



**Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução**

**Diversidade e estruturação de assembleias de girinos no
Cerrado em diferentes escalas espaciais**

Fernanda Guimarães Fava

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Goiás, como
requisito para obtenção do título de
mestre em Ecologia e Evolução.**

**Goiânia, Goiás
Março de 2015**

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR AS TESES E DISSERTAÇÕES ELETRÔNICAS NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: ☒ **Dissertação** ☐ **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação

Nome completo do autor: Fernanda Guimarães Fava

Título do trabalho: Diversidade e estruturação de assembleias de girinos no Cerrado em diferentes escalas espaciais

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento ☒ **SIM** ☐ **NÃO¹**

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.


Assinatura do (a) autor (a) ²

Data: 14 / 09 / 2016



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS - UFG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO - PPGE

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 136

Aos trinta dias do mês de março do ano de dois mil e quinze, às quatorze horas, no Miniauditório do ICB IV - UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr. Fausto Nomura - ICB/UFG; Prof. Dr. Rogério Pereira Bastos ICB/UFG; e Prof. Dr. Carlos Eduardo Conte, UFPR;** para, em sessão pública presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de dissertação intitulada: **"Diversidade e estruturação de assembleias de girinos no Cerrado em diferentes escalas espaciais"**, em nível de mestrado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Fernanda Guimarães Fava**, discente do Programa de Pós-Graduação Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente, que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra, a seguir, foi concedida à(o) autor(a) da dissertação que, em cerca de 30 minutos, procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu à(o) examinada(o), tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da dissertação. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº 1127 de dezembro de 2012 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, a dissertação foi APROVADA, considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega da versão definitiva da dissertação na secretaria do programa, com as devidas correções sugeridas pela banca examinadora, no prazo de trinta dias a contar da data da defesa. Cumpridas as formalidades de

pauta, às 16 h e 00 min., encerrou-se a sessão de defesa e, para constar, eu, Suely Ana Ribeiro, secretária executiva da Universidade Federal de Goiás - UFG, lavrei a presente ata que, após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca examinadora em três vias de igual teor.



Prof. Dr. Fausto Nomura

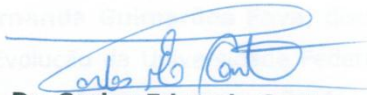
Presidente da Banca

ICB/UFG



Prof. Dr. Rogério Pereira Bastos

ICB/UFG



Prof. Dr. Carlos Eduardo Conte

UFPR/PR



**Universidade Federal de Goiás
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução**

**Diversidade e estruturação de assembleias de girinos no
Cerrado em diferentes escalas espaciais**

Fernanda Guimarães Fava

Orientador: Fausto Nomura

**Dissertação apresentada ao Instituto de
Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Goiás, como
requisito para obtenção do título de
mestre em Ecologia e Evolução.**

Ficha catalográfica elaborada automaticamente
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a), sob orientação do Sibi/UFG.

Fava, Fernanda Guimarães

Diversidade e estruturação de assembleias de girinos no Cerrado em
diferentes escalas espaciais [manuscrito] / Fernanda Guimarães

Fava. - 2015.

LXXII, 72 f.

Orientador: Prof. Dr. Fausto Nomura.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de
Ciências Biológicas (ICB) , Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução, Goiânia, 2015.

Bibliografia.

Inclui mapas, gráfico, tabelas.

1. teoria do nicho. 2. teoria neutra. 3. diversidade local. 4.
diversidade regional. 5. larvas. I. Nomura, Fausto, orient. II. Título.

Diversidade e estruturação de assembleias de girinos no Cerrado em diferentes escalas espaciais

Fernanda Guimarães Fava

Dissertação apresentada a Universidade Federal de Goiás como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução. Composta pela banca examinadora: Dr. Fausto Nomura (UFG)

Orientador; Dr. Rogério Pereira Bastos (UFG) membro interno; Dr. Carlos Eduardo Conte (UFPR) membro externo.

Agradecimentos

Ao professor Fausto Nomura pela orientação, ao colega e amigo Muryllo pela constante colaboração e parceria. Gostaria de agradecer ao colega Vinícius pela paciência e ajuda com as análises estatísticas e aos colegas e amigos pela leitura, críticas e sugestões, Vanessa, Núbia, Renan e Lud.

Agradeço a Capes (Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Ensino Superior) pela bolsa concedida, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução (PPG-EcoEvol) e ao SISBIOTA pela oportunidade de coletas.

SUMÁRIO

Introdução geral	1
Referências bibliográficas	3

Capítulo 1- O papel de processos determinísticos e estocásticos na estruturação das comunidades e importância relativa desses processos na estruturação de assembleias de girinos	5
Resumo	6
Abstract	7
Introdução	8
Processos determinísticos: Nicho ecológico	10
Processos estocásticos: Teoria Neutra	11
Escala espacial para inferência de processos em comunidades	13
Ecologia de girinos	17
Conclusão	19
Referências bibliográficas	21

Capítulo 2- Influência da escala na importância relativa de fatores determinísticos e estocásticos na estruturação de assembleias de girinos em ambientes heterogêneos	30
Resumo	31
Abstract	32
Introdução	33
Material e métodos	36
Resultados	40

Discussão	41
Conclusão geral	47
Referências bibliográficas	48
Tabelas	57
Figuras	63

Introdução geral

Um assunto central na ecologia de comunidades tem sido a discussão dos mecanismos envolvidos na estruturação da composição e distribuição das espécies. Muitas teorias tentam explicar os padrões encontrados na natureza, baseados em interações de espécies, como competição e predação (Elton 1927; MacArthur e Levin 1967), em características do habitat (Grinnell 1917; Hutchinson 1957; Chase e Leibold 2003) e em processos espaciais e estocásticos (Hubbell 2001). Tradicionalmente o foco desses estudos são em escalas locais e escalas regionais e os processos são baseados no nicho das espécies (Chase e Leibold 2003) e nos efeitos neutros (Hubbell 2001). Leibold et al. (2004) ainda descreveram quatro paradigmas teóricos, que tentam explicar os padrões de distribuição de espécies, baseados na capacidade de dispersão e heterogeneidade do habitat; *neutral*, *patch dynamic*, *species sorting* e *mass effects*. Os trabalhos teóricos ainda são muito frequentes e há necessidade de mais trabalhos empíricos (Leibold et al. 2004; Holyoak et al. 2005).

Os trabalhos empíricos podem ser de natureza experimental ou observacional. A maioria dos trabalhos experimentais estão relacionados à ambientes aquáticos (Logue et al. 2011), assim como os trabalhos observacionais, devido à facilidade de demarcar os limites da comunidade e criação de microcosmos, facilitando os estudos de comunidades (Andrade et al. 2007). Uma revisão de Logue et al. (2011) mostra que a maioria dos trabalhos empíricos, tanto experimentais quanto observacionais exibem características que não podem ser atribuídas a um paradigma apenas, como *species sorting* ou *mass effects* e sim a dois ou mais modelos. Desse modo, parece inadequado separar esses processos (Driscoll e Lindenmayer 2009), já que tanto o nicho quanto a teoria neutra interagem em escalas local e regional para formar a metacomunidade através da dispersão (Hanski e Gilpin 1991; Gonzalez 2009).

Estruturamos o presente estudo em dois capítulos. Uma pequena revisão dos principais processos estruturando comunidades naturais de forma geral, com ênfase em assembleias de girinos que habitam regiões antropizadas e com alta heterogeneidade ambiental, como o Cerrado; e um trabalho empírico com dados observacionais dessas assembleias em diferentes áreas do Cerrado, analisando sua distribuição de abundância e coocorrência. Este trabalho, de forma geral, contém uma parte teórica e testes empíricos de processos que ocorrem em diferentes escalas espaciais.

.

Referências bibliográficas:

- Chase JM and Leibold MA (2003) *Ecological Niches. Linking classical and contemporary approaches.* The University of Chicago Press, Chicago 60637
- Driscoll D and Lindenmayer DB (2009) Empirical tests of metacommunity theory using an isolation gradient. *Ecological Monographs* 3:485–501. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/08-1114.1>
- Elton C (1927) *Animal ecology.* London: Sidgwick and Jackson, London, England
- Gonzalez A (2009) Metacommunities: Spatial Community Ecology. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS).* John Wiley e Sons, Ltd: Chichester. doi: 0.1002/9780470015902.a0021230
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34:427–433
- Hanski I and Gilpin M (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* (42):3-16. doi: 10.1111/j.1095-8312.1991.tb00548.x
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD. (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities.* University of Chicago Press
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography.* Princeton University Press, New Jersey
- Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415–427
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Logue JB, Mouquet N, Peter H, Hillebrand H and The Metacommunity Working Group (2011) Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26:482-491. doi: 10.1016/j.tree.2011.04.009

MacArthur RH and Levins R (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American naturalist* 101:377-385

O papel de processos determinísticos e estocásticos e sua importância relativa na estruturação de assembleias de girinos

Fernanda G. Fava¹, Muryllo Mello² e Fausto Nomura³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil

² Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil

³ Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.

Resumo

Para simplificar e conseguir mensurar toda a diversidade biológica existente na Terra utilizamos modelos que tentam sumarizar os processos que governam as comunidades. Modelos de comunidades estruturadas por processos determinísticos são baseados no nicho das espécies, enquanto os modelos de comunidades estruturadas por processos estocásticos são baseados na dispersão e deriva ecológica. A escala (aqui referida como extensão espacial) é um fator muito importante na avaliação da importância relativa de processos determinísticos e estocásticos, pois ela influencia a variação espacial e a heterogeneidade ambiental. Tradicionalmente, consideramos que as interações locais de espécies com o ambiente e outras espécies são importantes para explicar a diversidade em nível local e que em escalas geográficas maiores as diferenças no nicho das espécies podem não ser importantes, seguindo uma distribuição probabilística de processos de extinção e colonização. Porém, uma ideia contrária tem surgido, de que o nicho pode exercer uma maior influência em grandes escalas e eventos estocásticos podem predominar em pequenas escalas. O tipo de organismo também é importante para estudos de assembleias devido às diferenças na capacidade de dispersão. Girinos dependem da forma adulta para se dispersarem e os anuros em geral possuem baixa capacidade de movimentação. Desse modo, a escala e o tipo de organismo vão influenciar a importância relativa de fatores determinísticos e estocásticos em estudos de assembleias.

Palavras-chave: teoria do nicho, teoria neutra, diversidade local, diversidade regional

Abstract

To simplify and measure all the great diversity of life on Earth we use models to summarize the processes driving community patterns. The community models structured by deterministic processes are based on species niche. Those models structured by stochastic processes are based on dispersion and ecological drift. The spatial scale (i.e. extent) is a very important factor to evaluate the relative importance of deterministic and stochastic processes, because it determines the spatial and environmental heterogeneity. Traditionally, we consider that local species interactions with the environment and other species are important in explaining the diversity at the local level, while in larger geographic scales the differences in species niche could be not so important and these follow a probabilistic distribution of extinction and colonization processes. However, a opposite idea has arisen, that niche could have a greater influence on large scales and stochastic events may predominate at small scales. The organism type is also important for assemblies studies due to differences in dispersal ability. Tadpoles depend on the adult form to disperse and frogs generally have low movement ability. Thus, the spatial scale and the organism type will determine the relative importance of deterministic and stochastic factors in assemblies studies.

Key-words: niche theory, neutral theory, local diversity, regional diversity

Introdução

Existe uma grande diversidade de vida na Terra e esta se encontra em diferentes níveis. Tradicionalmente classificamos a diversidade como genética, diversidade de espécies e diversidade ecológica ou do ecossistema (Colwell 2009). A diversidade genética entre indivíduos da mesma espécie pode ser vista através de suas combinações genéticas únicas, gerando diferentes fenótipos. Percebemos a diversidade no nível das espécies através das diferenças (fenotípicas, fisiológicas, comportamentais, funcionais e filogenéticas) entre elas. E ainda temos uma diversidade em um nível de organização maior, que engloba os outros dois tipos de diversidade, genética e de espécies, que através de interações biológicas e com o ambiente formam comunidades, biomas e ecossistemas (Colwell 2009).

Dessa forma, sabemos que uma enorme quantidade de processos que ocorrem em várias escalas determina os padrões das comunidades e que diversos elementos podem influenciar a ecologia, diversidade e os organismos (Casseiro e Padial 2008). Esses processos vão desde fatores genéticos a fatores biogeográficos, como interações bióticas, variação climática, migração, extinção, restrições geográficas na dispersão e processos estocásticos, entre outros (Chave 2004; Mauer e MacGiil 2004). Assim, para facilitar o entendimento e a análise desses processos que influenciam as comunidades, utiliza-se uma simplificação do sistema em estudo (Mauer e McGiil 2004), como a criação de modelos, já que não conseguimos explicar, de uma só vez, todos os fatores e mecanismos que atuam nos padrões de diversidade.

Neste artigo apresentamos uma pequena revisão sobre os processos que afetam os padrões de diversidade das espécies, dividindo-os em determinísticos e estocásticos, com ênfase sobre o nicho ecológico e teoria neutra, sobre suas aplicações em diferentes escalas espaciais e sobre a ecologia de girinos em áreas savânicas como o Cerrado. Sendo assim, o objetivo desta

revisão foi mostrar o papel de processos ecológicos na estruturação de comunidades, em diferentes escalas espaciais com ênfase na importância relativa desses processos na estruturação de assembleias de girinos distribuídos em poças.

Os processos em comunidades naturais ocorrem em um dado tempo e espaço ecológico e os padrões encontrados são, na verdade, uma “fotografia instantânea” das combinações desses mecanismos em várias escalas temporais e espaciais (Fortin et al. 2003; Fortin 2005). A escala temporal pode ser representada pelo tempo evolutivo, que representa efeitos históricos e processos evolutivos de diversificação das espécies e também pelo tempo ecológico, que considera períodos mais recentes da história de uma dada comunidade e representa a influência das variáveis ambientais sobre a distribuição das espécies (Diniz-Filho et al. 2009; Giller 1984). De acordo com a escala espacial utilizada, podemos classificar os componentes da diversidade de espécies em três níveis (Whittaker 1960; Leibold et al. 2004): diversidade alfa, que consiste na diversidade local dentro da comunidade; diversidade beta, que é a variação da diversidade entre as comunidades e a diversidade gama, que engloba a diversidade regional de uma paisagem. Whittaker (1977) ainda propôs uma nomenclatura para escalas maiores, em que a diversidade entre paisagens é chamada diversidade delta e a diversidade entre regiões é chamada de diversidade epsilon. Os diferentes níveis de diversidade estão interligados por processos migratórios e pela dispersão dos organismos entre as manchas de habitat formando a metacomunidade, que engloba processos locais que ocorrem dentro de uma comunidade e processos regionais que ocorrem nas comunidades dentro de uma região (Leibold et al. 2004; Gonzalez 2009).

