödel, 2011; Van Sluys et al., 2012), sendo que esse valor pode variar entre anos com diferentes regimes pluviométricos (Hirschfeld & Rödel, 2011). Assim, esse retardo na atividade de vocalização observado neste estudo parece resultado de um estímulo direto da precipitação sobre os anuros.

A distribuição da precipitação variou entre os ciclos anuais amostrados, influenciando especialmente o início da atividade de vocalização na estação e atividade das espécies com reprodução explosiva. Um resultado similar foi observado no Pantanal Sul-matogrossense,

onde o regime pluviométrico diferiu entre os quatro anos de amostragem, e as espécies também exibiram plasticidade, ajustando seus períodos reprodutivos de acordo com a precipitação (Prado et al., 2005). No entanto, a ausência de correlação do volume mensal de precipitação com a abundância e/ou a riqueza da taxocenose evidencia que a influência da precipitação não foi constante ao longo da estação chuvosa e nem afetou da mesma forma as diferentes guildas temporais. Por exemplo, as intensas precipitações em março de ambas as estações, mês de menor riqueza e baixa abundância, não estimularam a mesma resposta na atividade de vocalização que as intensas precipitações de outubro e novembro, meses de maiores riqueza e abundância. Uma explicação seria o fato de que, em ambientes sazonais, muitas espécies se reproduzem no início das chuvas, provavelmente devido à disponibilidade de corpos d'água ainda não colonizados por predadores (Heyer et al., 1975; Wellborn et al., 1996; Eterovick & Sazima, 2000) e nesse sentido, a atividade de vocalização observada estaria de acordo com esse padrão.

Adicionalmente, durante o segundo ciclo anual, no qual o volume chuvoso foi menor e mais concentrado no final da estação chuvosa, o surgimento de novos corpos d'água e a ampliação dos corpos d'água existentes só ocorreu tardiamente. Para anuros, variações ambientais induzidas por mudanças climáticas interanuais podem provocar mudanças na fenologia reprodutiva, inclusive alterando a utilização dos corpos d'água entre estações (Gómes-Rodríguez et al., 2010a; Gómes-Rodríguez et al., 2010b; Hartel et al., 2011). Assim, a variação no regime chuvoso ao longo do ano parece ter influenciado também indiretamente a atividade de vocalização das espécies através da alteração dos ambientes reprodutivos, colaborando para as diferenças observadas na taxocenose entre as duas estações chuvosas estudadas.

A temperatura e/ou umidade do ar registrados no momento da atividade de vocalização foram importantes para oito espécies e para a abundância total de anuros. Além disso, pelo menos uma espécie em cada agrupamento temporal teve atividade explicada por temperatura e/ou umidade do ar. De fato, essas variáveis influenciam a riqueza e abundância de anuros em regiões com diferentes regimes climáticos (Saenz et al., 2006; Todd et al., 2011; Van Sluys et al., 2012). De modo geral, a resposta das espécies se deve a um limite fisiológico de tolerância a essas variações, mas que pode diferir entre as espécies (Jofré et al., 2010; Todd et al., 2011). A atividade dos machos de *E. bicolor*, por exemplo, apresentou pico nos primeiros meses de intensa precipitação e foi influenciada pela temperatura, indicando que mesmo para espécies fortemente estimuladas pela precipitação, a temperatura também é

fator regulador. Por outro lado, a correlação da atividade dos machos de *L. fuscus* com a umidade do ar pode ser um reflexo da maior umidade do solo, uma vez que esta espécie é dependente desta variável para construção de suas câmaras subterrâneas (Heyer, 1969). Além disso, 50% das espécies que se reproduzem ao longo da estação tiveram a atividade de vocalização influenciada pela temperatura e/ou umidade do ar. Assim, esses fatores meteorológicos parecem ser os reguladores da atividade reprodutiva dos anuros em uma escala mais refinada durante a estação chuvosa.

Neste estudo, verificamos partilha temporal da estação reprodutiva de forma que as espécies foram segregadas em guildas com ápices reprodutivos em diferentes momentos da estação chuvosa. A precipitação influenciou diretamente a atividade de vocalização das espécies, estimulando o início da atividade reprodutiva na estação e a atividade das espécies com reprodução explosiva. No entanto, essa influência não foi constante ao longo da estação chuvosa. Em uma escala mais refinada, variáveis meteorológicas no momento da atividade de vocalização foram importantes para 44% do total de espécies avaliadas e para a abundância total de anuros. Assim, o componente temporal foi importante na estruturação desta taxocenose. Além disso, a partilha temporal da estação reprodutiva pode indicar que diferentes tipos de corpos d'água são colonizados em diferentes momentos na estação ou ainda em diferentes ciclos sazonais (Gomés-Rodríguez et al., 2010a), reforçando a importância da preservação de ambientes com diferentes complexidades estruturais

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à D. Amarante e demais membros do Laboratório de Herpetologia/UFSM pela ajuda durante a coleta de dados. F. P. Maragno agradece a CAPES pela bolsa de doutorado. S. Z. Cechin é grata ao CNPq (proc. 303359/2009-9) e C. P. A. Prado, à FAPESP (JP - proc. 2009/12013-4) e CNPq (proc. 471106/2010-0) pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS

Abrunhosa, P.A., Wogel, H., Pombal Jr, J.P. (2006) Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the Atlantic rain forest, south-eastern Brazil. *Herpetol. J.* **16**: 115-122.

- Albrecht, M., Gotelli, N.J. (2001) Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* **126**: 134–141.
- Anten, N.P.R., Hirose, T. (1999) Interspecific differences in above ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall grass meadow. *J. Ecol.* **87**: 583-597.
- Both, C., Kaefer, I.L., Santos, T.G., Cechin, S.Z. (2008) An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *J. Nat. Hist.* **42**: 205-222.
- Both, C.S., Melo, A.S., Cechin, S.Z., Hartz, S.H. (2011) Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter? *Acta Oecol.* **37**: 140-145.
- Brasileiro, C.A., Martins, M. (2006) Breeding biology of *Physalaemus centralis* Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist.* **40**: 1199-1209.
- Carothers, J.H., Jaksic, F.M. (1984) Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos*, **42**: 403-406.
- Crump, M. (1982) Amphibian reproductive ecology on the community level. In: *Herpetological community. Wild life research* 13. p. 21-36. Scott, N.J., Ed., Washington, Fish and Wild life Service.
- Duellman, W.E., Trueb, L. (1994) *Biology of Amphibians*. Baltimore, Johns Hopkins University.
- Embrapa (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária). (2012) Disponível em <http://www.cpa0.embrapa.br/clima/>
- Eterovick, P.C., Sazima, I. (2000) Structure of anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* **21**: 439-461.
- Giaretta, A.A., Menin, M. (2004) Reproduction, phenology and mortality sources of a species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). *J. Nat. Hist.* **38**: 1711-1722.
- Gómes-Rodríguez, C., Diaz-Paniagua, C., Bustamante, J., Serrano, L., Portheault, A. (2010) Relative importance of dynamic and static environmental variables as predictors of amphibian diversity patterns. *Acta Oecol.* **36**: 650-658.
- Gómes-Rodríguez, C., Diaz-Paniagua, C., Bustamante, J., Portheault, A., Florencio, M. (2010b) Inter-annual variability in amphibian assemblages: implications for diversity assessment and conservation. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshw. Ecosyst.* **20**: 668-677.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R. (1996) *Null models in ecology*. Washington, Smithsonian Institution Press.

- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. (2009) EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesy-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gottsberger, B., Gruber, E. (2004) Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *J Trop Ecol* **20**: 271-280.
- Hartel, T., Bancila, R., Cogalniceanu, D. (2011) Spatial and temporal variability of aquatic habitat use by amphibians in a hydrologically modified landscape. *Freshwater Biol.* **56**: 2288-2298.
- Heyer, W.E. (1969) The adaptative ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* **23**: 421-428.
- Heyer, W.R., Mcdiarmid, R.W., Weigmann, D.L. (1975) Tadpoles predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* **7**: 100-111.
- Hirschfeld, M., Rödel, M.A. (2011) Variable reproductive strategies of an African savanna frog, *Phrynomantis microps* (Amphibia, Anura, Microhylidae) *J. Trop. Ecol* **27**: 601-609.
- Jofré, M.B., Cid, F.D., Caviedes-Vidal, E. (2010) Spatial and temporal patterns of richness and abundance in the anuran assemblage of an artificial water reservoir from the semiarid central region of Argentina. *Amphibia-Reptilia* **31**: 533-540.
- Kopp, K., Eterovick, P.C. (2006) Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* **40**: 1813-1830.
- Kopp, K., Signorelli, L., Bastos, R.P. (2010) Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, estado de Goiás, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.* **100**: 192-200.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F. (2006) World map of the Köpen-Geiger climatic classification update. *Meteorol. Z.* **15**: 259-663.
- Kovach, W.L. (1994-2006). *Oriana – Circular Statistics for Windows. User’s Manual. Ver. 3* Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- Lawler, S.P., Morin, P.J. (1993) Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology* **74**: 174-182.
- Menin, M., Waldez, F., Lima, A.P. (2008) Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10,000 ha of a forest in central Amazonia, Brazil. *South Am. J. Herpetol.* **3**: 68-81.
- Mitchell, N. (2001) Males call more from wetter nests: effects of substrate water potential on reproductive behaviors of terrestrial toadlets. *Biol. Sci.* **268**: 87- 93.

- Nomura, F. (2003) Ecologia reprodutiva e comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger 1885) (Anura, Microhylidae). MSc Thesis, UNESP, São José do Rio Preto, Brazil.
- Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 53-74.
- Piatti, L., Souza, S.L., Filho, P.L. (2010) Anuran assemblage in a rice field agroecosystem in the Pantanal of central Brazil. *J. Nat. Hist* **44**: 1215-1224.
- Pott, A., Pott, V.J. (2003) Espécies de fragmentos florestais em Mato Grosso do Sul. In: *Fragmentação Florestal e Alternativas de Desenvolvimento Rural na Região Centro-Oeste*, p. 26-52. Costa, R.B., Org., Mato Grosso do Sul, UCDB.
- Prado, C.P.A., Uetanabaro, M., Haddad, C.F.B. (2002) Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia* **4**: 1128-1133.
- Prado, C.A., Uetanabaro, M., Haddad, C.F.B. (2005) Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* **26**: 211-221.
- Prado, G.M., Pombal Jr, J.P. (2005) Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arq. Mus. Nac.* **63**: 685-705.
- Richardson, J.M.L. (2002) A comparative study of phenotypic traits related to resource utilization in anuran communities. *Evol. Ecol* **16**: 10-122.
- Rizzini, C.T. (1979) *Tratado de fitogeografia do Brasil. v.2. Aspectos ecológicos.* São Paulo, Hucitec/Edusp.
- Rodrigues, D.J., Lopes, F.S., Uetanabaro, M. (2003) Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Sér. Zool* **93**: 365-371.
- Rohlf, F.J. (2000) NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.1. New York: Exeter Software.
- Romesburg, H. (1984) *Cluster Analysis for Researchers.* Malabar: Robert E. Krieger Publishing Company.
- Saenz, D., Fitzgerald, L.A., Baum, K.A., Conner, R.N. (2006) Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature, and season. *Herpetol Monogr* **20**: 64-82.

- Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C., Casatti, L. (2007) Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.* **97**: 37-49.
- Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**: 27-39.
- Segalla, M.V., Caramaschi, U., Cruz, C.A.G., Garcia, P.C.A., Grant, T., Haddad, C.F.B., Langone, J. (2012) Brazilian amphibians – List of species. Accessible at <http://www.sbherpetologia.org.br>. Sociedade Brasileira de Herpetologia.
- Scott Jr, N.J., Woodward, B.D. (1994) Surveys at breeding sites. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians*, p. 84-91. Heyer, W.R., Donnelly, M.A., Mcdiarmid, R.W., Hayek, L.A.C., Foster, M.S. Eds., Washington & London, Smithsonian Institution Press.
- Silva, F.R., Rossa-Feres, D.C. (2011) Influence of terrestrial habitat isolation on the diversity and temporal distribution of anurans in an agricultural landscape. *J. Trop. Ecol.* **27**: 327-331.
- Todd, B.D., Scott, D.E., Pechmann, J.H.K., Gibbons, J.W. (2011) Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. *Proc. R. Soc. B.* **278**: 2191-2197.
- Toft, C.A. (1985) Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* **5**: 1-21.
- Towsend, D.S., Stewart, M.M. (1994) Reproductive ecology of the Puerto Rican frog *Eleutherodactylus coqui*. *J. Herpetol.* **28**: 34-40.
- Valdujo, P.H., Silvano, D.L., Colli, G., Martins, M. (2012) Anuran species composition and distribution patterns in Brazilian Cerrado, a neotropical hotspot. *South Am. J. Herpetol.* **7**: 63-78.
- Van Buskirk, J. (2005) Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology* **86**: 1936-1947.
- Van Sluys, M., Marra, R.V., Boquimpani-Freitas, L., Rocha, C.F.D. (2012) Environmental Factors Affecting Calling Behavior of Sympatric Frog Species at an Atlantic Rain Forest Area, Southeastern Brazil. *J. Herpetol.* **46**: 41-46.
- Vasconcelos, T.S., Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C., Haddad, C.F.B. (2009) Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Can. J. Zool.* **87**: 699-707.

- Vasconcelos, T.S., Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C., Haddad, C.F.B. (2011). Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia*. **673**: 93-104.
- Veloso, H.P., Rangel, A.L.R., Lima, J.C.A. (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. Rio de Janeiro, Ministério da Economia, Fazenda e Planejamento, IBGE.
- Vignoli, L., Bologna, M.A., Luiselli, L. (2007) Seasonal patterns of activity and community structure in an amphibian assemblage at a pond network with variable hydrology. *Acta Oecol.* **31**: 185-192.
- Wellborn, G.A., Skelly, D.K., Werner, E.E. (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* **27**: 337-363.
- Wells, K.D. (2007) The ecology and behavior of amphibians. Chicago, The University of Chicago Press.
- Zar, J.H. (1999) Biostatistical Analysis, 4th edition. New Jersey: Prentice Hall.

TABELAS

Tabela 1. Composição taxonômica e respectivas abundâncias relativas em relação ao total de anuros registrados em cada estação chuvosa de uma área de Cerrado, Brasil.

Espécie	Estação I	Estação II
Hylidae		
<i>Dendropsophus elianae</i> (Napoli and Caramaschi, 2000)	13,02	7,59
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	7,64	13,24
<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	37,28	35,49
<i>Hypsiboas punctatus</i> (Schneider, 1799)	2,59	2,94
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope 1862	2,91	4,58
<i>Phyllomedusa azurea</i> Cope, 1862	2,47	3,66
<i>Pseudis limellum</i> Cope, 1862	-	0,64
<i>Pseudis platensis</i> Gallardo 1961	2,88	3,69
<i>Scinax fuscomarginatus</i> (Lutz, 1925)	10,28	12,85
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	0,84	1,17
<i>Scinax nasicus</i> (Cope, 1862)	3,32	2,52
Leptodactylidae		
<i>Eupemphix nattereri</i> Steindachner, 1863	1,34	0,49
<i>Leptodactylus chaquensis</i> Cei, 1950	-	0,38
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	0,87	0,93
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	0,03	0,04
<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)	2,60	3,29
<i>Physalaemus albonotatus</i> (Steindachner, 1864)	5,70	2,94
<i>Physalaemus centralis</i> Bokermann, 1962	1,05	0,24
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	0,05	0,07
<i>Physalaemus marmoratus</i> (Reinhardt and Lütken, 1862)	1,02	0,49
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)	2,41	1,71
<i>Pseudopaludicola sp.</i>	0,27	0,07
Microhylidae		
<i>Dermatonotus muelleri</i> (Boettger, 1885)	0,14	-
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	1,31	0,98

Tabela 2. Resumo dos resultados da regressão linear múltipla entre a abundância de machos em atividade de vocalização e temperatura (T) e umidade relativa do ar (UR) para uma taxocenose de anuros amostrada em área de Cerrado, Brasil. Onde b = Coeficiente parcial de regressão. Valores expressos apenas quando $p \leq 0,05$. Onde ** $p < 0,01$ e * $0,01 \leq p \leq 0,05$.

Espécie	F	R²aj	b (T)	b (UR)
<i>D. nanus</i>	4,27*	0,02	2,08**	-
<i>H. punctatus</i>	17,08**	0,08	-	2,37**
<i>H. raniceps</i>	5,82**	0,03	-	- 1,45**
<i>P. azurea</i>	4,45*	0,02	1,18**	-
<i>P. platensis</i>	8,37**	0,04	- 1,40**	- 0,97*
<i>S. fusmarginatus</i>	3,19*	0,01	1,57*	-
<i>L. fuscus</i>	3,24*	0,01	-	- 0,56*
<i>E. bicolor</i>	4,36*	0,02	- 0,49*	-
Abundância	4,15*	0,02	1,57**	-

FIGURAS

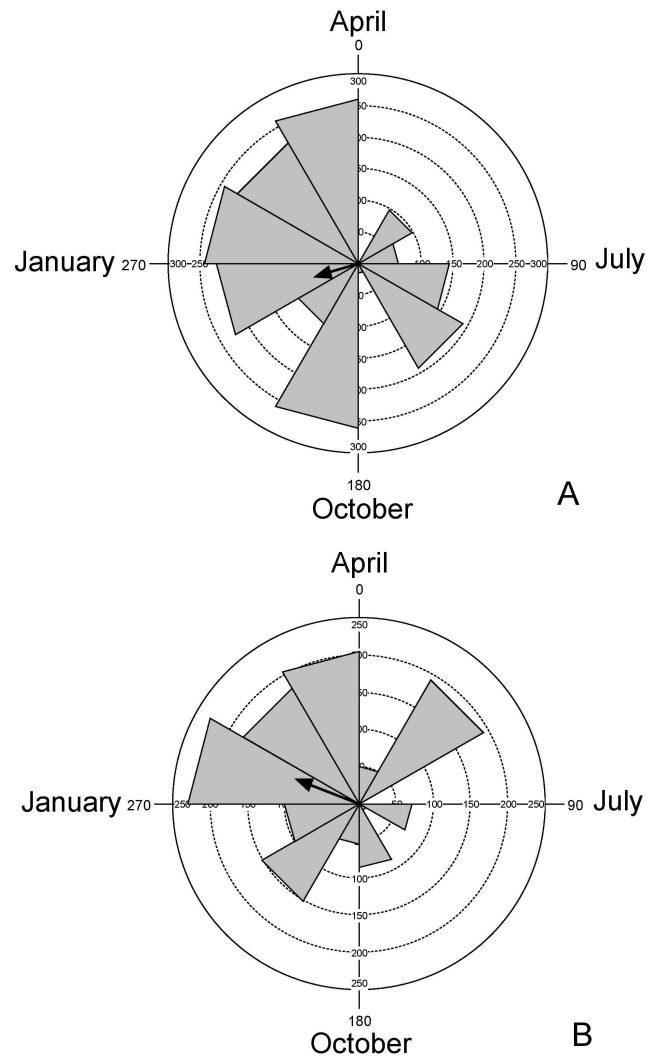


Figura 1. Distribuição da precipitação ao longo de dois ciclos anuais: abril/2009 a março/2010 (A) e abril/2010 a março/2011 (B) em uma área de Cerrado, Brasil. As setas representam o vetor médio, que indica o período de maior concentração chuvosa.