Há dois modelos clássicos para explicar a diversidade de espécies. O modelo de comunidades estruturadas por processos determinísticos, baseados no nicho, em que a

diversidade é baseada nos nichos ecológicos ou papéis funcionais de cada espécie (MacArthur 1970; Levin 1970; Diamond 1975; Weiher e Keddy 1999) e o modelo de comunidades estruturadas por processos estocásticos, em que a diversidade é explicada pela dispersão ao acaso e por extinção local estocástica (Hubbell 2001).

Processos determinísticos: Nicho ecológico

Os requerimentos ambientais das espécies e seu impacto sobre o ambiente são importantes para determinar a coexistência com outras espécies (Giller 1984; Chase e Leibold 2003). A competição por recursos e outras interações bióticas determinam a ausência ou presença das espécies na comunidade, além disso, diferenças na aptidão vão ser importantes para determinar o resultado das interações entre as espécies (Chase e Leibold 2003). Inicialmente, o objetivo da teoria de nicho era investigar quantas espécies poderiam coexistir em uma dada comunidade e o quão semelhante elas poderiam ser (Chase e Leibold 2003) e sempre houve uma grande discussão e incerteza sobre o conceito de nicho (Leibold 1995). Antigamente o debate era focado em distinguir aspectos do habitat, sendo este o lugar onde a espécie vive, e aspectos funcionais, explorando a ideia do papel funcional da espécie na comunidade (Leibold 1995). O foco passou a ser a investigação dos requerimentos ambientais (Grinnell 1917; Hutchinson 1957) e dos impactos ambientais das espécies sobre o ambiente (Elton 1927; MacArthur e Levin 1967).

Grinnell (1917) defendia a ideia de que o organismo é afetado pelo ambiente e que fatores limitantes (condições ambientais propícias para a sobrevivência e reprodução) vão permitir a coexistência entre as espécies. Na sua lista de fatores limitantes estão o microhabitat, fatores abióticos e recursos (Leibold 1995). Elton (1927), apesar de considerar a importância de fatores abióticos para as espécies, foca na ideia do efeito de uma dada espécie no ambiente,

descrevendo como um organismo afeta o ambiente, por consumir recursos e por servir de recurso para outros níveis tróficos (Leibold 1995), ou seja, foca em interações bióticas e dinâmicas de consumo de recurso (Soberon 2007). Hutchinson (1957) incrementou o conceito como a soma dos fatores ambientais que agem sobre o organismo, sendo o nicho uma região de um hipervolume n-dimensional e dentro deste estaria uma série de condições onde as espécies poderiam existir, como variáveis físicas ou biológicas que afetam a abundância das espécies (Verhoef e Morin 2011).

Segundo a teoria do nicho, os recursos são consumidos por organismos e este consumo é regulado pela densidade de espécies competidoras, que podem ser reguladas por predadores (Leibold 1995). A predação, considerada a interação dominante em comunidades complexas (Menge e Sutherland 1976), pode ajudar a manter a diversidade local controlando o número de competidores dominantes, evitando a monopolização dos recursos, como alimento e espaço (Paine 1966). Desse modo, podemos estudar a diversidade de espécies em relação aos fatores ambientais físicos, passados e atuais, que influenciam o padrão de interação das espécies e em relação às interações bióticas, que produzem a partilha de recursos, permitindo a coexistência das espécies (Giller 1984).

Processos estocásticos: Teoria Neutra

O outro modelo apresenta ideias bastante diferentes. Segundo o modelo de comunidade estruturada por processos estocásticos, as comunidades mudam constantemente e a ocorrência e abundância das espécies são governadas por dispersão, deriva ecológica, especiação randômica e extinção (Hubbell 2001). Esse padrão é análogo à teoria neutra da genética de populações (Kimura e Ohta 1971), em que eventos aleatórios afetam a frequência de alelos em uma

população. Hubbell (2001) defendeu a ideia de uma comunidade neutra, estruturada por deriva ecológica, conceito muito parecido ao de estocasticidade demográfica de MacArthur e Wilson (1967), em que a extinção ocorreria devido à variação ao acaso nas taxas de mortalidade e nascimento das espécies equivalentes ecologicamente.

De acordo com a teoria neutra (Hubbell 2001), todos os indivíduos possuem a mesma chance de nascimento, morte, migração e especiação e processos estocásticos comandam a variação de abundância das espécies. O sistema ainda é regido por uma regra de “somatório-zero”. Em uma comunidade os indivíduos ocupam todos os lugares e recursos, quando há um distúrbio e indivíduos morrem, espaços e recursos ficam disponíveis e então são ocupados por indivíduos de lugares próximos ou por imigrantes da metacomunidade de uma área fonte (Hubbell 2001). A teoria unificada de Hubbell foi inspirada na Teoria de Equilíbrio da Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson (1967), que levantou a possibilidade de que o acaso poderia estruturar as comunidades ao invés de regras de assembleias baseadas no nicho das espécies. A teoria introduziu a ideia de que a diversidade de espécies é influenciada pelo tamanho e isolamento da comunidade, e, em função das taxas de extinção e colonização, as comunidades não são estáticas, estando em uma contínua dinâmica de substituição de espécies, ou seja, há uma renovação de espécies ao longo do tempo, controlando o tamanho populacional.

Apesar de Hubbell (2001) levantar uma questão importante, de que as comunidades são regidas tanto por mecanismos baseados no nicho quanto por mecanismos baseados na neutralidade, por muito tempo houve discussões sobre quais processos seriam mais importantes para estruturar comunidades, processos determinísticos ou estocásticos (Chase 2007, 2014) sendo que ainda não há um consenso (Chase 2014). Os processos determinísticos e estocásticos não são mutuamente exclusivos (Gao et al. 2014) e o reconhecimento de que ambos agem

simultaneamente vem crescendo (Gravel 2006; Thompson e Townsend 2006; Chase e Myers 2011). Para resolver esses debates de "nicho versus neutralidade", por exemplo, devemos entender como esses processos se interagem no tempo e no espaço estruturando a biodiversidade (Chase e Myers 2011), ou seja, a importância relativa de cada processo vai depender primeiramente da escala de investigação (Wiens 1989; Levin 1992; Chase e Myers 2011; Chase 2014).

Escala espaciais para inferência de processos em comunidades

As diferenças em relação à escala ainda são ignoradas por muitos ecólogos, ainda que se saiba sua importância em estudos de comunidades e que a amplitude geográfica de uma investigação pode ter efeitos profundos sobre o padrão encontrado (Wiens 1989; Levin 1992; Laliberté et al. 2009; Chase e Knight 2013; Chase 2014).

A estrutura geográfica de uma metacomunidade abrange um complexo de escalas em que há uma explícita separação entre dinâmicas que ocorrem em manchas e entre manchas (Levin 1992), nas quais o padrão encontrado representa um balanço entre processos locais e regionais (Levin 1992; Hubbell 2001; Chave 2004). Em sistemas de comunidades abertas, as taxas de transferências de organismos são altas (Wiens 1989), dessa maneira uma espécie pode se tornar localmente extinta, mas a diversidade pode ser reabastecida por imigração contínua de indivíduos do conjunto de espécies regional, sendo a escala local e regional acoplada por dispersão (Hubbell 2001). A variância espacial é definida por várias escalas, desde estudos em pequenas manchas a estudos de ilhas ou grandes áreas do continente (Verhoef e Morin 2011). Ou seja, variáveis espaciais mudam conforme a escala de medição, e a variância entre as amostras cresce com a ampliação da escala (Wiens 1989; Chase e Knight 2013). Se o

pesquisador mantiver a área de investigação constante e aumentar o tamanho das amostras a variação espacial diminuirá. Porém, se o tamanho das amostras for constante, o aumento na extensão da área de investigação aumenta a heterogeneidade espacial, incrementando a variedade de elementos da paisagem (Wiens 1989). Segundo Garzon-Lopes (2014), a escala de estudo depende da escala em que as variáveis de interesse se distribuem no espaço, sendo que grandes escalas espaciais englobam associações de habitat que não são encontradas em pequenas escalas.

Robert MacArthur desenvolveu, separadamente, trabalhos relacionados com a teoria do nicho (MacArthur 1958, 1965, 1969; MacArthur e Levins 1967), considerando as diferenças entre as espécies importantes para explicar a diversidade em escala local, e com a teoria do equilíbrio de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson 1967; MacArthur 1972), assumindo que em grandes escalas biogeográficas não há diferenças no nicho das espécies e essas seguem uma distribuição probabilística de processos de extinção e colonização. Esses dois paradigmas abrangem escalas e ideias bastante diferentes e foi chamado o “paradoxo de MacArthur” (Schoener 1989; Loreau e Mouquet 1999). Uma teoria é determinista e os processos que explicam a diversidade de espécies são locais, a outra teoria é estocástica e os processos que explicam a diversidade ocorrem em escalas regionais (Loreau e Mouquet 1999). Muitos ecólogos tentam explicar padrões baseados em fatores locais ou de microescala, que refletem as características adaptativas das espécies e são afetados pelo crescimento da população, por interações bióticas e pelas condições ambientais (Casseiro e Padial 2008). Já outros tentam explicar padrões baseados em processos regionais ou de macro escala que refletem o número de espécies disponíveis no conjunto de espécies regional e restrições geográficas na dispersão, assim como a especiação e extinção (Hubbell 2001; Cassemiro e Padial 2008). Escalas locais podem revelar detalhes sobre mecanismos biológicos, representando casos individuais, em que

as comunidades muitas vezes se comportam de modos particulares. Conforme aumentamos a escala saímos do imprevisível para generalizações de comportamentos que ocorrem mais regularmente (Wiens 1989; Levin 1992).

Porém, outra visão recente e contrária tem surgido. Alguns estudos mostraram que em grandes escalas o nicho vai ter uma maior importância em explicar a diversidade de espécies e que em escalas menores vai haver uma maior influência de eventos estocásticos. Brown et al. (2013) e Garzon-Lopez (2014) encontram resultados semelhantes, em que as comunidades de árvores tropicais apresentaram fortes associações de habitat conforme aumento da heterogeneidade ambiental. Estudos em macro escala podem englobar uma maior heterogeneidade ambiental, revelando muitos tipos de ambientes, onde muitas espécies diferentes podem mostrar fortes associações com os habitats (Brown et al. 2013; Chase 2014; Garzon-Lopez 2014). Juntamente com esses processos de seleção de habitat ocorrem eventos estocásticos como nascimentos, mortes e dispersão que vão permitir o estabelecimento esporádico de indivíduos em habitats menos favoráveis (Chase 2014). Quando a escala diminui, abrange menos indivíduos e menos heterogeneidade ambiental e esses eventos estocásticos passam a dominar e exercer uma maior influência para estruturar as comunidades (Chase 2014). Assim, tanto fatores determinísticos quanto estocásticos vão interagir e influenciar conjuntamente a diversidade de espécies.

A escolha no uso das escalas nos estudos ainda é arbitrária e reflete a percepção do investigador sobre o sistema, desse modo deve-se também atentar para as diferenças entre os tipos de organismos, que podem afetar a escala de investigação (Wiens 1989; Cottenie 2005). Os organismos enfrentam uma variabilidade de ambientes conforme a história de vida, desse modo a escala de investigação vai ser influenciada pelo desenvolvimento e dispersão dos mesmos (Levin

1992). Este é o caso da maioria das espécies de anfíbios anuros no Brasil, que possuem um primeiro estágio de vida larval (Haddad e Prado 2005; Provete et al. 2012), representado por uma fase aquática e depois da metamorfose passam para uma fase terrestre, migram para locais próximos da poça de origem e mantêm uma relação com o local de desenvolvimento ou migram para locais próximos de outros corpos d'água (Duellman e Trueb 1994; Sinsch 1990).

A imigração para outros corpos d'água depende muito dos juvenis, que se dispersam mais que os adultos (Rothermel 2004), porém a expansão agrícola e outras coberturas antrópicas ameaçam o movimento dos anfíbios (Laurance et al. 2014; Lomolino e Smith 2003). Características do grupo fazem com que sejam muito vulneráveis aos efeitos de perda e fragmentação de habitat (Cushman 2006). A baixa mobilidade, baixa tolerância a lugares inóspitos, como pastagens, plantações e estradas, à poluição ambiental, às mudanças climáticas, patógenos e à alta exposição de raios ultravioletas fazem com que sejam bastante afetados por matrizes que são difíceis de permear (Cushman 2006). Assim, conforme aumenta o desmatamento, há uma redução do tamanho das manchas e consequentemente um aumento no isolamento entre elas, fazendo com que os eventos de recolonização sejam dificultados, aumentando as chances de extinção, além disso, o isolamento entre fragmentos florestais e corpos d'água pode potencializar efeitos como o *habitat split*, em que áreas de refugio e alimentação são separadas das áreas reprodutivas (Becker et al. 2007).