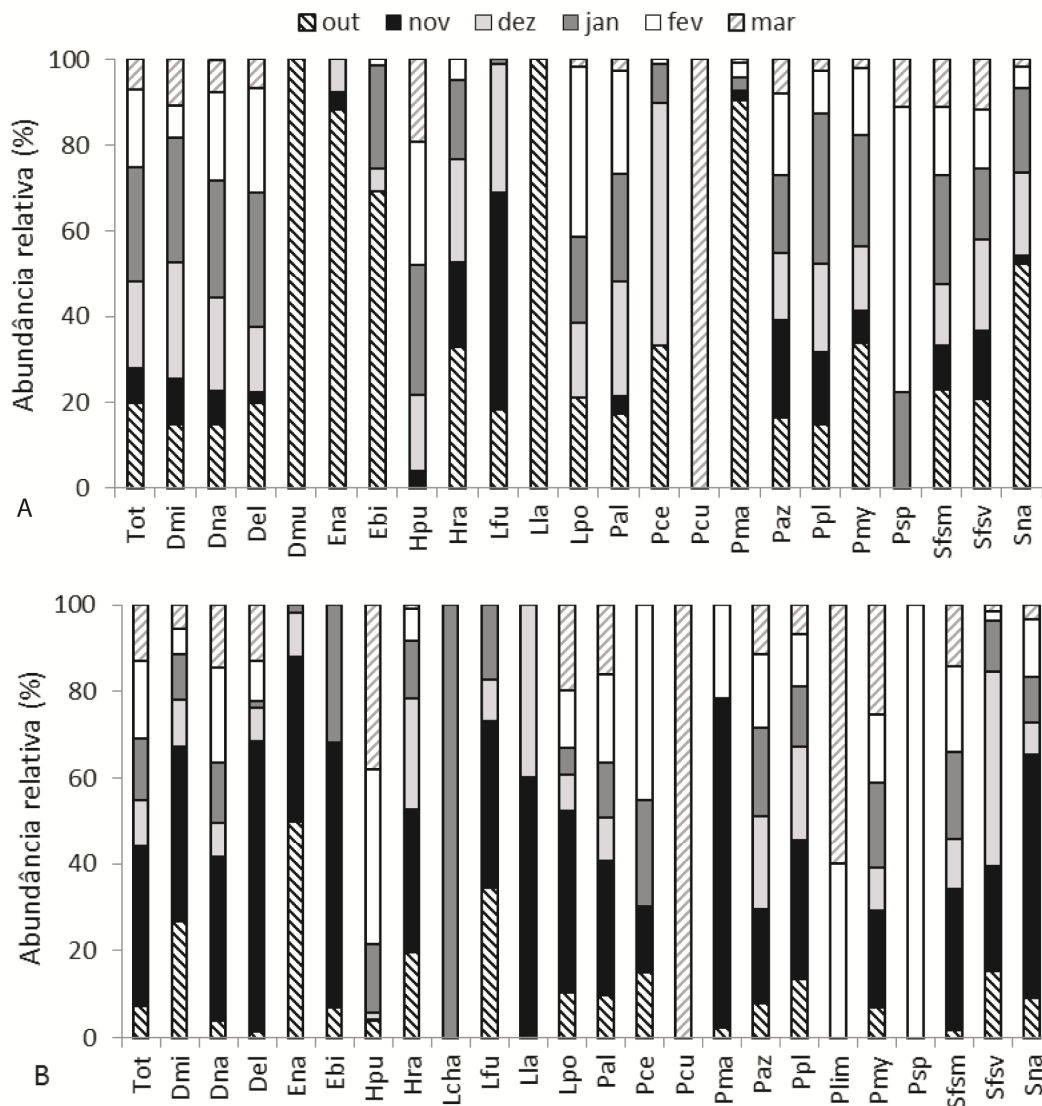


Figura 2. Porcentagem mensal de abundância de machos em atividade de vocalização para uma taxocenose de anuros acompanhada durante duas estações chuvosas: outubro de 2009 a março de 2010 (A) e outubro de 2010 a março 2011 (B), em uma área de Cerrado, Brasil. Onde: Tot = abundância total da taxocenose; Dmi = *D. minutus*; Dna = *D. nanus*; Del = *Dendropsophus elianeae*; Dmu = *Dermatonotus muelleri*; Ena = *Eupemphix nattereri*; Ebi = *Elachistocleis bicolor*; Hpu = *Hypsiboas punctatus*; Hra = *H. raniceps*; Lcha = *Leptodactylus chaquensis*; Lfu = *L. fuscus*; Lla = *L. labyrinthicus*; Lpo = *L. podicipinus*; Pal = *Physalaemus albonotatus*; Pce = *P. centralis*; Pcu = *P. cuvieri*; Pma = *P. marmoratus*; Paz = *Phyllomedusa azurea*; Ppl = *Pseudis platensis*; Plim = *P. limellum*; Pmy = *Pseudopaludicola mystacalis*; Psp = *Pseudopaludicola sp.*; Sfsm = *Scinax fuscomarginatus*; Sfsv = *S. fuscovarius*; Sna = *S. nasicus*.

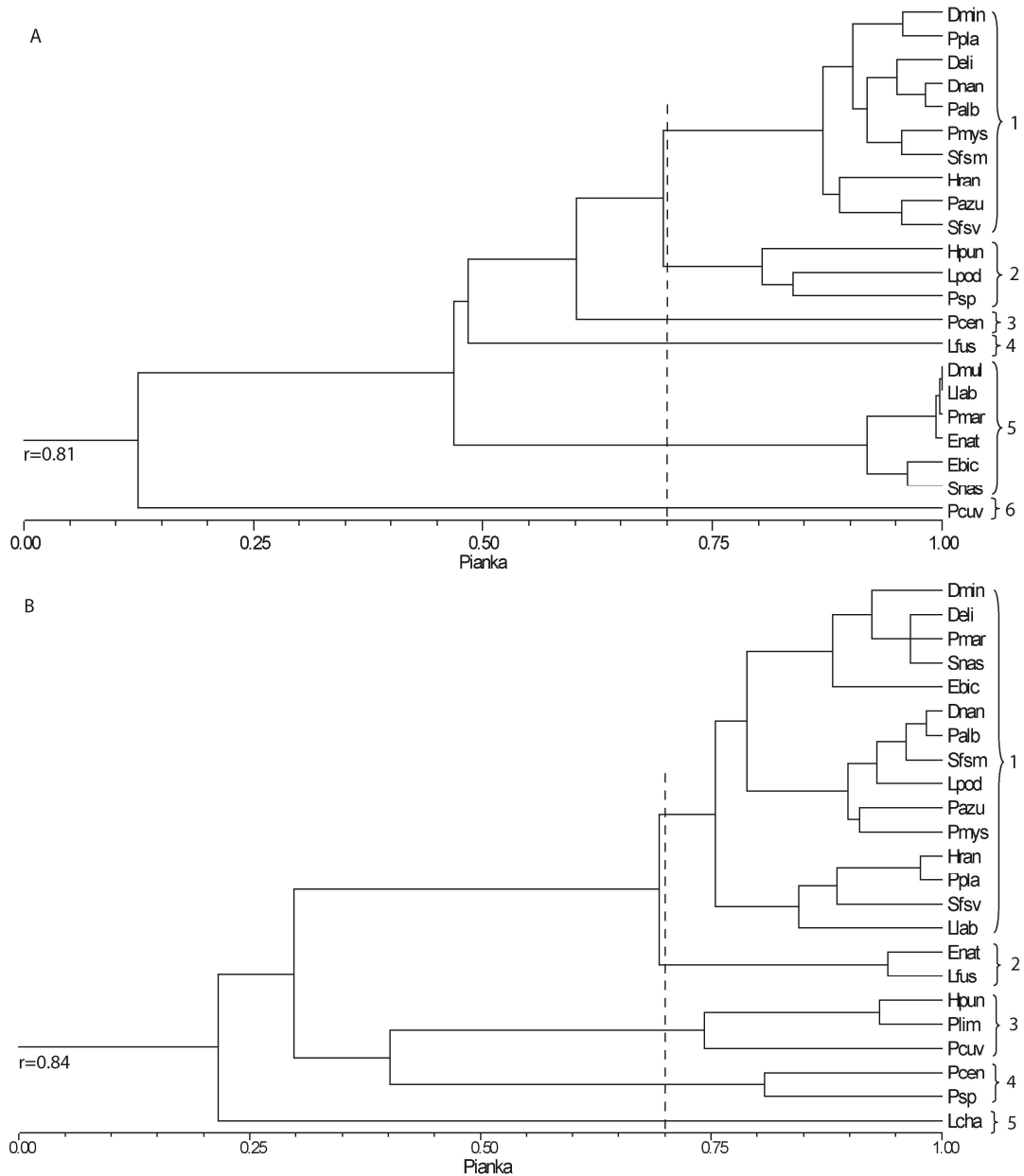


figura 3. Agrupamentos gerados através do índice de sobreposição de nicho de Pianka (1973) para o padrão temporal de atividade de vocalização de uma taxocenose de anuros em área de Cerrado, Brasil, durante duas estações chuvosas (A e B). Com 70% de similaridade, em (A) encontramos guildas com atividade: 1. Ao longo da estação chuvosa; 2. Final da estação; 3. Picos de atividade intercalados com ausência; 4. Atividade decrescente ao longo da estação (ausente nos dois últimos meses); 5. Picos de atividade no início das chuvas; 6. Ocorrência pontual em março. Em (B): 1. Espécies com pico de atividade de vocalização apenas no início das chuvas e espécies que ao longo da estação chuvosa; 2. Atividade decrescente ao longo da estação (ausente nos dois últimos meses); 3. Final da estação; 4. Picos de atividade intercalados com ausência; 5. Ocorrência pontual em janeiro. r = coeficiente de correlação cofenético. Consultar Figura 3 para legenda do nome das espécies.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Implicações para conservação

A descaracterização dos habitats naturais tem um impacto negativo direto sobre a biodiversidade e é uma das principais ameaças à sobrevivência dos anfíbios (ETEROVICK et al., 2005; STUART et al., 2004). Nesse sentido, anuros com desenvolvimento larval em corpos d'água, característico de todas as espécies observadas neste estudo, são duplamente sensíveis à remoção da vegetação uma vez que, para esses animais, além da eliminação dos ambientes utilizados para abrigo e alimentação, há a interrupção do habitat que liga esses ambientes aos ambientes reprodutivos, prejudicando a colonização dos corpos d'água e a dispersão dos jovens (BECKER et al., 2009). No Mato Grosso do Sul, o crescimento econômico vem sendo acompanhado pelo aumento da conversão da paisagem natural em pastagens exóticas ou áreas de cultivo agrícola (SILVA et al., 2011). Em todo o estado, aproximadamente 53% do território está urbanizado ou utilizado para alguma atividade econômica, sendo que apenas 3,2% do território está destinado a unidades de conservação (ARRUDA et al., 2010), dentre elas, 0,53% no Cerrado (MMA & TNC, 2007).

No presente estudo, a área de amostragem está inserida em uma parcela de Cerrado destinada à pecuária. No MS, a pecuária é uma das principais atividades econômicas, com 50% do território ocupado por essa atividade (SILVA et al., 2011). Se por um lado a pecuária pode conciliar desenvolvimento econômico com a manutenção de áreas naturais nas formações vegetais abertas e alagáveis do Pantanal (RTM, 2012), essa atividade implica na remoção da vegetação nativa, plantio de pastagem exótica e utilização de insumos químicos em regiões florestais, como as pertencentes ao Cerrado. Além dos efeitos diretos da remoção da vegetação nativa, a presença do gado aumenta a compactação do solo, através do pisoteio, e as características químicas dos corpos d'água, através da adição de matéria orgânica. Estas alterações ambientais podem prejudicar o sucesso reprodutivo dos anfíbios (KNUTSON et al., 1999; KNUTSON et al., 2004).

Adicionalmente, o barramento do fluxo de água em áreas úmidas (charcos) para construção de represas que aumentem a oferta de água para o gado transforma o ambiente, descaracterizando ou eliminando os sítios reprodutivos. Corpos d'água maiores e permanentes frequentemente abrigam peixes, principais predadores dos girinos (HEYER et al., 1975; WELLBORN et al., 1996). Nossos resultados revelaram justamente que a área, profundidade

e hidroperíodo dos corpos d'água estão entre os principais descritores ambientais relacionados com a estruturação da taxocenose e que ambientes rasos, temporários e de vegetação heterogênea são os que abrigam um maior número de espécies e distintas das observadas em corpos d'água com características opostas.

Esses resultados ganham relevância diante da polêmica reestruturação do Código Florestal Brasileiro, o qual prevê apenas a proteção dos grandes corpos d'água (i.e. maior que 1 hectare), em detrimento daqueles de pequeno tamanho (MP 571 de 2012, artigo 4º, § 4) (BRASIL). Adicionalmente, a MP 571 de 2012, artigo 4º (inciso IV) prevê que apenas nascentes e olhos d'água permanentes recebam proteção mínima de 50m, deixando susceptíveis à degradação os corpos d'água intermitentes. Segundo nossos resultados, a probabilidade de que 50% ou mais das espécies de anuros em fase reprodutiva utilize um corpo d'água é de 50% para ambientes menores que 1.000m² de área, caindo para 35% para corpos d'água de 1.000m² ou maiores. Para girinos, 82% das poças que abrigaram 40% ou mais de espécies eram temporárias ou semipermanentes, indicando a importância de poças de menor hidroperíodo para o desenvolvimento das larvas. Esses resultados indicam que se os ambientes reprodutivos desprotegidos pela legislação fossem eliminados, a maioria das espécies observadas nesta taxocenose seria afetada.

Para os anfíbios, é menos prejudicial uma matriz de pecuária na qual os fragmentos florestais sejam mantidos e haja disponibilidade de ambientes aquáticos, do que em uma matriz agrícola onde toda a vegetação é removida e os ambientes aquáticos são eliminados. Nesse sentido, por entendermos que, frente os valores econômicos e humanos vigentes, a alternativa que resta à conservação da biodiversidade é conciliar as atividades econômicas com os processos ecológicos, sugerimos algumas ações que podem minimizar o impacto da pecuária na fauna de anuros: 1) Manter os fragmentos florestais remanescentes, especialmente aqueles próximos a corpos d'água, charcos ou vertentes, uma vez que servem de abrigo e área de forrageio para os anfíbios; 2) Substituir a fonte de água do gado de corpos d'água para contêineres artificiais e limitar o acesso do gado às vertentes e corpos d'água naturais e também àqueles artificiais já existentes que são amplamente utilizados pelos anuros; 3) Não fazer barramentos em charcos e limitar o acesso do gado a esses ambientes; 4) Respeitar as depressões de relevo que acumulam água na estação chuvosa, evitando arar e plantar nessas regiões e seu entorno.

REFERÊNCIAS

ARRUDA, E. L.; DUARTE, F. S.; MACEDO, L. J.; MELCHIOR, P. **Dados Estatísticos de Mato Grosso do Sul 2010: Ano base: 2009**. Secretaria de Estado de Meio Ambiente, do Planejamento, da Ciência e Tecnologia, Mato Grosso do Sul, Brasil, 2010.

BECKER, C. G.; FONSECA, C. R.; HADDAD, C. F. B.; PRADO, P. I. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. **Conservation Biology**, v. 24, n. 1, p. 287–294, 2009.

ETEROVICK, P. C.; CARNAVAL, A. C. O. Q.; BORGES-NOJOSA, D. M.; SILVANO, D. L.; SEGALA, M. V.; SAZIMA, I. Amphibian declines in Brazil: an overview. **Biotropica**, v. 37, n. 2, p. 166-179, 2005.

MMA (Ministério de Meio Ambiente); TNC (The Nature Conservancy). **Mapa de Unidades de Conservação e Terras Indígenas dos Biomas Cerrado e Pantanal, 2007**. Disponível em http://www.mma.gov.br/estruturas/201/_arquivos/5set2007_mapa_cerrado_pantanal_pag2_201.pdf

HEYER, W. R., MCDIARMID, R. W.; WEIGMANN, D. L. Tadpoles predation and pond habitats in the tropics. **Biotropica**, v. 7, p. 100-111, 1975.

KNUTSON, M. G.; SAUER, J. R.; OLSEN, D. A.; MOSSMAN, M. J. ; HEMESATH, L. M.; Lannoo, M. Effects of Landscape Composition and Wetland Fragmentation on Frog and Toad Abundance and Species Richness in Iowa and Wisconsin, U.S.A. **Conservation Biology**, v. 13, n. 6, p. 1437–1446, 1999.

KNUTSON, M. G.; RICHARDSON, W. B.; REINEKE, D. M.; GRAY, B. G.; PARMELEE, J. R.; WEICK, S. E. Agricultural Ponds Support Amphibian Populations. **Ecological Applications**, v. 14, n. 3, p. 669–684, 2004.

BRASIL. Medida Provisória 571 de junho de 2012. Altera dispositivos da Lei no. 12.651, oriunda do Projeto de Lei (PL) nº 1.876, de 1999.

RTM (RELATÓRIO TÉCNICO METODOLÓGICO). **Monitoramento das alterações da cobertura vegetal e uso do solo na Bacia do Alto Paraguai Porção Brasileira - Período de Análise: 2008 - 2010**. Iniciativa: CI – Conservação Internacional, ECOA - Ecologia e Ação, Fundación AVINA, Instituto SOS Pantanal, WWF- Brasil. Brasília, 2012.

SILVA, J. S. V.; POTT, A.; ABDON, M. M.; POTT, V. J.; SANTOS, K. R. **Projeto GeoMS: Cobertura vegetal e uso da terra do Estado de Mato Grosso do Sul**. Embrapa, Campinas, 2011.

STUART, S. N.; CHANSON, J. S.; COX, N. A.; YOUNG, B. E.; RODRIGUES, A. S. L.; FISCHMAN, D. L.; WALLER R. W. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. **Science** v. 306, p.1783-1786, 2004.

WELLBORN, G. A; SKELLY, D. K.; WeRner, E. E. Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient. **Annual Review of Ecology and Systematics**, n. 17, p. 337-363, 1996.