Ecologia de girinos

Por causa do ciclo de vida bifásico, a ecologia dos anfíbios é distinta entre sua fase larval e adulta (Wells 2007), principalmente em relação às espécies em que os girinos se desenvolvem na água e os adultos ganham o ambiente terrestre, apesar ainda da íntima relação com a água que apresentam. Dividindo habitats diferentes, os estágios de larva e adulto dos anuros possuem contatos com diferentes competidores e predadores (Wells 2007). Além disso, os girinos são herbívoros ou onívoros, podendo preda ovos e até coespecíficos, enquanto os adultos são carnívoros (Wells 2007), com algumas exceções de espécies em que a forma adulta apresenta comportamento de herbivoria (*Xenohyla truncata*, *Rana hexadactyla*, *Rana esculenta*) (Da Silva, De Britto-Pereira, Caramaschi, 1989; Da Silva e De Britto-Pereira, 2006; Das 1996; Tyler 1958). Um dos fatores determinantes para estruturar as assembleias de girinos é a dependência da escolha do sítio reprodutivo pelo adulto (Alford 1999), embora, muitas vezes, essa decisão possa ser falha. Em geral, a escolha provavelmente é feita com base nas características físicas do ambiente e em relação à presença de predadores (Wells 2007). Por exemplo, a *Rhinella castaneotica* evoluiu o comportamento de desovar dentro do fruto aberto da castanheira (Azevedo-Ramos, Rueda, Reichle 2004) e dendrobatídeos em geral transportam os girinos do local da desova, geralmente no folhíço, para um habitat aquático adequado, como bromélias ou troncos de árvores (Hoff et al. 1999), após a inspeção do interior dos fitotelmatas. Entretanto, é comum de se observar no Cerrado, mas também em outras regiões, muitas desovas perdidas por terem sido depositadas em poças muito pequenas e/ou que secam rapidamente, ocasionando a perda de todos os indivíduos. Desta maneira, não é possível assumir que todas as espécies avaliem o local da desova, sendo provável que seja muito mais comum o comportamento de desova em corpos d'água, sem seleção por parte dos parentais. Nesses casos, os girinos podem

apresentar diversas adaptações para sobreviver em ambientes diversos, podendo negociar a demanda interna de energia aumentando a taxa de metamorfose ao custo do tamanho do imago. Igualmente, os girinos desenvolvem diversos mecanismos de defesa para evitar predadores (Brodie et al. 1991), como mudanças no comportamento de natação, coloração críptica, coloração disruptiva, chamando a atenção para uma parte menos vital do corpo, acúmulo de substâncias impalatáveis na pele, associado à coloração aposemática, formação de agregados, etc. Então, a escolha do sítio e o tempo reprodutivo do adulto, vão definir as espécies que podem potencialmente interagir com os girinos, como herbívoros que são potenciais competidores, e ainda, predadores, que no caso dos girinos vão desde insetos aquáticos (Gambale et al. 2014) a peixes, que são considerados um dos principais fatores controladores do uso de poças por girinos (Hero, Gascon, Magnusson 1998). Desse modo, é provável que a interação entre fatores bióticos e abióticos influencie a ecologia de girinos (Dunson e Travis 1991). Comunidades de poças geralmente possuem uma alta diversidade de espécies, com uma composição variável (Chase 2007), e são ambientes adequados para estudos de metacomunidades porque formam um espaço delimitado da comunidade. Os girinos ainda são relativamente abundantes nos ambientes em que vivem e apresentam distribuição restrita aos corpos d'água (Andrade et al. 2007).

Escolhemos o grupo dos anuros na forma larval como modelo de estudo devido a essa abundância nos corpos d'água e à adequabilidade do sistema de poças a estudos de metacomunidades, mas ainda há muito que se conhecer sobre a herpetofauna do Cerrado (Colli et al. 2002), principalmente em relação a fase larval dos anfíbios anuros. Muitas espécies ainda estão por ser descritas e catalogadas (*lacuna lineana*), podendo chegar a nem serem conhecidas, e o conhecimento sobre a distribuição espacial destas também é incompleto (*lacuna wallaceana*) (Whittaker et al. 2005). Além disso, conhecemos menos ainda sobre as informações

filogenéticas da maioria das espécies (lacuna darwiniana) (Diniz-Filho et al. 2013). O Cerrado representa a mais rica das savanas do mundo (Mendonça et al. 1998) e é considerado um dos *hotspots* mundiais (Myers 2000), cobrindo 22% do território nacional brasileiro (Ratter et al. 2003). Pela sua diversidade de domínios fitogeográficos, o Cerrado tem sido considerado um complexo de biomas, distribuídos em mosaico (Coutinho 2006; Batalha 2011). Além do perfil heterogêneo natural do Cerrado, formado por sua vegetação, a paisagem é complementada por grandes regiões do agronegócio, com formação de pastagens e monoculturas, que podem se tornar matrizes, às vezes impermeáveis. Com uma alta heterogeneidade ambiental, as espécies podem estar associadas com diferentes tipos de ambientes, mostrando uma especificidade de habitat, o que tornaria os fatores determinísticos importantes na estruturação das assembleias. Outro fator que pode favorecer a influência do nicho é a severidade ambiental (Chase 2007). Em ambientes com condições favoráveis, a maioria das espécies consegue sobreviver e se reproduzir, enquanto que ambientes com condições ambientais mais severas "filtram" as espécies do conjunto regional e poucas conseguem persistir. E independente do ambiente, fatores estocásticos, como dispersão, mortes e nascimentos vão influenciar a estrutura das assembleias, permitindo que esporadicamente, uma espécie tenha indivíduos espalhados em habitats menos favoráveis (Chase 2007).

Conclusão

A importância de fatores determinísticos e estocásticos vai depender da escala de investigação, que determina a heterogeneidade do habitat e da história natural do grupo estudado, que influencia a capacidade de dispersão dos mesmos (Cottenie et al. 2005; Thompson e Townsend 2006). As assembleias de girinos são influenciadas por múltiplos fatores como o número de habitats de reprodução (Rodrigues et al. 2010), estrutura da poça (Gascon 1991; Both

2011; Straub 2013), características limnológicas (Oliveira e Eterovick 2009), hidroperíodo (Both et al. 2009, 2011), predação (Azevedo-Ramos et al. 1999), fatores históricos (Zimmerman and Simberloff 1996), limitação na dispersão (Almeida et al. 2015), então muitos processos são sugeridos como causadores dos padrões de diversidade, abundância e composição de espécies e isso pode tornar a ecologia de comunidades uma “bagunça” (Lawton 1999), já que cada sistema de estudo pode ter resultados únicos. Por isso é necessária uma generalização das teorias sobre dinâmicas de comunidades para que se adequem a diferentes tipos de sistema. Podemos reunir os diversos processos conhecidos por influenciar os padrões de diversidade e reduzi-los a conceitos mais gerais. Nesta revisão tentamos sumarizar os processos através dos modelos baseados em fatores determinísticos e estocásticos, enquanto outros autores fazem outras sugestões, como incorporar todos os processos detalhados em processos amplos, utilizando a seleção, deriva especiação e dispersão como os quatro grandes causadores e reguladores das comunidades, onde a especiação e a dispersão garantem a adição de espécies nas comunidades enquanto que a seleção e a deriva controlam a abundância (Vellend 2010).

Referências bibliográficas:

- Alford RA (1999) Behavior. Interactions and their consequences. In: McDiarmid RW and Altig R (eds) Tadpoles: The biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago. pp 215-239
- Andrade GV et al. 2007. Estudos sobre girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e perspectivas. In: Herpetologia no Brasil II. Belo Horizonte. Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp 127-146
- Azevedo-Ramos C, Rueda JV, Reichle S (2004) *Rhinella castaneotica*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>
- Batalha MA (2011) O cerrado não é um bioma. Biota Neotropica 1:21-24
- Brodie Jr. ED, Formanowicz DR and Brodie III ED (1991) Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. Ethology Ecology and Evolution 3:73-77. doi: 10.1080/08927014.1991.9525390
- Brown C, Burslem DFRP, Illian JB, Bao L, Brockelman W, Cao M, Chang LW, Dattaraja HS, Davies S, Gunatilleke CVS, Gunatilleke IAUN, Huang J, Kassim AR, LaFrankie JV, Lian J, Lin L, Ma K, Mi X, Nathalang A, Noor S, Ong P, Sukumar R, Su SH, Sun IF, Suresh HS, Tan S, Thompson J, Uriarte M, Valencia R, Yap SL, Ye W and Law R (2013) Multispecies coexistence of trees in tropical forests: spatial signals of topographic niche differentiation increase with environmental heterogeneity. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. doi: 10.1098/rspb.2013.0502
- Cassemiro FAS and Pádua AA (2008) Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. Oecol. Bras. 4:706-719

- Chase J M and Leibold M A (2003) *Ecological Niches. Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago
- Chase JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc Natl Acad Sci U S A* 44:17430–17434. doi: 10.1073/pnas.0704350104
- Chase JM and Myers JA (2011) Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366:2351–2363. doi: 10.1098/rstb.2011.0063
- Chase JM and Knight TM (2013) Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters* 16:17–26. doi: 10.1111/ele.12112
- Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25:319–322. doi: 10.1111/jvs.12159
- Chave J (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters* 7:241–253. doi: 10.1111/j.1461-0248.2003.00566.x
- Colli G R, Bastos R P and Araújo A F B (2002) The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*: P. S. Oliveira and R. J. Marquis (Eds.) Columbia University Press, New York pp 223–241
- Colwell RK, (2009) Biodiversity: Concepts, patterns, and measurement, in *The Princeton Guide to Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton pp. 257–263
- Cottenie K (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8:1175–1182. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x
- Coutinho LM (2006) O conceito de bioma. *Acta Bot. Bras.* 1:1–11. doi: 10.1590/S0102-33062006000100002

- Cushman SA (2006) Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation* 128:231–24. doi:10.1016/j.biocon.2005.09.031
- Da Silva HR and De Britto-Pereira MC (2006) How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Zoology* 270:692–698. doi: 10.1111 / j.1469-7998.2006.00192.x
- Da Silva HR, De Britto-Pereira MC, Caramaschi U (1989) Frugivory and Seed Dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical Treefrog. *Copeia* 3:781- 783
- Das I (1996) Folivory and seasonal changes in diet in *Rana hexadactyla* (Anura: Ranidae). *Journal of Zoology* 238: 785–794. doi: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05430.x
- Diamond J M (1975) Assembly of species communities. In: Cody M L and Diamond JM (eds) *Ecology and Evolution of Communities*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, pp. 342-444
- Diniz-Filho JAF, Terribile LC, Oliveira G, Rangel TF (2009) Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade*. 5:1-2
- Diniz-Filho JAF, Loyola RD, Raia P, Mooers AO and Bini LM (2013) Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology e Evolution* 28: 689–695. doi:10.1016/j.tree.2013.09.003
- Duellman W E and Trueb L (1994) *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. Baltimore, USA
- Dunson, WA and Travis, J (1991) The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist* 5:1067-1091
- Elton C (1927) *Animal ecology*, Sidgwick and Jackson, London

- Fortin MJ, Boots B, Csillag F and Remmel TK (2003) On the role of spatial stochastic models in understanding landscape indices in ecology. *Oikos*. 102:203–212. doi: 10.1034 / j.1600-0706.2003.12447.x
- Fortin MJ, Dale MRT (2005) *Spatial Analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, New York
- Gambale PG, Batista VG, Oda FH, Campos RM, Takemoto RM and Bastos RP. Anuran larvae as prey and hosts of invertebrates in Neotropical aquatic habitats. *Revista Chilena de Historia Natural* 87:1-5. doi:10.1186/s40693-014-0029-8
- Gao M, He P, Zhang X, Liu D, Wu D (2014) Relative roles of spatial factors, environmental filtering and biotic interactions in fine-scale structuring of a soil mite community. *Soil Biology e Biochemistry*. 79:68-77. doi:10.1016/j.soilbio.2014.09.003
- Garzon-Lopez CX, Jansen PA, Bohlman SA, Ordonez A and Olff H (2014) Effects of sampling scale on patterns of habitat association in tropical trees. *Journal of Vegetation Science* 25:349–362. doi: 10.1111 / jvs.12090
- Giller PS (1984) *Community Structure and the Niche*. Springer Netherlands, Ireland. doi: 10.1007/978-94-009-5558-5
- Gonzalez A (2009) Metacommunities: Spatial Community Ecology. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley e Sons, Ltd: Chichester. doi: 0.1002/9780470015902.a0021230
- Gravel D, Canham CD, Beaudet M and Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9:399–409
- Grinnell, J, and HS Swarth. (1913) An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California. *University of California Publications in Zoology* 10:197–406
- Grinnell, J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34:427–433

Grinnell, J (1924) Geography and evolution. *Ecology* 5:225–229

Haddad, C.F.B., Prado, C.P.A. (2005): Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience* 55: 207-217. doi: [10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0207:RMIFAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0207:RMIFAT]2.0.CO;2)

Hero JM, Gascon C and Magnusson WE (1998) Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. *Aust. J. Ecol.* 23:474-482. doi : [10.1111/j.1442-9993.1998.tb00755.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1998.tb00755.x)

Hoff et al. (1999) Behavior. Interactions and their consequences. In: McDiarmid RW and Altig R. (eds) *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 215-239

Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415–427. doi: [10.1101 / SQB.1957.022.01.039](https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039)

Kimura M, Ohta T (1974) On some principles governing molecular evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 71:2848-2852

Laliberté E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A (2009) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159:377–388. doi: [10.1007/s00442-008-1214-8](https://doi.org/10.1007/s00442-008-1214-8)

Laurance WF, Clements GR, Sloan S, O’Connell CS, Mueller . D, Goosem M, Venter O, Edwards DP, Phalan B, Balmfor A, Van Der Ree R and Arrea IB (2014) A global strategy for road building. *Nature* 513, 229–232. doi: [10.1038/nature13717](https://doi.org/10.1038/nature13717)

Leibold MA (1995) The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. *Ecology* 5:1371-1382. Doi: 10.2307/1938141

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608

Levin SA (1970) Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *American Naturalist* 104:413–423. doi: 10,2307/2459310

Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 6:1943-1967. doi: 10.2307/1941447

Lomolino MV and Smith GA (2003) Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. *Global Ecology e Biogeography* 12:275– 286. doi: 10,1046 / j.1466-822X.2003.00041.x

Loreau M. e Mouquet. 1999. Immigration and the Maintenance of Local Species Diversity. *The American aturalist* 154:427-440

MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39:599-619. doi: 10.2307/1931600

MacArthur RH (1965) patterns of Species Diversity. *Biological Reviews* 40: 510-533. doi: 10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x

MacArthur RH and R Levins (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American aturalist* 101:377-385

MacArthur RH and Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton

- MacArthur RH (1969) Patterns of communities in the tropics. Biol. J. Linn. Soc. 1:19- 30.
doi:10.1111/j.1095-8312.1969.tb01809.x
- MacArthur RH (1970) Species packing and competitive equilibrium for many species. Theoretical Population Biology 1:1–11. doi: 10.1016 / 0040-5809 (70) 90039-0
- MacArthur, R. H.1972. *Geographical Ecology*. Princeton University Press, Ney Jersey
- Mauer BA, McGill BJ (2004) Neutral and non-neutral macroecology. Basic and Applied Ecology 5:413-422. doi: 10.1016 / j.baae.2004.08.006
- Mendonça, R. C.; Felfi li, J. M.; Walter, B. M. T.; Silva Júnior, M. C.; Rezende, A. V.; Filgueiras, T. S. e Nogueira, P. E. 1998. Flora Vascular do Cerrado. Pp. 289-556. In: S. M. Sano e S. P. Almeida (eds). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina, EMBRAPA-CPAC
- Menge BA, Sutherland JP (1976) Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. The American Naturalist 973:351-369
- Morin PJ (2011) Community Ecology. Processes, Models, and Applications. Oxford University Press, New Jersey
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB and Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature 403:853-858. doi : 10.1038 / 35002501
- Paine RT (1966). Food web complexity and species diversity. The American Naturalist 910: 65-75
- Provete DB, Garey MV, Da Silva FR e Jordani MX (2012) Knowledge gaps and bibliographical revision about descriptions of free-swimming anuran larvae from Brazil. North-Western Journal of Zoology 8: 283-286

- Ratter J, Bridgewater S and Ribeiro JF (2003) Analysis of the floristic composition of the Brazilian Cerrado vegetation. III: comparison of the woody vegetation of 376 areas. *Edinburgh Journal of Botany* 60:57-109. doi: <http://dx.doi.org/10.1017/S0960428603000064>
- Rodrigues DJ, Lima AP, Magnusson WE and Costa FRC (2010) Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazon. *Herpetologica* 66:124-130. doi: <http://dx.doi.org/10.1655/09-020R2.1>
- Rothermel BB (2004) migratory success of juveniles: a potential constraint on connectivity for pond-breeding amphibians. *Ecological Applications* 5:1535–1546. doi: 10.1890 / 03-5206
- Schoener TW (1989) Food Webs From the Small to the Large: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 6:1559-1589. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1938088>
- Sinsch U (1990) Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology e Evolution* 2:65-7. doi: 10.1080 / 08927014.1990.9525494
- Soberon J (2007) Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1123. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x
- Thompson R and Townsend C (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 75:476–484
- Tyler MJ (1958) On The Diet and Feeding Habits of the Edible Frog (*RANA ESCULENTA* LINNAEUS) *Proceedings of the Zoological Society of London* 4:583–595. doi: 10.1111/j.1096-3642.1958.tb00703.x
- Weiher E and Keddy P (1999) *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK

Wells KD (2007) The Ecology and Behavior of Amphibian Larvae. In: The Ecology e Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press, Ltd., London

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. 30:279-338. doi: <http://dx.doi.org/10.2307/1943563>

Whittaker RH (1977) Evolution of species diversity in land communities. Evolutionary biology, Vol 10 (eds M.K. Hecht, W.C. Steere and B. Wallace), Plenum Press, New York

Whittaker RJ, Araújo MB, Paul J, Ladle RJ, Watson JEM and Willis KJ (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions, 11:3–23

Wiens JA (1989) Spatial Scaling in Ecology. Functional Ecology, 3:385-397

Influência da escala na importância relativa de fatores determinísticos e estocásticos na estruturação de assembleias de girinos em ambientes heterogêneos

Fernanda G. Fava¹, Muryllo Mello² e Fausto Nomura³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil

² Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil

³ Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil.

Resumo

Muitos fatores são conhecidos por influenciar a estrutura de assembleias naturais. A interação de espécies e fatores ambientais pode gerar padrões determinísticos e a dispersão, juntamente com a deriva ecológica, podem gerar padrões estocásticos. Sistemas de poças são ideais para estudos com assembleias, pois possuem uma considerável diversidade de espécies, formam uma comunidade com espaço delimitado e apresentam organismos em abundância, como girinos. Procuramos entender como os fatores determinísticos e os fatores estocásticos interagem em diferentes escalas para estruturar as assembleias de anuros na forma larval. O estudo foi realizado em 53 poças de seis regiões do Cerrado brasileiro nos períodos chuvosos de 2010 a 2013. Investigamos os efeitos das variáveis ambientais locais, da interação de espécies e das variáveis espaciais em relação a abundância de girinos. Registramos 43 espécies e tanto os processos determinísticos quanto os processos estocásticos foram importantes para explicar a estrutura das assembleias de girinos em grande escala, com uma maior importância para os fatores estocásticos. Em pequenas escalas as características ambientais das poças e a competição, foram mais importantes. Os resultados se encaixam nas ideias do "paradoxo de MacArthur", em que pequenas escalas revelam detalhes biológicos das espécies e em escalas maiores a influência da dispersão pode ser identificada.

Palavras-chave: larvas, Cerrado, heterogeneidade ambiental, coocorrência

Abstract

Many factors are known to influence the structure of natural assemblies. The species interaction and environmental factors could generate deterministic patterns, while dispersal and ecological drift could generate stochastic patterns. Pond systems are good models for assemblies studies, due to their high species diversity, the limited space and because some organisms are plentiful, such as tadpoles. Our aim is understanding how deterministic and stochastic factors interact in different scales with structure frogs' assemblies in larval form. The study was conducted in 53 pools of six regions of the Brazilian Savanna in rainy periods from 2010 to 2013. We investigated local environmental variables effects, the species interaction and spatial variables in relation to tadpoles abundance. We recorded 43 species and both, deterministic and stochastic processes were important in explaining the tadpoles assemblies structure on a large scale, with greater importance for the stochastic factors. In small scales ponds environmental features and competition were more important. Our results are in agreement with the ideas of "MacArthur paradox" in which biological species relationships are shown in small scales, while in larger scales is possible identify the influences by limited dispersion.

Key words: larvae, Cerrado, environmental heterogeneity, cooccurrence

Introdução

Uma questão geral para ainda se resolver é saber quais são as forças que moldam as comunidades e assembleias naturais. Muitos fatores como eventos históricos, interação de espécies, gradientes ambientais e processos estocásticos são conhecidos por influenciar a abundância de espécies. O espaço e os descritores ambientais espacialmente estruturados são importantes para as assembleias (Legendre 1993; Bocard et al. 1992) e juntamente com os processos estocásticos (Hubbell 2001) podem explicar a distribuição de espécies nas comunidades. Porém, processos determinísticos podem fazer com que assembleias deixem de ser guiadas somente por deriva ecológica, em que a variação da abundância é devido a eventos estocásticos de nascimentos e mortes. Fatores ambientais fazem com que espécies criem uma especificidade de habitat e dependam de certas condições para conseguir sobreviver e se reproduzir, desse modo, características do habitat podem determinar a composição de espécies (Grinnell 1917; Hutchinson 1957; Chase e Leibold 2003). Além disso, fatores bióticos que ocorrem a nível local, como competição e predação também são importantes na estruturação das assembleias (Elton 1927; MacArthur e Levin 1967).

Tentar separar a importância desses fatores continua um desafio e cada sistema pode gerar um resultado diferente. Sistemas de poças são bons ambientes para estudos de comunidade, pois além de possuírem uma considerável diversidade de espécies (Chase 2007), formam uma comunidade com espaço delimitado e organismos como girinos, são abundantes (Andrade et al. 2007). Outro fator importante, além do sistema e do organismo em estudo é a escala que se escolhe para tal (Wiens 1989; Levin 1992; Laliberte et al. 2009; Chase e Knight 2013; Chase 2014). Em escala local, as características do habitat e as interações bióticas podem exercer maior influência na estrutura das assembleias e em escala regional as assembleias seguem uma

distribuição probabilística e a deriva ecológica pode ser mais importante. Essa idéia é conhecida como o “paradoxo de MacArthur” (Schoener 1989; Loreau e Mouquet 1999). Porém, uma grande escala incorpora mais heterogeneidade ambiental e as diferenças entre os habitats podem ser mais importantes para explicar a diversidade, porque estudos em pequenas escalas podem perder esse detalhe (Wiens 1989; Chase 2014) e a influencia de processos estocásticos de nascimentos e mortes podem passar a ser mais importantes (Chase 2014).

Para tentar explicar as causas da diversidade e sumarizar os processos que governam as comunidades utilizamos modelos (Mauer e McGill 2004). Existem dois modelos clássicos que tentam explicar a estrutura das assembleias. No modelo de comunidades estruturadas por processos determinísticos as espécies são afetadas por fatores ambientais e por interações bióticas (Grinnell 1917; Hutchinson 1957; Chase e Leibold 2003), ou seja, habitats com fatores ambientais semelhantes tendem a suportar assembleias mais similares (Parris 2004). Hubbell (2001), inspirado nas ideias de MacArthur e Wilson (1967) sobre biogeografia de ilhas, pensou na possibilidade das assembleias não serem influenciadas somente por processos de nicho e que processos estocásticos seriam mais importantes para explicar a distribuição e abundância de espécies e a partir disso, temos o modelo de comunidades estruturadas por processos estocásticos, em que fatores como crescimento, reprodução, mortalidade e dispersão são fortes o suficiente para que diferenças nas aptidões das espécies não sejam tão relevantes a ponto de determinar as espécies que podem permanecer em determinado habitat. Desse modo, assembleias que são geograficamente mais próximas podem suportar assembleias mais similares (Legendre e Fortin 1989, Tilman 1994).

O entendimento desses processos faz-se primordialmente necessário pelo subsídio de informações que fortalecem a conservação de anfíbios no ameaçado bioma Cerrado. Em essência

no estado de Goiás há uma dicotomia da estrutura físico-territorial: ao sul do estado, altos índices de desenvolvimento humano e altas densidades demográficas se misturam com destruição, desmatamento, poluição das águas e das bacias de drenagem; enquanto que ao norte do estado encontra-se em uma condição mais favorável quanto às ameaças, mas há baixos índices de desenvolvimento humano e densidades demográficas (Diniz-Filho et al. 2009).

Objetivo

Com este trabalho, procuramos entender como os fatores determinísticos e os fatores estocásticos interagem, em escalas locais e em escala regional, para estruturar as assembleias de anuros na forma larval no Cerrado brasileiro.

Hipótese

Tanto processos determinísticos quanto processos estocásticos vão influenciar a estrutura das assembleias de girinos, sendo que a importância desses fatores vai depender da escala de investigação e do grupo estudado.

Predições

Acreditamos que em pequenas escalas vai haver uma maior influência do nicho, pois as variáveis ambientais medidas no trabalho representam a heterogeneidade local de cada ambiente, ou seja, mesmo em uma escala pequena vai haver heterogeneidade suficiente entre os habitats para os girinos. Em grandes escalas, organismos com baixa capacidade de dispersão vão ser muito limitados pelo espaço e efeitos aleatórios podem predominar. A dispersão, assim como mortes e nascimentos, é um evento estocástico, no caso dos girinos, que dependem da escolha do adulto para depositar seus ovos, que pode ser feita de modo aleatório também. Desse modo, como os anuros possuem uma dispersão limitada e dependente do adulto, ou seja, aleatória, eles

podem muitas vezes, estar em ambientes não muito favoráveis, o que leva a distribuição de anfíbios ser influenciada por fatores estocásticos. No entanto, considerando que os anfíbios são bastante sensíveis às condições ambientais e que irão enfrentar uma grande variedade de ambientes para se deslocarem a grandes distâncias, também haverá uma influência dos fatores determinísticos.

Material e métodos

Conjunto de dados

Os dados neste trabalho foram obtidos através do projeto “Girinos de Anuros da Mata Atlântica, da Amazônia, do Pantanal, do Cerrado e de Zonas de Transição: Caracterização Morfológica, Distribuição Espacial e Padrões de Diversidade”, aprovado pelo edital SISBIOTA Brasil (Sistema Nacional de Pesquisa em Biodiversidade), financiado pelo CNPq, Capes e FAPESP. O projeto integra diversas instituições e pesquisadores utilizando métodos de coletas padronizados. Utilizamos os dados obtidos através das diversas coletas realizadas nas áreas de Cerrado, cobrindo uma boa parte das regiões do estado de Goiás.

Conjuntos amostrais

Dividimos o estado de Goiás em seis regiões, (noroeste, nordeste, centro, oeste, sudeste e sudoeste) (Figura 1). Com essa divisão de regiões criamos diferentes escalas de estudo, englobando áreas antropizadas e áreas preservadas, abrangendo uma grande heterogeneidade ambiental. Dos corpos d'água coletados durante as campanhas do projeto foram sorteados 10 para representar a diversidade de espécies de girinos de cada região. Quando não haviam 10 corpos d'água na região, utilizamos o número de amostras disponíveis (Tabela 1), o que ocorreu

apenas para a região noroeste com sete unidades amostrais e para a região central, com seis unidades amostrais, obtendo ao todo 53 unidades amostrais.

Durante as coletas, que vão dos períodos chuvosos de 2010 a 2013 os girinos foram amostrados em cada corpo d'água apenas uma vez, com puçá de tela de arame (30 cm de diâmetro e malha de 3 mm²) e com cabo longo. O esforço amostral foi de uma volta no corpo d'água, peneirando toda a extensão ou uma hora de esforço amostral quando este era muito grande. Os girinos foram anestesiados em solução de benzocaína a 5% e fixados em formalina a 10% logo após a coleta. Os exemplares coletados foram depositados na coleção científica da UFG (ZUFG), campus de Goiânia-GO e identificados a partir de uma chave taxonômica e de caracterização (Rossa-Feres e Nomura, 2006) e diversos artigos de descrição (Bokermann 1967; Brandão 2002; Brandão e Bastista 2000; Costa, Facure e Giaretta 2006; Eterovick e Brandão 2001; Gomes e Peixoto 1991; Heyer, Heyer e de Sá 2010; Kehr e Basso 1990; Pugliese, Alves e Pombal Jr. 2001; Savage e Cei 1965; Sazima e Bokermann 1978).