CONCLUSÕES

- A taxocenose de anuros apresentou estruturação espacial em ambas as fases de vida dos indivíduos avaliadas (reprodutiva e larval), com as espécies coocorrendo em maior frequência que o esperado ao acaso nos corpos d'água monitorados.
- A heterogeneidade ambiental dos corpos d'água foi responsável pela maior parte da variação na estrutura das taxocenoses de anuros, tanto na fase reprodutiva, quanto na fase larval.
- No estudo da fase larval, a abordagem por guildas ecomorfológicas corroborou os resultados observados para todas as espécies em conjunto, no entanto, a primeira capturou uma menor parcela de variação do uso dos corpos d'água pelos anuros.
- Para anuros em fase reprodutiva, corpos d'água geograficamente mais próximos apresentaram taxocenoses mais semelhantes. A contribuição da distância geográfica na fase larval foi pequena e totalmente relacionada às características ambientais.
- Os anuros em fase reprodutiva foram mais generalistas quanto ao uso dos corpos d'água, com a maioria das espécies incluída neste grupo. Já para anuros em fase larval, o hidroperíodo foi um importante segregador de espécies, sendo a maioria associada a corpos d'água temporários.
- As espécies de anuros partilharam a estação reprodutiva, o que foi evidenciado pela segregação de guildas de espécies com maior atividade de vocalização em diferentes períodos da estação chuvosa, sendo elas: i) prolongada ao longo da estação; ii) mais intensa no início; iii) mais intensa no final; e iv) ocorrências reprodutivas ocasionais.
- O período de atividade de vocalização das espécies respondeu à variação da intensidade e concentração da precipitação. No entanto, essa influência foi mais evidente no início da estação chuvosa.
- As variáveis meteorológicas registradas no momento da atividade de vocalização influenciaram tanto a abundância das espécies individualmente, quanto a totalidade da taxocenose, podendo ser consideradas os reguladores em escala mais refinada da atividade de vocalização dos anuros.

APÊNDICES E ANEXOS

Appendix A.

Summary of the environmental descriptors for the ponds sampled in a Cerrado area, Brazil, where D = depth; H = hydroperiod (1- temporary; 2- semipermanent and 3- permanent); M1 = percentage of flat margin; M2 = percentage of sloped margin at 45° and M3 = percentage of sloped margin at 90°; VCM = percentage of vegetation cover on the margin; NSM = number of vegetation strata on the margin; VCW = percentage of vegetation cover on the water surface; NSW = number of vegetation strata in the water; T = water temperature; DO = dissolved oxygen.

	Area (m ²)	D (cm)	H	M1	M2	M3	VCM (%)	NSM	VCW (%)	NSW	pH	T (°C)	DO (mg/l)
p1	78.5	80	3	60	0	40	100	1	35	3	6.1	29.1	4.9
p2	1347.7	170	3	50	0	50	60	2	50	4	6.6	28.4	6.5
p3	898.5	100	3	50	50	0	90	3	15	2	5.9	29.4	6.8
p4	785.4	150	3	20	0	80	75	3	30	3	6.1	29.4	8.6
p5	581.2	150	3	20	0	80	60	3	10	2	7.7	28.9	8.2
p6	730.4	90	3	30	0	70	98	4	50	4	6.5	30.0	6.3
p7	3685.1	130	3	60	0	40	95	3	60	4	6.1	29.1	4.1
p8	1036.7	110	3	100	0	0	94	2	75	5	6.4	28.6	4.6
p9	1335.2	150	3	50	50	0	97	2	43	3	6.3	30.0	6.1
p10	3298.7	80	2	70	30	0	100	2	60	3	6.6	29.7	6.0
p11	4146.9	100	3	65	0	35	100	3	60	4	6.1	30.7	6.1
p12	471.2	40	1	75	25	0	100	4	70	4	6.1	28.2	3.1
p13	1696.5	110	3	65	35	0	80	4	40	2	6.5	29.6	5.9
p14	180.6	60	1	80	0	20	100	2	93	4	5.8	29.1	4.4
p15	106.0	30	1	100	0	0	100	3	75	2	6.3	30.6	3.0
p16	1002.2	170	3	0	100	0	55	3	0	0	6.8	29.9	7.3
p17	1476.5	170	3	40	60	0	75	3	5	2	6.6	29.2	7.9

...

Continuation of Apêndix A

	Area (m ²)	D (cm)	H	M1	M2	M3	VCM (%)	NSM	VCW (%)	NSW	pH	T (°C)	DO (mg/l)
p18	362.9	100	3	0	100	0	0	0	0	0	6.8	27.8	7.7
p19	55.0	50	1	60	0	40	100	1	90	3	6.2	30.0	1.1
p20	88.0	50	2	85	0	15	100	3	100	1	6.5	28.5	3.2
p21	230.9	50	2	70	0	30	100	4	95	4	6.1	28.1	2.5
p22	35.3	50	2	70	0	30	95	2	45	3	6.4	27.3	4.5
p23	1343.0	90	3	55	45	0	55	2	60	3	7.1	29.1	6.4
p24	94.2	110	3	50	0	50	100	3	85	4	5.8	28.3	3.5
p25	175.9	30	1	100	0	0	60	3	90	4	6.3	27.8	4.2
p26	1164.0	100	3	70	0	30	85	3	30	3	6.1	29.7	4.8
p27	438.3	150	3	25	25	50	90	4	45	3	6.7	30.7	6.7
p28	612.6	130	3	20	0	80	90	4	16	3	6.4	30.1	6.7
p29	772.8	130	3	100	0	0	0	0	0	0	6.8	28.8	5.2
p30	1715.3	170	3	70	30	0	90	2	60	3	6.4	29.5	5.8
p31	1278.6	170	3	100	0	0	100	3	80	5	5.4	29.2	3.8
p32	4233.3	100	3	100	0	0	100	3	80	4	5.5	29.9	3.7
p33	47.1	60	2	100	0	0	100	1	60	1	6.0	30.2	3.4
p34	1508.0	100	3	25	0	75	85	4	30	3	6.8	29.7	6.6
p35	1696.5	150	3	40	0	60	98	4	40	2	6.4	29.6	4.8
p36	2937.4	150	3	50	50	0	100	3	45	3	6.3	28.9	4.3
p37	706.9	180	3	30	0	70	95	3	15	2	6.7	30.1	6.6

Appendix B.

Geographical position of the 37 survey ponds in a Cerrado area, Brazil.

	Latitude (S)	Longitude (W)
p1	21°10'52.6"	56°12'10.5"
p2	21°10'22.7"	56°11'25.7"
p3	21°09'51.4"	56°10'41.8"
p4	21°10'02.2"	56°09'49.9"
p5	21°09'59.4"	56°09'45.5"
p6	21°10'30.1"	56°11'42.6"
p7	21°10'30.7"	56°11'37.6"
p8	21°10'45.8"	56°11'43.7"
p9	21°11'11.8"	56°10'58.6"
p10	21°10'20.9"	56°11'29.9"
p11	21°10'12.2"	56°10'44.3"
p12	21°10'31.6"	56°11'42.4"
p13	21°10'43.9"	56°11'43.4"
p14	21°10'30.8"	56°11'54.6"
p15	21°10'49.8"	56°11'54.1"
p16	21°11'06.4"	56°10'35.5"
p17	21°08'02.9"	56°11'01.5"
p18	21°10'25.9"	56°10'55.3"
p19	21°10'31.9"	56°11'53.8"
p20	21°10'47.5"	56°11'54.6"
p21	21°08'11.9"	56°11'18.9"
p22	21°10'07.3"	56°09'58.5"
p23	21°09'34.2"	56°09'51.2"
p24	21°10'50.6"	56°12'28.3"
p25	21°10'47.3"	56°12'31.5"
p26	21°10'29.9"	56°11'54.6"
p27	21°10'51.7	56°12'10.2"

...