Durante as amostragens as características dos habitats foram mensuradas. As coordenadas geográficas (latitude e longitude) foram utilizadas para representar as variáveis espaciais como um proxy da capacidade de dispersão das espécies. Para representar as características do nicho foram utilizadas as variáveis ambientais (Tabela 2), com as seguintes informações dos corpos d'água: posição do corpo d'água (interior de floresta, área aberta, borda interna e borda externa); tipo do corpo d'água (lótico e lêntico); hidroperíodo (permanente e temporário); dimensões (maior comprimento, maior largura e profundidade máxima); número de tipos de margem (em barranco, plana, inclinada e escavada); número de tipos de substrato (rocha, pedras, cascalho grosseiro, cascalho, areia, argila, lama e folhiço); porcentagem de vegetação no interior (nenhuma, submersa, flutuante, vegetação herbácea ereta, arbustiva,

arbórea e taboa); número de tipos de vegetação no interior; porcentagem de vegetação nas margens (nenhuma, vegetação herbácea rasteira, vegetação herbácea ereta, arbustiva, arbórea e taboa); número de tipos de vegetação nas margens e presença/ausência de peixes predadores. As porcentagens foram transformadas em índices, 0%=0; 1-20%=0.1; 21-40%=0.3; 41-60%=0.5; 61-80%=0.7; 81-100%=0.9, e somadas posteriormente.

Análise de dados

Para prever a variância na abundância de girinos utilizamos uma matriz ambiental e uma espacial. Os dados de abundância das espécies foram transformados com Hellinger (Peres Neto e Legendre 2010) para homogeneizar a variação entre as abundâncias de espécies. As variáveis espaciais foram geradas através da análise de coordenadas principais de matrizes vizinhas (PCNM; Borcard e Legendre 2002), baseada em uma matriz de distância euclidiana entre as amostras. A matriz foi submetida a uma análise de coordenadas principais (PCoA) e os autovetores positivos, com coeficientes I de Moran maiores que 0,1 foram extraídos. Os autovetores da PCNM, usados como preditores espaciais, são mutuamente ortogonais e representam padrões espaciais distintos. As variáveis ambientais foram transformadas em uma matriz de similaridade através do método de distância de Gower modificado (Pavoine, 2009) e posteriormente utilizamos uma análise de coordenadas principais (PCoA; Legendre e Legendre 1998) para extrair os eixos explicativos da matriz. Para avaliar os efeitos das variáveis ambientais e espaciais na distribuição de espécies utilizamos o método da partição da variância (Borcard, Legendre e Drapeau 1992, Legendre e Legendre 1998) através da análise de redundância parcial (pRDA) (Borcard, Legendre e Drapeau 1992; Diniz-Filho e Bini 2005; Legendre et al. 2005; Peres-Neto et al., 2006 e Peres-Neto e Legendre 2010) para testar a significância das frações. Neste procedimento a variação total é dividida em quatro frações: [a]

variação explicada exclusivamente por variáveis ambientais, independente de qualquer estrutura espacial; [b] variação explicada pelas variáveis ambientais e espaciais, ou seja, componente ambiental espacialmente estruturado; [c] variação explicada exclusivamente por variáveis espaciais, independente de qualquer variável ambiental e [d] variância inexplicada, representando os resíduos da análise. O método de partição hierárquica (Chevan e Sutherland 1991; Hatt et al. 2004; MacNally 2000; Walsh et al. 2004) foi aplicado em dois casos, quando a PCNM gerou apenas um autovetor (região um e três). Esta análise informa a contribuição independente de cada eixo, ambiental e espacial. Para a utilização deste método, transformamos a abundância de espécies de cada ambiente em um Índice de Shannon e foram utilizados como um vetor contendo as variáveis dependentes, juntamente com os eixos explicativos das variáveis independentes.

Uma pRDA, ou uma partição hierárquica foi feita para cada uma das seis regiões delineadas, que representam diferentes escalas de estudo e englobam uma grande variedade de ambientes do Cerrado. Estas análises representam processos que ocorrem em nível local. Para representar os processos que ocorrem no nível regional, outra pRDA foi realizada, utilizando os dados de todas as regiões, englobando toda a diversidade e heterogeneidade ambiental que o Cerrado proporciona. Todas as análises foram feitas utilizando o ambiente R (R Core Team, 2014).

Coocorrência

Para testar se as assembleias locais apresentam algum padrão definido de coocorrência, comparamos a distribuição de espécies observada para o total de ambientes amostrados e por região com um modelo nulo, gerado com o auxílio do software Ecosim, v. 7.0 (Gotelli e Entsminger 2003). Para construímos os modelos nulos, os registros de espécies foram

organizados em matrizes de presença-ausência onde as linhas da matriz representam as espécies e as colunas os ambientes amostrados. Construímos uma matriz geral, onde cada uma das seis regiões estudadas foi considerada como uma “localidade” e seis matrizes específicas, uma para cada região, onde os ambientes amostrados foram considerados como uma localidade. Os padrões de coocorrência nestas matrizes foram então resumidos pela aplicação do índice C ou “C-scores” para coocorrência de espécies (Stone e Roberts 1990). Este índice é bastante utilizado por ser considerado robusto a erros do tipo I e II, podendo detectar padrões significativos de coocorrência mesmo em conjuntos de dados com ruído, e também para detectar pares de espécies que não co-ocorrem frequentemente (Gotelli 2000). Quanto maior o C-score menor será a co-ocorrência média entre os pares de espécies e isso é um indicio de que a competição está influenciando a estrutura dessas assembleias (Diamond e Gilpin 1982; Stone e Roberts 1990). O modelo nulo foi construído pela aleatorização da ocorrência das espécies entre os ambientes amostrados, assumindo que os ambientes são equiprováveis, i.e., a probabilidade de cada ambiente conter uma determinada espécie é a mesma. Este modelo representa uma comunidade onde a colonização de uma localidade independe da colonização de outras localidades (Gotelli e Entsminger 2003).

Resultados

Registrámos ao todo 4606 indivíduos, de 43 espécies de anfíbios anuros na forma larval, pertencentes a 15 gêneros (*Ameerega*, *Bokermannohyla*, *Dendropsophus*, *Dermatonotus*, *Elachistocleis*, *Hypsiboas*, *Leptodacylus*, *Lysapsus*, *Odontophrynus*, *Phyllomedusa*, *Physalaemus*, *Pseudopaludicola*, *Pseudis*, *Scinax* e *Trachycephalus*) e cinco famílias (*Dendrobatidae*, *Hylidae*, *Microhylidae*, *Leptodactylidae* e *Odontophrynidae*) (Tabela 3). A família *Hylidae* apresentou maior riqueza, com 22 espécies, seguida da família *Leptodactylidae*,

com 16 espécies. As famílias *Odontophrynidae* e *Microhylidae* tiveram poucos representantes, com duas espécies cada e a família *Dendrobatidae* apresentou apenas uma espécie.

Através do método da análise de redundância parcial, encontramos para o modelo geral, representando o Cerrado, que os descritores ambientais foram capazes de explicar 2% da variação na composição de espécies, enquanto que os descritores espaciais explicaram 5%, obtendo 94% de resíduos. Os dois fatores (ambientais e espaciais) foram significativos (Tabela 4). As regiões um, dois, quatro, cinco e seis não apresentaram resultados significativos em relação às variáveis, ambientais e espaciais. Utilizando a partição hierárquica encontramos uma relação significativa entre a abundância de espécies e as variáveis ambientais na região central, com 63% de influência (Tabela 5). O índice C-Score foi significativamente maior do que esperado pelo acaso em duas regiões, oeste e sudoeste, indicando a influencia de interações bióticas estruturando as assembleias (Figuras 3, 4, 5, 6, 7, 8 e 9).

Discussão

Em uma escala regional, abrangendo boa parte do estado de Goiás, que possui aproximadamente 340 mil km² (IBGE), encontramos influência tanto de fatores determinísticos quanto de fatores estocásticos sobre a estrutura das assembleias de girinos. Em escalas locais, encontramos resultados significativos para três localidades, sendo que essas assembleias foram influenciadas por fatores determinísticos. Os anfíbios possuem pele permeável e isso os torna dependentes de umidade e são muito sensíveis a fatores ambientais (Duellman e Trueb 1994). Nesse grupo, todo tipo de deslocamento inclui custos energéticos, relacionados principalmente à dessecação e exposição a condições climáticas desfavoráveis, além de custos comportamentais, como riscos de predação. Em decorrência disto, os anfíbios são, geralmente, considerados

geograficamente restritos, movendo-se somente quando necessário (Wells 2007). Essa tendência é reforçada pelo comportamento de fidelidade ao habitat de desenvolvimento, no qual os jovens tendem a retornar para os mesmos ambientes onde se desenvolveram quando atingem a maturidade para acasalamento e reprodução (Wells 2007). Esse comportamento é comum principalmente em regiões marcadamente sazonais, onde a duração e formação dos corpos d'água propícios para a reprodução são imprevisíveis (Morin 1990). Quando os jovens retornam para os ambientes de reprodução onde se desenvolveram, podem, ao acaso, interceptar novos corpos d'água no trajeto, e aproveitar estas novas oportunidades para reproduzir, formando novas assembleias (Sinsch 1990, 2014). Os anuros apresentam uma baixa capacidade de dispersão de modo geral, (Duellman e Trueb 1994; Sinsch, 1990) assim, os fatores espaciais podem atuar como um importante fator de limitação do deslocamento dos anuros devido à capacidade de dispersão limitada. Em escalas locais, como as assembleias são mais próximas, o fator espacial pode ser menos relevante para a formação da sua estrutura e a importância de eventos estocásticos vai se diluindo conforme aumenta a importância de condições ambientais locais e devido a interações com outras espécies.

Na escala regional do nosso estudo encontramos uma maior influência dos fatores espaciais na estruturação das assembleias de girinos. Essa influência pode ser devido a eventos probabilísticos, como nascimentos e mortes ao acaso, que podem gerar assembleias montadas independentes dos fatores ambientais, fazendo com que indivíduos estejam na comunidade mesmo que o habitat não seja favorável (Bell 2000; Hubbell 2001; Chase 2014). Isso é bem provável de acontecer com os girinos porque são totalmente dependentes da avaliação dos adultos em relação às condições do habitat para a sobrevivência das larvas (Alford 1999), podendo haver erros de avaliação. Outro fator importante também é a limitação na capacidade de

dispersão que os anuros possuem para o deslocamento horizontal, o que pode representar outro efeito parental (Wells 2007). Dessa forma, quando observamos a assembleia de girinos, o efeito espacial corresponde à um efeito parental, uma vez que a fase de larva dos anuros dependem da forma adulta conseguir se reproduzir (alcançar um ambiente adequado) e da avaliação das condições locais para a sobrevivência do girino. Estes dois comportamentos dos adultos, em grande escala, podem definir a composição das assembleias de girinos no espaço. A menor influência de fatores ambientais em escala regional, também pode ser um efeito parental, relacionado com a variação dos ambientes de reprodução quanto às características estruturais da poça (e.g. fitofisionomia, tipo de fundo), que limitam as oportunidades reprodutivas de algumas espécies devido à especialização de seus modos reprodutivos (e.g. *Phyllomedusa azurea*). Entretanto, também pode representar as adaptações específicas dos girinos a condições locais dos ambientes, e.g. mecanismos antipredatórios (Brodie et al. 1991) e/ou defesas induzidas (McCollum e Leimberger 1997; Van Buskirk e Axer 2001; Van Buskirk e Arioli 2002), que podem ter surgido como uma resposta aos erros de avaliação dos adultos.

Em uma escala local encontramos a influência de fatores ambientais na estruturação das assembleias de girinos. Os fatores ambientais tiveram uma influencia de 63% na região central, o que sugere que as assembleias de girinos são definidas de acordo com as características estruturais dos corpos d'água, o que inclui não apenas as dimensões das poças (que podem indicar o hidroperíodo do ambiente), mas a presença de vegetação no interior do corpo d'água e em suas margens, o que afeta a disponibilidade de alimento e refúgios (Rossa-Feres et al. 2004; Hossie e Murray 2011), e de peixes, os principais predadores de girinos (Hero, Gascon, Magnusson 1998). Tais condições afetam a chance das larvas de anuros de se estabelecerem e se desenvolverem nestes corpos d'água, independentemente da probabilidade dos adultos de

alcançarem estes ambientes para a reprodução. Neste caso, também pode existir uma sinergia entre as condições necessárias para a reprodução dos adultos, que muitas vezes apresentam requerimentos ambientais específicos para o estabelecimento do sítio de vocalização ou para o sítio de desova (Silva, Candeira, Rossa-Feres 2012). A região central engloba os arredores das cidades de Goiás e de Goianésia, que apresentam diferentes graus de conservação. Os ambientes amostrados em Goiás estão associados a fragmentos de floresta, são maiores e possuem mais tipos e porcentagem de cobertura de vegetação nas margens e no interior. Os ambientes amostrados em Goianésia estão submetidos a uma região com maior degradação ambiental, incluídos em áreas de pastagens, plantações de seringueiras e outras monoculturas, o que pode selecionar a ocorrência de modos reprodutivos. Por exemplo, muitas espécies dependem da vegetação para colocar seus ovos, como é o caso das espécies do gênero *Phyllomedusa*. Adicionalmente, estas atividades humanas podem aumentar o risco de contaminação ambiental por agrotóxicos, herbicidas e/ou fertilizantes, o que provoca alterações nos parâmetros físico-químicas da água (Werner e Glennenmeier 1999; Stoler e Relyea 2010), afetando a fisiologia e a sobrevivência dos girinos (Ultsch, Bradford, Freda 1999) e consequentemente a estrutura das assembleias (Brodman et al. 2003). Desta maneira, o efeito ambiental indica que a estrutura local dos ambientes de reprodução pode funcionar como um filtro que regula a oportunidade de reprodução dos adultos (fornecendo sítios de oviposição adequados) ou as características dos girinos, especialmente seus mecanismos de defesa contra predadores.