Continuation of Appendix B

	Latitude (S)	Longitude (W)
p28	21°10'48.9"	56°11'54.8"
p29	21°07'44.1"	56°11'04.7"
p30	21°08'09.1"	56°11'17.1"
p31	21°08'53.0"	56°10'10.4"
p32	21°09'02.4"	56°10'10.8"
p33	21°09'00.8"	56°10'35.4"
p34	21°09'52.6"	56°10'04.5"
p35	21°10'05.5"	56°09'58.2"
p36	21°10'03.8"	56°09'58.6"
p37	21°11'03.5"	56°10'25.9"

Apêndice C.

Resumo dos descritores estruturais das 35 poças amostradas em área de Cerrado, centro-oeste do Brasil. Onde, P = profundidade; M = matriz (1 – charco; 2 – mata; 3 – campo); H = hidroperíodo (1- temporário; 2- semipermanente e 3- permanente); MP = porcentagem de margem plana; NEM = número de estratos de vegetação da margem; CVM = porcentagem de cobertura vegetal da margem; NEA = número de estratos da vegetação na água; CVA = porcentagem de cobertura vegetal da lâmina d'água; T = temperatura da água; OD = Oxigênio dissolvido.

Poças	Área	P			MP		CVM		CVA		OD	
	(m ²)	(cm)	M	H	(%)	NEM	(%)	NEA	(%)	pH	T(°C)	(mg/l)
p1	88,4	35	1	3	85	4	85	3	45	5,3	23,7	2,5
p2	50,1	20	3	1	100	2	95	2	80	6,1	25,6	3,2
p3	86,8	100	1	3	0	3	100	3	25	4,6	20,8	2,3
p4	35,3	70	1	3	70	2	98	2	20	6,1	20,6	3,0
p5	81,7	60	3	2	25	4	70	3	40	6,0	32,8	8,7
p6	51,1	25	3	1	100	2	100	3	85	5,4	20,4	3,4
p7	60,5	150	2	3	50	4	100	3	35	5,8	23,3	2,6
p8	43,8	45	1	2	70	2	60	4	50	7,2	28,5	8,7
p9	74,6	65	2	3	70	1	100	3	22	6,6	32,8	11,7
p10	21,4	25	2	1	60	2	75	1	50	5,1	21,1	0,7
p11	53,4	60	3	3	100	2	90	3	45	7,6	27,4	11,7
p12	42,7	15	3	1	100	2	85	2	40	8,0	33,6	10,1
p13	72,3	30	3	2	100	1	100	1	80	5,4	21,6	2,6
p14	45,6	45	3	2	100	2	100	2	95	5,9	23,8	3,4
p15	19,5	20	3	1	100	2	100	1	90	6,0	33,1	4,2
p16	22,4	25	3	1	100	2	100	2	100	5,6	31,7	5,8
p17	11,8	15	1	1	100	3	60	2	20	5,8	23,8	1,4
p18	15,7	35	3	1	100	1	60	2	40	4,9	21,9	3,3
p19	91,1	30	3	1	100	1	100	1	15	6,4	24,1	7,2
p20	12,4	35	3	1	100	2	100	3	85	6,4	32,6	10,5

...

Continuação do Apêndice C

Poças	Área	P		MP		CVM		CVA		OD		
	(m ²)	(cm)	M	H	(%)	NEM	(%)	NEA	(%)	pH	T(°C)	(mg/l)
p21	210,3	200	3	3	30	2	80	2	15	7,8	33,7	9,8
p22	17,7	17	3	1	100	1	50	3	40	5,5	23,6	4,5
p23	24,3	25	3	1	100	1	100	1	40	5,5	23,9	2,7
p24	22,8	50	3	1	100	2	100	3	45	5,4	24,6	3,7
p25	94,2	45	3	2	75	2	95	3	60	5,4	23,5	6,5
p26	28,3	35	1	2	70	1	100	1	75	5,9	26,7	1,1
p27	63,6	23	3	1	20	1	50	1	35	5,7	23,6	4,8
p28	22,0	40	3	1	50	1	50	1	25	5,9	24,9	5,7
p29	13,7	35	3	1	100	1	30	0	0	6,3	33,7	5,5
p30	19,2	30	3	1	100	1	100	2	95	6,0	34,4	4,9
p31	62,9	25	3	1	100	1	100	2	98	5,7	22,5	2,0
p32	13,7	45	1	3	0	2	100	1	80	5,8	24,0	1,4
p33	353,4	150	3	3	60	2	50	1	15	6,3	22,8	3,9
p34	16,4	15	3	1	100	1	20	1	60	7,4	30,3	8,9
p35	20,3	10	3	1	100	1	100	1	98	6,3	33,4	8,1

Apêndice D.

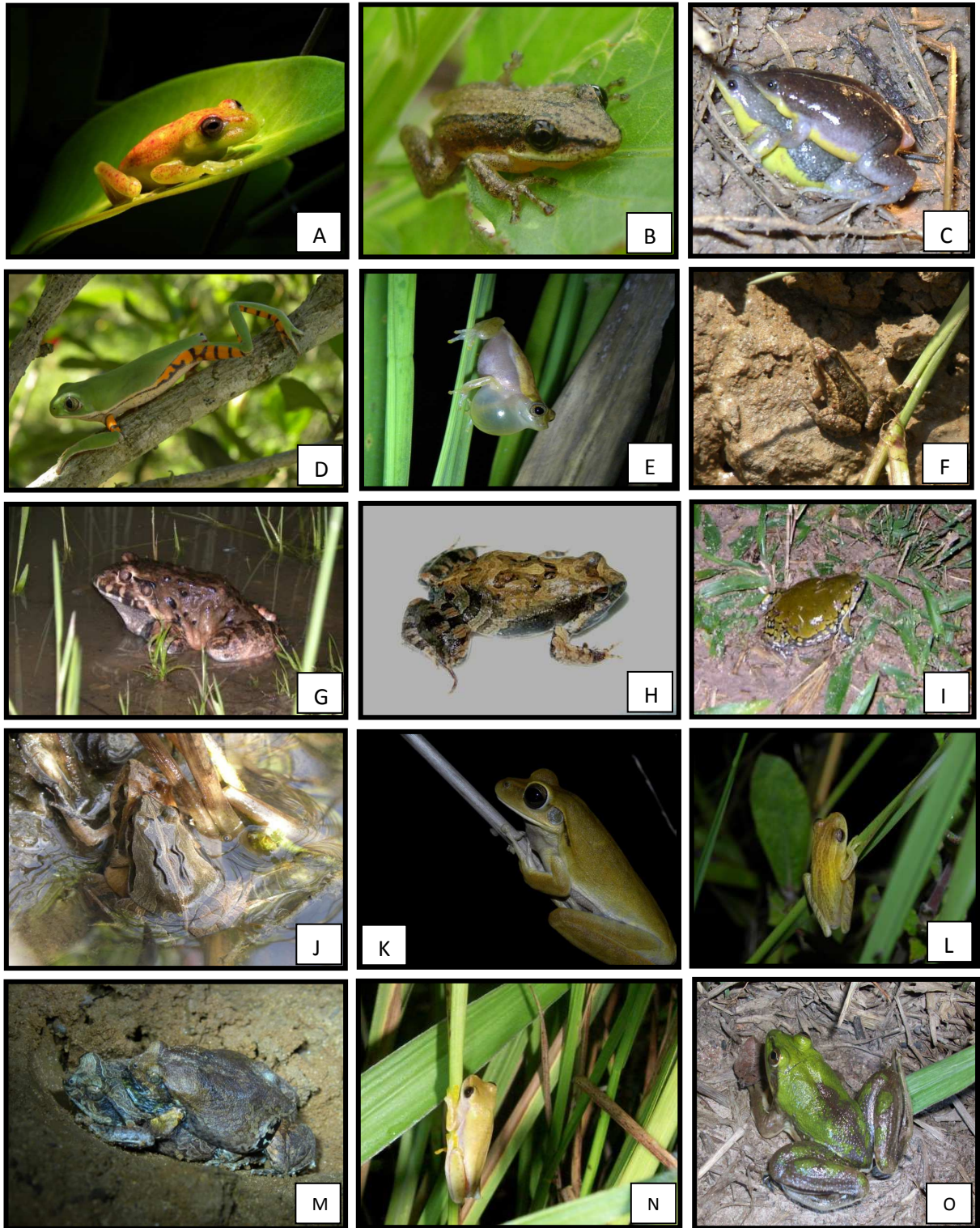
Posição geográfica das 35 poças onde a taxocenose de girinos foi amostrada, em uma área de Cerrado, centro-oeste do Brasil.

	Latitude (S)	Longitude (O)
p1	21°10'47,5"	56°11'54,6"
p2	21°10'49,8"	56°11'54,1"
p3	21°10'49,8"	56°11'54,1"
p4	21°10'07,3"	56°09'58,5"
p5	21°10'46,3"	56°12'30,4"
p6	21°10'47,3"	56°12'31,5"
p7	21°10'50,6"	56°12'28,3"
p8	21°10'52,0"	56°12'09,7"
p9	21°10'52,6"	56°12'10,5"
p10	21°10'53,5"	56°12'12,3"
p11	21°10'32,1"	56°12'04,2"
p12	21°09'06,3"	56°09'15,2"
p13	21°11'02,6"	56°11'32,6"
p14	21°11'02,1"	56°11'32,5"
p15	21°11'01,1"	56°11'32,1"
p16	21°11'00,5"	56°11'32,0"
p17	21°10'35,1"	56°10'58,4"
p18	21°09'03,5"	56°10'27,8"
p19	21°09'00,2"	56°10'30,1"
p20	21°10'25,9"	56°11'28,3"
p21	21°10'35,0"	56°11'09,4"
p22	21°09'00,6"	56°10'10,8"
p23	21°09'00,5"	56°10'11,8"
p24	21°08'59,6"	56°10'12,7"
p25	21°09'00,8"	56°10'12,6"
p26	21°09'00,8"	56°10'35,4"

...

Continuação do Apêndice D

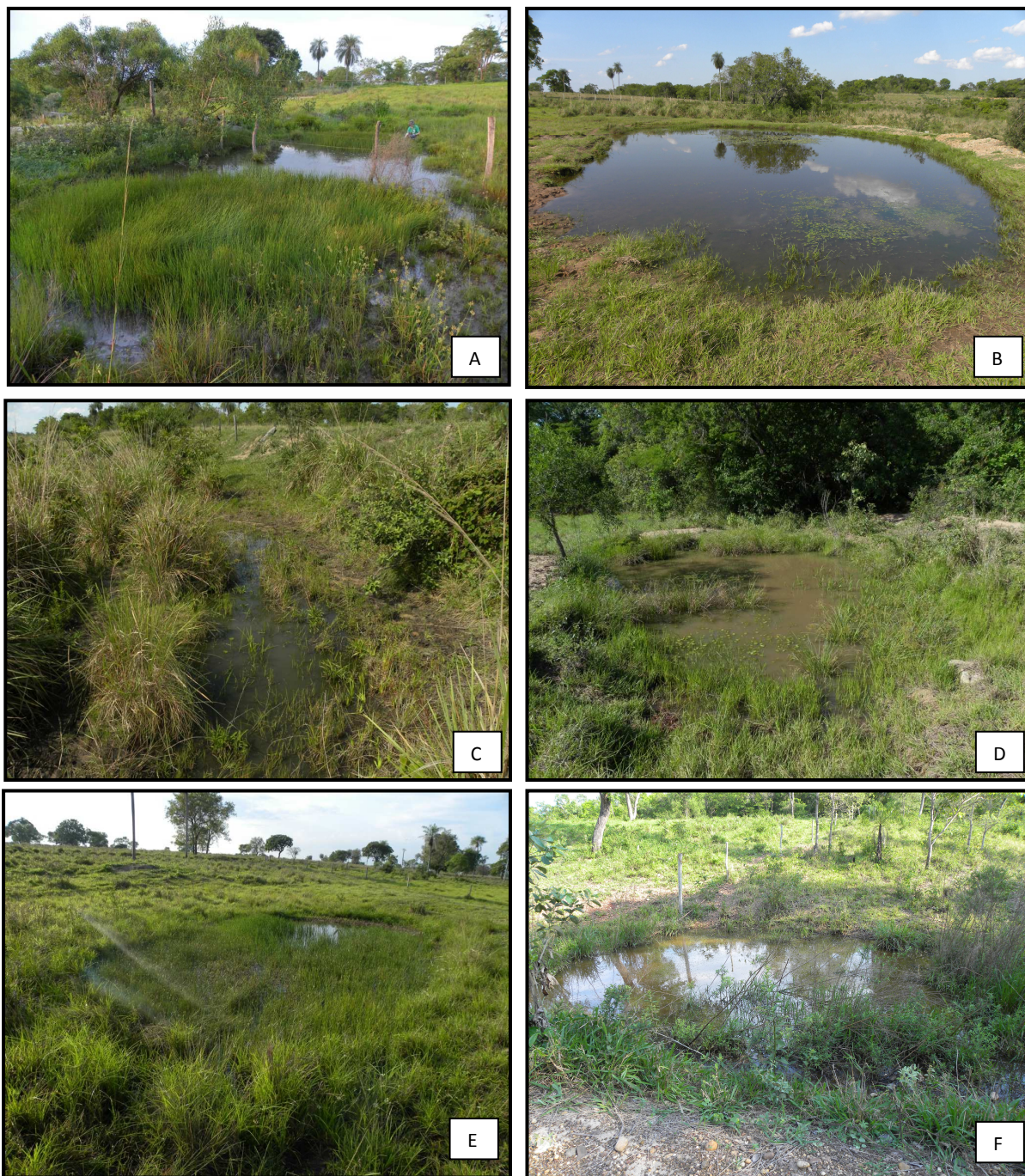
	Latitude (S)	Longitude (O)
p27	21°08'40,9"	56°09'12,6"
p28	21°08'42,6"	56°09'13,6"
p29	21°08'04,9"	56°11'08,8"
p30	21°08'05,1"	56°11'09,8"
p31	21°08'03,4"	56°11'13,8"
p32	21°08'58,1"	56°10'35,4"
p33	21°07'16,8"	56°08'34,4"
p34	21°07'29,7"	56°08'57,6"
p35	21°08'04,8"	56°09'32,5"



Anexo A. Algumas espécies observadas: A) *Hypsiboas punctatus*; B) *Scinax fuscomarginatus*; C) *Elachistocleis bicolor*; D) *Phyllomedusa azurea*; E) *Dendropsophus nanus*; F) *Pseudopaludicola mystacalis*; G) *Leptodactylus labyrinthicus*; H) *Physalaemus centralis*; I) *Dermatonotus mulleri* J) *P. albonotatus*; K) *H. raniceps*; L) *D. minutus*; M) *Eupemphix nattereri*; N) *D. elianae*; O) *Pseudis platensis*.



Anexo B. Alguns corpos d'água utilizados para amostragem anuros adultos, onde: A) corpo d'água 15; B) corpo d'água 28; C) corpo d'água 32; D) corpo d'água 5; E) corpo d'água 21; F) corpo d'água 8.



Anexo C. Algumas poças utilizadas para amostragem de girinos, onde: A) poça 1; B) poça 21; C) poça 17; D) poça 7; E) poça 20; F) poça 8.