Para as regiões oeste e sudoeste, encontramos valores de *C-score* maiores do que esperado pelo acaso. Este tipo de resultado é geralmente interpretado como efeito de competição (Diamond e Gilpin 1982; Stone e Roberts 1990). Outra possível explicação seria que o padrão encontrado é devido ao efeito do “fantasma da competição passada”, em que interações

competitivas ocorridas no passado geram padrões de coocorrência semelhantes aos padrões de competição atuais (Connell 1980). Assim, as espécies podem não co-ocorrer porque interações entre pares de espécie no passado evolutivo levaram a uma evolução de diferenças na preferência do habitat (Connell 1980). Entretanto, como não encontramos relação da estrutura das assembleias com as variáveis ambientais nessas localidades, não podemos suportar a hipótese de que a preferência de habitat afete a estrutura das assembleias de girinos. Assim, o processo de exclusão competitiva tem mais suporte por nossos resultados. Nessas regiões (oeste e sudoeste), as condições locais podem favorecer os girinos de algumas espécies de anuros fazendo com que tenham a oportunidade de monopolizar recursos, controlando a composição das assembleias por competição. A competição em assembleias de girinos ocorre por exploração, devido a altas densidades de competidores, o que pode diminuir a sobrevivência de girinos das espécies com menor potencial competitivo (Purrenhage e Boone 2009). Pode ser também que os girinos não estejam competindo somente por alimento, mas também por outros recursos do ambiente, como refúgio, por exemplo, já que a pressão de predação por predadores vertebrados e invertebrados tende a ser bem alta (Azevedo-Ramos e Magnusson 1999). Esse resultado é interessante, pois contraria alguns estudos (Eterovick e Sazima 2000; Eterovick e Barata 2006; Straub et al. 2013) e processos intuitivos, pois seria esperado que a competição em assembleias naturais de girinos fosse baixa (Heyer 1976) devido à uma grande variedade de adaptações e modos de vida que fazem com que os girinos se distribuam em diferentes partes da camada d'água e possam se refugiar em diferentes substratos (Morin 1983; Eterovick e Barros 2003).

Os resultados deste trabalho se encaixam nas ideias do "paradoxo de MacArthur", em que pequenas escalas revelam detalhes biológicos das espécies, ou seja, os efeitos do nicho vão ser mais relevantes para as assembleias de girinos em escalas geográficas menores e a limitação na

dispersão vai ser mais importante em escalas maiores. Isso acontece porque são organismos que não podem se deslocar e estão restritos às condições locais. Um aspecto importante do nosso estudo é que ele evidencia que o controle da estrutura das assembleias de girinos, em escalas menores, pode responder a diferentes processos ecológicos. Em grandes escalas, muitos fatores, que não foram medidos, ainda podem afetar a estruturação das assembleias, como o número de espécies existentes no pool regional, que é importante para definir quais espécies estarão presentes, além de restrições históricas e da filogenia das espécies (Zimmerman e Simberloff 1996; Buckley e Jetz 2007). Além disso, a restrição geográfica na dispersão desses organismos é muito importante para explicar essa influência dos fatores espaciais (Duellman e Trueb 1994; Sinsch 1990). Estes resultados corroboram as ideias de Thompson e Townsend (2006), em que assembleias de espécies que apresentam de baixa a moderada capacidade de dispersão são melhor preditas pelo modelo combinado de processos determinísticos e estocásticos. Outros trabalhos feitos com assembleias de girinos em pequenas escalas também revelam influência de fatores estruturais da poça e de interações bióticas influenciando sua estrutura (e.g. Both 2011; Straub 2013) e podemos encontrar também assembleias que foram influenciadas tanto por processos determinísticos quanto estocásticos (e.g. Almeida et al. 2015). Entre diferentes escalas (grande e pequena) os processos variam entre estocásticos para determinísticos, mas em escalas pequenas, a importância de efeitos abióticos (estrutura do ambiente) e bióticos (competição e predação) também varia, não havendo uma única força estruturadora geral.

Conclusão geral:

A importância relativa de cada processo que estrutura as assembleias naturais em ambientes heterogêneos vai depender de três fatores principais, a escala do estudo, o grupo e estágio de vida dos organismos escolhidos na realização do estudo. A escala espacial a ser investigada vai determinar a proporção de heterogeneidade ambiental que vai ser englobada, porém o tipo de organismo também pode influenciar essa heterogeneidade. A heterogeneidade pode ser percebida de forma diferente, por exemplo, por uma onça pintada, por um anfíbio adulto ou até mesmo pelos girinos. Para os girinos, escolhidos como modelo deste estudo, pequenas escalas podem proporcionar uma considerável heterogeneidade ambiental, revelando processos bióticos que ocorrem localmente e pode fazer com que haja diferenças suficientes para que ocorra algum tipo de associação com o ambiente. Na medida em que a escala aumenta, a dificuldade de se alcançar lugares distantes também aumenta, isso porque os girinos são dependentes da forma adulta para se dispersarem. Os anfíbios anuros, em geral, possuem movimentação restrita e uma baixa capacidade de dispersão. Então, apesar dos processos estocásticos e determinísticos ocorrerem simultaneamente, a importância destes pode variar, conforme a escala (que determina a heterogeneidade) e o tipo de organismo (que determina a capacidade de dispersão) em questão.

Referências bibliográficas:

- Alford RA (1999) Behavior. Interactions and their consequences. In: McDiarmid RW and Altig R (eds). Tadpoles: The biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago pp 240-278
- Andrade GV et al. (2007) Estudos sobre girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e perspectivas. In: Herpetologia no Brasil II. Belo Horizonte. Sociedade Brasileira de Herpetologia, pp 127-146
- Azevedo-Ramos C, Magnusson WE and Bayliss P (1999) Predation as the Key Factor Structuring Tadpole Assemblages in a Savanna Area in Central Amazonia. *Copeia*. 1:22-33.
- Becker CG, Fonseca CR, Haddad CFB, Batista RF, Prado PI (2007) Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. *Science* 5857:1775-1777 doi: 10.1126/science.1149374
- Bell G (2000) The Distribution of Abundance in Neutral Communities. *The American Naturalist*. 5:606-617
- Bokermann (1967) Girinos de Anfíbios Brasileiros - 4 (Amphibia, Salientia). *Rev. Brasil. Biol.*, 4:363-367
- Borcard D, Legendre P and Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045–1055
- Borcard D and Legendre P (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* 153:51–68
- Both C, Cechin SZ, Melo AS and Hartz SM (2011) What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? *Austral Ecology* 36:530–536. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02183.x

- Brandão and Bastista (2000) Descrição do girino de *Odontophrynus salvatori* (Anura, Leptodactylidae). *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 89 :165-170
- Brandão (2002) A New Species of *Phyllomedusa* Wagler, 1830 (Anura: Hylidae) from Central Brazil. *Journal of Herpetology*, 4:571–578
- Brodie Jr. ED, Formanowicz DR and Brodie III ED (1991) Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethology Ecology e Evolution* 3:73-77 doi: 10.1080/08927014.1991.9525390
- Brodman R, Ogger J, Bogard T, Long AJ, Pulver RA, Mancuso K and Falk D (2003) Multivariate Analyses of the Influences of Water Chemistry and Habitat Parameters on the Abundances of Pond-Breeding Amphibians. *Journal of Freshwater Ecology* 3:425-436. doi: 10.1080/02705060.2003.9663978
- Buckley LB and Jetz W (2007) Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:1167-1173. doi: 10.1098/rspb.2006.0436
- Chase JM and Leibold MA (2003) *Ecological Niches. Linking classical and contemporary approaches.* The University of Chicago Press, Chicago
- Chase JM (2007) Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* 44: 17430–17434 doi: 10.1073/pnas.0704350104
- Chase JM (2014) Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science* 25:319–322. doi: 10.1111/jvs.12159

- Chase JM and Knight TM (2013) Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. *Ecology Letters* 16:17–26. doi: 10.1111/ele.12112.
- Chevan A and Sutherland M (1991) Hierarchical Partitioning. *The American Statistician* 45:90-96.
- Connell JH (1980) Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of Competition Past. *Oikos* 2:131-138.
- Costa, Facure and Giaretta (2006) Courtship, vocalization, and tadpole description of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in southern Goiás, Brazil. *Biota Neotropica*
- Diamond JM and Gilpin ME (1982) Examination of the "Null" Model of Connor and Simberloff for Species Co-Occurrences on Islands. *Oecologia (Berl)* 52:64-74
- Diniz-Filho JAF and Bini LM (2005) Modelling geographical patterns in species richness using eigenvector-based spatial filters. *Global Ecology and Biogeography* 14:177–185. 10.1111/j.1466-822X.2005.00147.x
- Diniz-Filho JAF, Bini LM, de Oliveira G, Barreto BS, da Silva MMFP, Terribile LC, Rangel TFLVB, Pinto MP, de Sousa NPR, Vieira LCG, Melo AS, De Marco Júnior P, Vieira CM, Blamires D, Rogério PB, de Carvalho P, Ferreira LG, de Campos Telles MP, Rodrigues FM, Silva DM, da Silva Jr. NJ, Soares TN (2009) Macroecologia, Biogeografia e Áreas Prioritárias para Conservação no Cerrado. *Oecologia Brasiliensis* 3:470-497
- Duellman WE and Trueb L (1994) *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press. Baltimore, USA
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London

Eterovick e Brandão (2001). A Description of the Tadpoles and Advertisement Calls of Members of the *Hyla pseudopseudis* Group. *Journal of Herpetology* 3 :442-450

Eterovick PC and Barata IM (2006) Distribution of Tadpoles Within and Among Brazilian Streams: The Influence of Predators, Habitat Size and Heterogeneity. *Herpetologica* 4:365–377

Eterovick, PC and Sazima, I (2000) Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* 21:439-461. doi: 10.1163/156853800300059331

Gomes and Peixoto (1991). Considerações sobre os girinos de *Hyla senicula* (COPE, 1868) e *Hyla soaresi* (CARAMASCHI E JIM, 1983). (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE). *Acta Biologica Leopoldensia*, 2:5-18

Gotelli, NJ (2000) Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81:2606-2621

Gotelli NJ and Entsminger (2003) Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* 84:532-535

Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34:427–433

Hatt BE, Fletcher TD, Walsh CJ and Taylor SL (2004) The influence of urban density and drainage infrastructure on the concentrations and loads of pollutants in small streams. *Environmental Management* 34:112–124. doi: 10.1007/s00267-004-0221-8

Hero JM, Gascon C and Magnusson WE (1998) Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure in the Amazon rainforest. *Aust. J. Ecol.* 23:474-482. doi : 10.1111/j.1442-9993.1998.tb00755.x

Heyer WR, Heyer MM, and De Sá RO (2010) *Leptodactylus siphax*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 868: 1-9

Heyer WR (1976) Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contributions to Zoology* 242:1-27

Hossie TJ and Murray DL (2011) Effects of Structural Refuge and Density on Foraging Behaviour and Mortality of Hungry Tadpoles Subject to Predation Risk. *Ethology* 117:777–785. doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01927.x

Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol.* 22:415–427

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). Área Territorial Oficial - Consulta por Unidade da Federação. Visitado em 4 de fevereiro de 2014

Van Buskirk J. and Axer G (2001) Delayed costs of an induced defense in tadpoles? Morphology, hopping, and development rate at metamorphosis. *Evolution* 4:821–829

Kehr and Basso (1990) Description of the Tadpole of *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) and Some Considerations on Its Biology. *Copeia* 2:573-575

Laliberté E, Paquette A, Legendre P, Bouchard A (2009) Assessing the scale-specific importance of niches and other spatial processes on beta diversity: a case study from a temperate forest. *Oecologia* 159:377–388

Laurance WF, Clements GR, Sloan S, O’Connell CS, Mueller D, Goosem M, Venter O, Edwards DP, Phalan B, Balmfor A, Van Der Ree R and Arrea IB (2014) A global strategy for road building. *Nature* 513:229–232. doi:10.1038/nature13717

Legendre P and Fortin MJ (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80:107-138

Legendre P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 6:1659-1673

Legendre P and Legendre L (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam

- Legendre P, Borcard D and Peres-Neto PR (2005). Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75:435-450. doi: <http://dx.doi.org/10.1890/05-0549>
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 6:1943-1967
- Lomolino MV and Smith GA (2003) Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. *Global Ecology e Biogeography* 12:275– 286. doi: 10.1046/j.1466-822X.2003.00041.x
- Loreau M and Mouquet (1999) Immigration and the Maintenance of Local Species Diversity. *The American naturalist* 4:427-440
- MacNally R (2000) Regression and model building in conservation biology, biogeography and ecology: the distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models. *Biodiversity and Conservation* 9:655–671
- MacArthur RH and Levins R (1967) The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American naturalist* 101:377-385
- MacArthur RH and Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton
- Mauer BA, McGill BJ (2004) Neutral and non-neutral macroecology. *Basic and Applied Ecology* 5:413-422
- McCollum SA and Leimberger JD (1997) Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia* 109:615-621
- Morin PJ (1983) Predation, Competition, and the Composition of Larval Anuran Guilds. *Ecological Monographs* 2:119-138

Morin PJ, Lawler SP and Johnson EA (1990) Ecology and Breeding Phenology of Larval *Hyla Andersonii*: The Disadvantages of Breeding Late. *Ecology* 4:1590-1598

Parris KM (2004) Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27:392–400

Pavoine S, Vallet J, Dufour A, Gachet S and Daniel H (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118:391-402. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16668.x

Peres-Neto PR, Legendre P, Dray S and Borcard D (2006) Variation Partitioning of Species Data Matrices: Estimation And Comparison of Fractions. *Ecology* 10:2614–2625

Peres-Neto PR and Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19:174–184. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00506.x

Pugliese A and Pombal Jr. (2001) The tadpole of *Hyla rubicundula* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology* 4:686-688

Purrenhage JR and Boone MD (2009) Amphibian Community Response to Variation in Habitat Structure and Competitor Density. *Herpetologica* 1:14–30. doi: <http://dx.doi.org/10.1655/08-017R1.1>

R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>

Rossa-Feres DC, Jim J and Fonseca MG (2004) Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia* 4:745–754. doi : <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752004000400003>

Rossa-Feres and Nomura (2006) Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica* doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032006000100014>

Savage and Cei (1965). A Review of the Leptodactylid Frog Genus, *Odontophrynus*. *Herpetologica* 3:178-195

Sazima and Bokermann (1978) Cinco Novas Espécies de *Leptodactylus* do Centro e Sudeste Brasileiro (AMPHIBIA, ANURA, LEPTODACTYLIDAE). *Rev. Brasil. Biol.* 4:899-912

Schoener TW (1989) Food Webs From the Small to the Large: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 6:1559-1589

Sinsch U (1990) Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethology Ecology e Evolution* 2:65-7

Sinsch U (2014) Movement ecology of amphibians: from individual migratory behaviour to spatially structured populations in heterogeneous landscapes. *Can. J. Zool.* 92:491–502

Stoler AB and Relyea RA (2010) Living in the litter: the influence of tree leaf litter on wetland communities. *Oikos* 120:862–872. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18625.x

Stone L and Roberts A The checkerboard score and species distributions. 1990. *Oecologia* 85:74-79

Straub A, Randrianaina RD, Vences M, Glos J (2013) Species distribution and assembly patterns of frog larvae in rainforest streams of Madagascar. *Hydrobiologia* 702:27–43. doi: 10.1007/s10750-012-1301-z

Thompson R and Townsend C (2006) A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 75:476–484

- Tilman D (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* 1:2-16
- Ultsch GR, Bradford DF and Freda J (1999) Physiology. Coping with the Environment. In: McDiarmid RW and Altig R (eds). *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 189-214
- Van Buskirk J and Arioli M (2002) Dosage Response of an Induced Defense: How Sensitive are Tadpoles to Predation Risk? *Ecology*, 6 :1580–1585
- Walsh CJ, Papas PJ, Crowther D, Sim PT and Yoo J (2004) Stormwater drainage pipes as a threat to a stream-dwelling amphipod of conservation significance, *Austrogammarus australis*, in south-eastern Australia. *Biodiversity and Conservation* 13:781–793
- Wells KD (2007) The Ecology and Behavior of Amphibian Larvae. In: *The Ecology e Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Ltd., London
- Werner EE and Glennemeier KS (1999) Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia* 1999:1–12
- Wiens JA (1989) Spatial Scaling in Ecology. *Functional Ecology* 3:385-397
- Zimmerman BL and Simberloff D (1996) An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. Source: *Journal of Biogeography* 1:27-46

Tabela 1. Localidades e coordenadas geográficas dos corpos d'água amostrados no estado de Goiás.

Região	Localidade	Latitude	Longitude
1	São Miguel do Araguaia	-13.25683333	-50.13661111
1	São Miguel do Araguaia	-13.26669444	-50.12025
1	São Miguel do Araguaia	-13.26736111	-50.12088889
1	São Miguel do Araguaia	-13.26494444	-50.11030556
1	São Miguel do Araguaia	-13.3225	-50.27638889
1	São Miguel do Araguaia	-13.30158333	-50.28533333
1	São Miguel do Araguaia	-13.29644444	-50.24097222
2	Nova Roma	-13.6795	-46.8235
2	Parque Nacional Chapada dos Veadeiros	-14.16458957	-47.83884541
2	Parque Nacional Chapada dos Veadeiros	-13.97520206	-47.49884172
2	Parque Nacional Chapada dos Veadeiros	-14.13414105	-47.76604179
2	Alto Paraíso de Goiás	-14.283112	-47.532672
2	Alto Paraíso de Goiás	-14.327361	-47.513861
2	Alto Paraíso de Goiás	-14.312306	-47.644472
2	Alto Paraíso de Goiás	-14.294944	-47.707861
2	Alto Paraíso de Goiás	-14.483278	-47.591861
2	São João da Aliança	-14.727667	-47.553639
3	Goianésia	-15.374778	-49.2655
3	Goianésia	-15.262583	-49.185194
3	Goianésia	-15.262583	-49.185194
3	Goianésia	-15.356639	-49.033667
3	Cidade de Goiás	-15.995111	-50.070611
3	Cidade de Goiás	-15.890111	-50.158806
4	Resex Lago do Cedro	-14.88897222	-51.07580556
4	Resex Lago do Cedro	-14.86747222	-51.04155556
4	Resex Lago do Cedro	-14.92091667	-51.00069444
4	Resex Lago do Cedro	-14.89705556	-50.91275
4	Resex Lago do Cedro	-14.67113889	-50.91275
4	Resex Lago do Cedro	-14.71902778	-50.98869444
4	Resex Lago do Cedro	-14.82605556	-51.04197222
4	Resex Lago do Cedro	-14.81505556	-51.02105556
4	Britânia	-15.36622222	-51.12383333
4	Britânia	-15.45538889	-51.07013889
5	Luiziânia	-16.21119444	-47.65852778
5	Cristalina	-16.90821	-47.26956
5	Cristalina	-16.83277	-47.44259
5	Cristalina	-16.79122	-47.42427

5	Pires do Rio	-17.32286111	-48.43755556
5	Pontalina	-17.43269444	-49.344
5	Pontalina	-17.42066667	-49.34783333
5	Pontalina	-17.49319444	-49.27661111
5	Pontalina	-17.43722222	-49.47577778
5	Pontalina	-17.425703	-49.370136
6	Jataí	-17.21805556	-51.52691667
6	Aparecida do Rio Doce	-18.20555556	-51.11952778
6	Aparecida do Rio Doce	-18.22469444	-51.08936111
6	Aparecida do Rio Doce	-18.20019444	-51.06916667
6	Aparecida do Rio Doce	-18.10961111	-51.11919444
6	Cachoeira Alta	-18.73622222	-50.88275
6	Cachoeira Alta	-18.66058333	-50.91297222
6	Serranópolis	-18.32908359	-52.16260255
6	Serranópolis	-18.42683333	-52.18658333
6	Chapadão do Céu	-18.11688138	-52.59325175

Tabela 2. Variáveis ambientais utilizadas para representar as características do nicho. Posição: posição do corpo d'água (interior de floresta-if, área aberta-aa, borda interna-bi e borda externa-be); Lênt e Lót: tipo do corpo d'água (lótico e lêntico); Temp e Perm: hidroperíodo (permanente e temporário); Comp, Larg e Prof: dimensões (maior comprimento, maior largura e profundidade máxima); Marg: número de tipos de margem (em barranco, plana, inclinada e escavada); Subst: número de tipos de substrato (rocha, pedras, cascalho grosseiro, cascalho, areia, argila, lama e folhiço); Viporc: porcentagem de vegetação no interior (nenhuma, submersa, flutuante, vegetação herbácea ereta, arbustiva, arbórea e taboa); Vi: número de tipos de vegetação no interior; Vmporc: porcentagem de vegetação nas margens (nenhuma, vegetação herbácea rasteira, vegetação herbácea ereta, arbustiva, arbórea e taboa); Vm: número de tipos de vegetação nas margens e Peixes: presença/ausência de peixes predadores.

Região	Posição	Lênt	Lót	Temp	Perm	Comp	Larg	Prof	Marg	Subst	Viporc	Vi	Vmporc	Vm	Peixes
1	be	1	0	1	0	40	12	1	3	4	0.6	2	1	4	0
1	aa	1	0	0	1	60	30	0.3	2	3	1	3	1	3	1
1	aa	1	0	1	0	7	5	0.4	3	1	0.3	1	1	3	0
1	aa	1	0	1	0	16	9	1	2	1	0.3	1	0.9	3	0
1	if	1	0	0	1	22	14	1.5	2	4	0.6	2	0.8	3	1
1	aa	1	0	1	0	20	12	0.5	3	2	0.1	1	0.5	3	0
1	aa	1	0	0	1	80	35	2	3	4	1	4	1	4	1
2	if	1	0	NA	NA	30	30	4.5	1	2	1	4	1	3	0
2	aa	1	0	1	0	NA	15	NA	1	2	0.2	2	0.5	3	0
2	aa	NA	NA	1	0	30	15	0.5	2	2	0.2	2	0.9	3	0

2	aa	1	0	0	1	30	10	1	1	1	1	2	1	2	0
2	aa	0	1	0	1	250	50	1.5	3	2	0.3	1	1	4	1
2	aa	1	0	0	1	40	30	1.5	2	2	1	2	1	3	0
2	if	0	1	0	1	100	5	2	2	3	1	1	1	4	1
2	if	0	1	0	1	100	5	0.3	4	5	0.7	1	1	4	0
2	aa	1	0	1	0	20	15	0.3	3	2	0.9	1	1	3	0
2	aa	1	0	1	0	25	20	1.5	2	2	0.1	1	1	4	0
3	aa	1	0	NA	NA	15	7	NA	1	1	0.5	1	0.9	1	0
3	aa	1	0	0	1	20	10	0.4	1	1	0.3	1	0.3	1	0
3	aa	1	0	0	1	40	20	1	2	1	0.5	1	0.9	1	0
3	aa	1	0	0	1	20	15	1	1	1	0.1	1	0.9	1	0
3	bi	1	0	1	0	50	23	1.5	3	1	1	4	1	5	0
3	be	1	0	1	0	57.5	38	1	3	3	1	4	1	4	0
4	aa	1	0	0	1	150	50	0.5	2	NA	1	2	1	3	NA
4	aa	1	0	0	1	400	150	0.5	2	1	0.6	2	1	3	NA
4	aa	1	0	1	0	128	40	0.4	1	1	1	2	1	2	NA
4	aa	1	0	1	0	100	50	0.1168	1	1	0.6	2	1	3	NA
4	aa	1	0	1	0	50	20	0.0657	1	1	1.1	3	1	3	NA
4	aa	1	0	1	0	40	25	0.1	1	2	0.7	1	1	3	NA
4	aa	1	0	1	0	100	100	0.8	2	1	1	2	1	2	NA
4	beaaa	1	0	1	0	20	50	0.5	1	2	1	2	1	3	NA
4	aa	1	0	NA	NA	NA	20	NA	2	2	0.7	1	0.9	1	NA
4	aa	1	0	0	1	62	37	0.35	2	2	0.8	2	1	2	1
5	beaaa	1	0	0	1	25	10	0.3	2	2	0.1	1	0.8	2	1
5	aa	1	0	0	1	129	100	0.75	3	1	0.1	1	1	3	1
5	aa	1	0	0	1	100	65	0.7	1	2	0.4	4	1	2	1
5	aa	1	0	0	1	166	114	0.9	1	3	1	4	1	3	1
5	aa	1	0	0	1	140	42	0.5	2	1	0.3	3	1	3	1
5	be	1	0	1	0	20	10	0.4	2	2	1	3	1	3	0
5	be	1	0	0	1	80	42	0.4	2	3	0.3	3	0.5	3	1
5	aa	1	0	0	1	265	76	NA	1	2	0.2	2	1	4	1
5	bi	1	0	1	0	31	19	0.5	1	1	1	2	1	2	1
5	aa	1	0	0	1	100	20	0.5	1	2	0.5	3	1	3	1
6	be	1	0	0	1	48	20	0.5	1	3	0.1	1	0.6	2	1
6	aa	1	0	0	1	100	70	1.5	2	2	1	4	1	3	1
6	aa	1	0	1	0	10	6	1	1	1	0.3	1	1	2	0
6	be	1	0	0	1	8	4	0.5	2	2	1	4	1	3	0
6	aa	1	0	1	0	6	4	1	2	1	0.3	1	1	3	0
6	be	1	0	0	1	100	50	2	3	3	1	4	1	4	1
6	aa	1	0	0	1	60	30	1.5	2	2	0.3	3	1	3	1
6	aa	1	0	0	1	59	47	67	3	2	0.9	3	1	3	1
6	be	1	0	0	1	113	64	NA	3	3	0.8	4	0.8	4	1
6	if	1	0	0	1	40	20	40	1	3	1	3	0.9	3	1

Tabela 3. Espécies de anfíbios anuros no estágio larval registradas no estado de Goiás e as regiões em que foram encontradas. Regiões: 1-noroeste, 2-nordeste, 3-centro, 4-oeste, 5-sudeste e 6 sudoeste.

Família/Espécie	Regiões
DENDROBATIDAE (1)	
<i>Ameerega flavopicta</i>	2
HYLIDAE (22)	
<i>Bokermannohyla pseudopseudis</i>	2
<i>Dendropsophus jimi</i>	1, 2, 3, 4 e 6
	1, 2, 3, 4, 5 e 6
<i>Dendropsophus minutus</i>	6
<i>Dendropsophus nanus</i>	4, 5 e 6
<i>Dendropsophus rubicundulus</i>	1, 2, 3, 4 e 6
<i>Dendropsophus soaresi</i>	1, 3, 4 e 6
<i>Dendropsophus</i> sp.1	3
<i>Lysapsus limellum</i>	4
<i>Phyllomedusa azurea</i>	1, 5 e 6
<i>Phyllomedusa oreades</i>	2
<i>Pseudis paradoxa</i>	5
<i>Scinax fuscmarginatus</i>	2, 3, 4, 5 e 6
	1, 2, 3, 4, 5 e 6
<i>Scinax fuscovarius</i>	6
<i>Scinax pusillus</i>	4
	1, 2, 3, 4, 5 e 6
<i>Scinax similis</i>	6
<i>Scinax</i> aff. <i>squalirostris</i>	2
<i>Scinax</i> sp.1	2 e 4
<i>Scinax</i> sp.2	1 e 4
<i>Trachycephalus</i> sp.	3
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	1, 2, 5 e 6
<i>Hypsiboas lundii</i>	2
<i>Hypsiboas raniceps</i>	1, 2, 4, 5 e 6
MICROHYLIDAE (2)	
<i>Dermatonotus muelleri</i>	4 e 5
<i>Elachistocleis cesarii</i>	1, 3, 4, 5 e 6
LEPTODACTYLIDAE (16)	
<i>Leptodactylus fuscus</i>	1, 2, 3 e 5
<i>Leptodactylus furnarius</i>	2
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1, 3, 5 e 6
<i>Leptodactylus latrans</i>	3 e 5
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	1

<i>Leptodactylus syphax</i>	2
<i>Leptodactylus</i> sp.1	1
<i>Leptodactylus</i> sp.2	2
<i>Leptodactylus</i> sp.3	6
<i>Pysalaemus centralis</i>	4, 5 e 6
	1, 2, 3, 4, 5 e 6
<i>Physalaemus cuvieri</i>	6
<i>Physalaemus nattereri</i>	1, 2, 3 e 6
<i>Physalaemus</i> sp.1	2
<i>Pseudopaludicola</i> sp.1	1
<i>Pseudopaludicola</i> sp.2	2
<i>Pseudopaludicola</i> sp.3	4
ODONTOPHRYNIDAE (2)	
<i>Odontophrynus salvatori</i>	2
<i>Odontophrynus cultripes</i>	2

Tabela 4. Partição da variância das comunidades de anfíbios anuros na forma larval com valores de P para o modelo geral e para as regiões 2, 4, 5 e 6. Componentes: a- variação explicada exclusivamente por variáveis ambientais; b- componente ambiental espacialmente estruturado; c- variação explicada exclusivamente por variáveis espaciais; d- variância inexplorada. *Valores significativos.

Efeitos	R ²	
	Ajustado	P
Geral		
a	0.02087	0.001*
b	-0.00607	
c	0.04845	0.005*
d	0.93675	
Região 2		
a	-0.06163	0.203
b	0.03888	
c	-0.07979	0.478
d		
Região 4		
a	0.05692	0.349
b	0.03273	
c	0.07077	0.314

d	0.83958	
Região 5		
a	0.01175	0.701
b	0.08954	
c	0.01365	0.918
d	0.88506	
Região 6		
a	0.05816	0.347
b	0.0225	
c	0.12997	0.485
d	0.78937	

Tabela 5. Partição hierárquica das comunidades de anfíbios anuros na forma larval com valores de P para as regiões 1 e 3. Ambiental 1 e 2: contribuição independente de cada eixo ambiental explicativo. Espacial: contribuição independente do eixo espacial. *Valores significativos.

Eixo explicativo	Porcentagem de variação total explicada	P
Região 1		
Ambiental 1	36.42	-0.19
Ambiental 2	4.85	-0.91
Espacial	58.72	0.3
Região 3		
Ambiental 1	62.94	2.65*
Ambiental 2	9.87	-0.48
Espacial	27.18	0.46

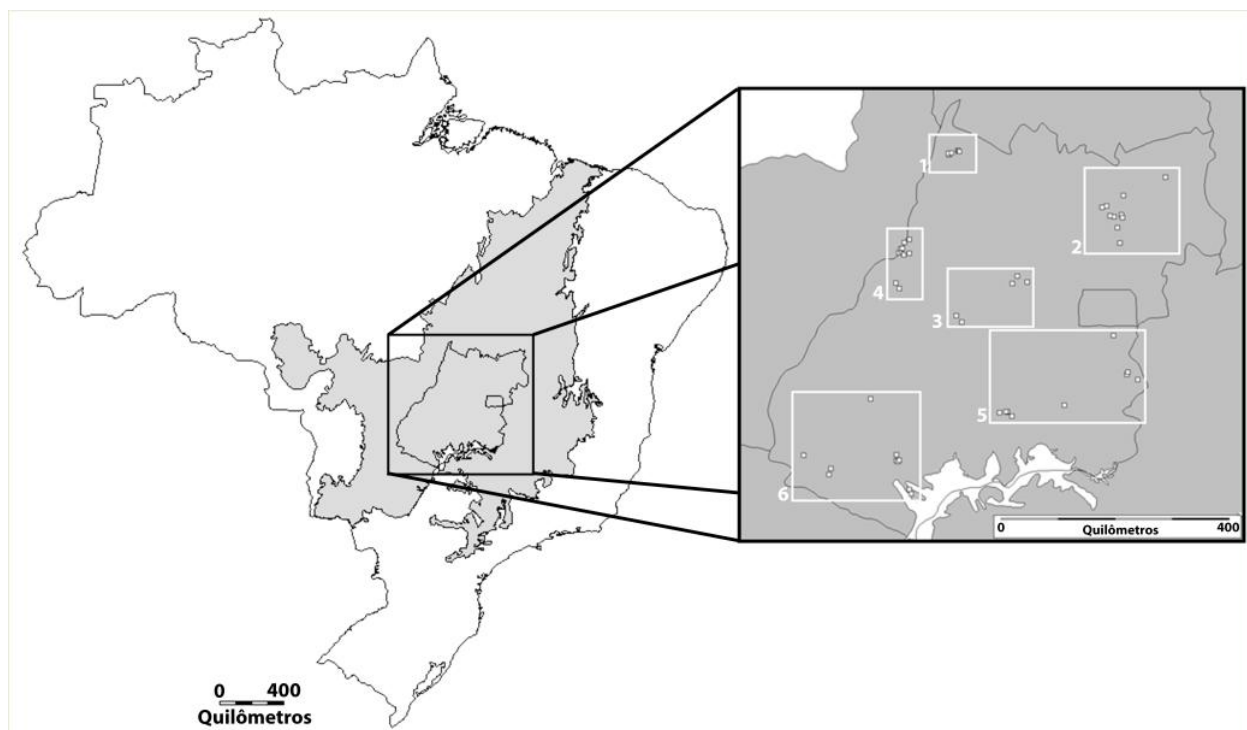


Figura 1. Área total amostrada no estado de Goiás, separada por regiões. 1- noroeste, 2- nordeste, 3- centro, 4- oeste, 5- sudeste e 6- sudoeste.

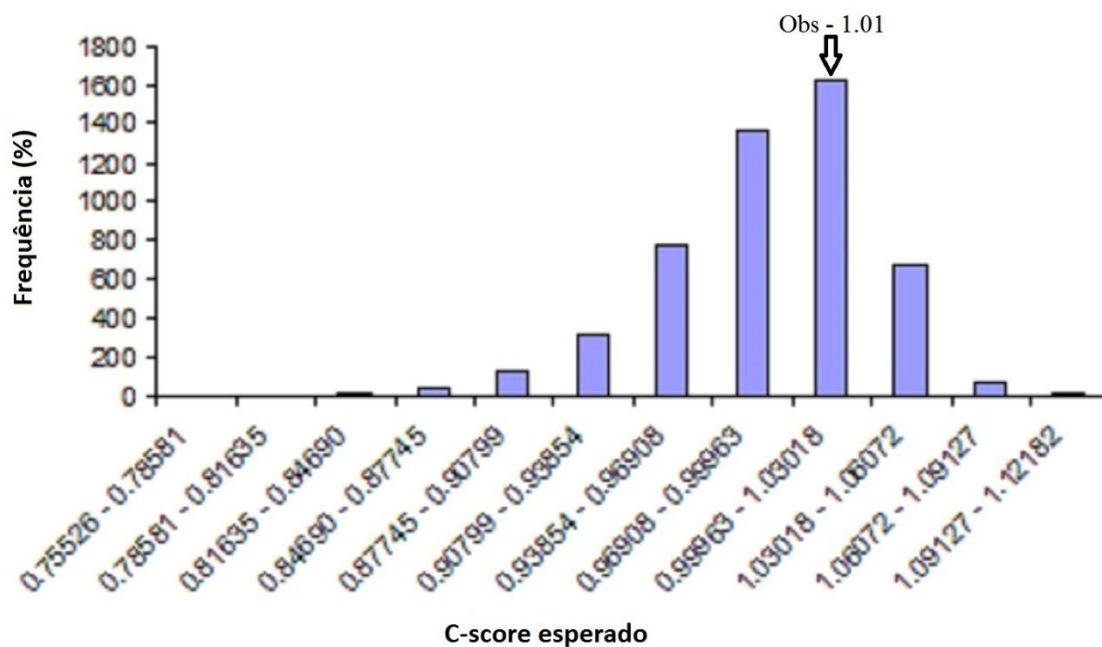


Figura 2. Histograma dos valores esperados dos índices "C-scores" para coocorrência de espécies em geral. A seta representa a posição do valor observado.

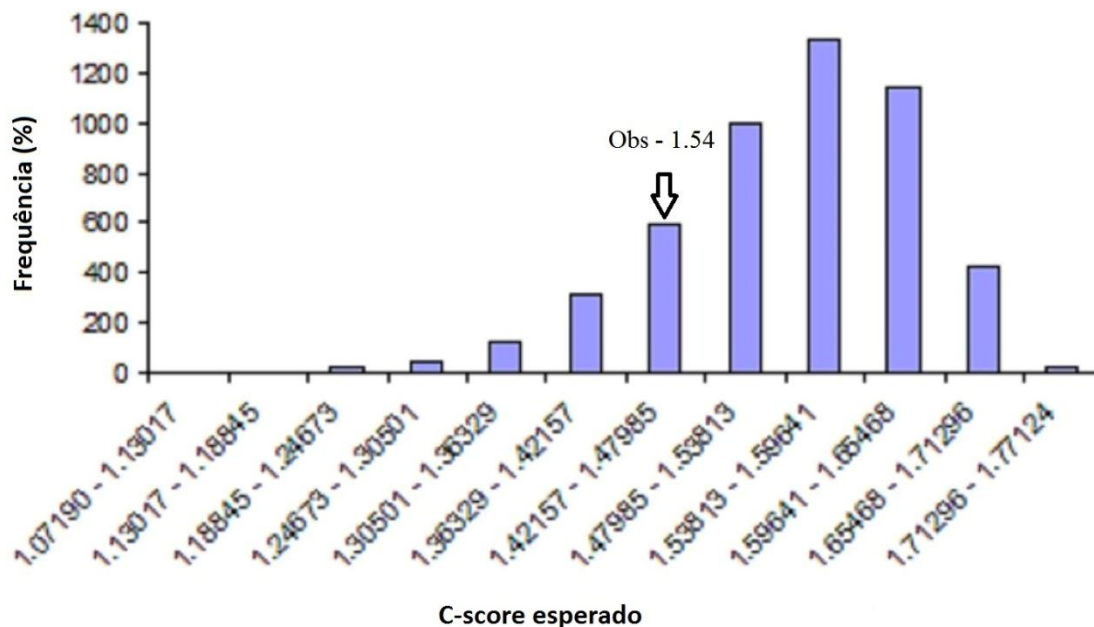


Figura 3. Histograma dos valores esperados dos índices "C-scores" para coocorrência de espécies da região 1. A seta representa a posição do valor observado.

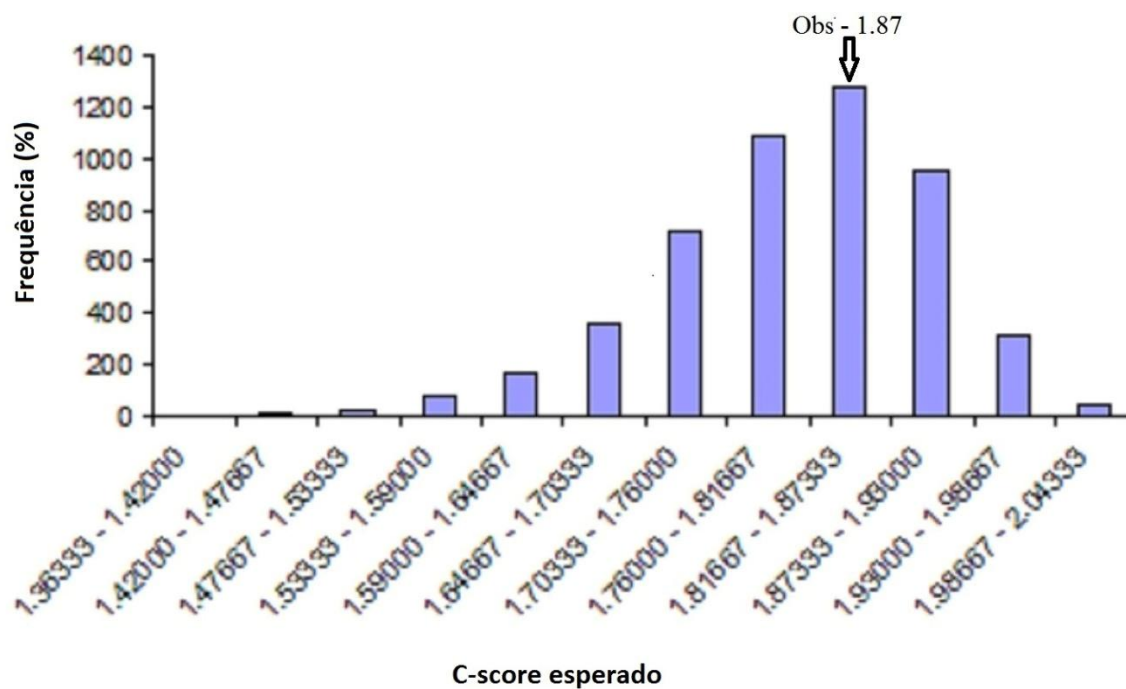


Figura 4. Histograma dos valores esperados dos índices “C-scores” para coocorrência de espécies da região 2. A seta representa a posição do valor observado.

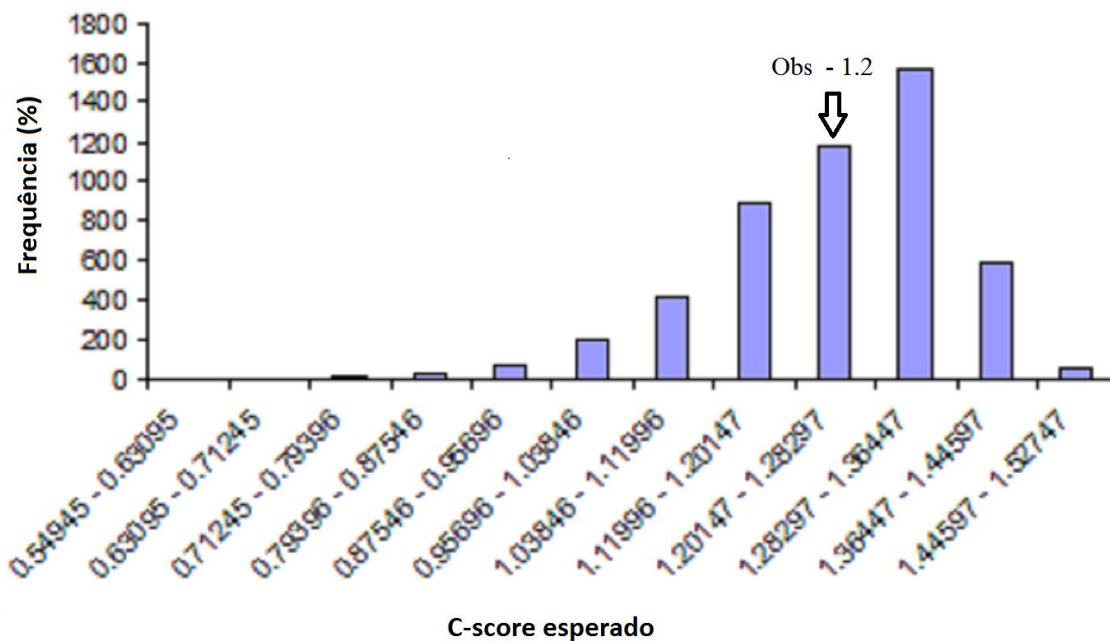


Figura 5. Histograma dos valores esperados dos índices “C-scores” para coocorrência de espécies da região 3. A seta representa a posição do valor observado.

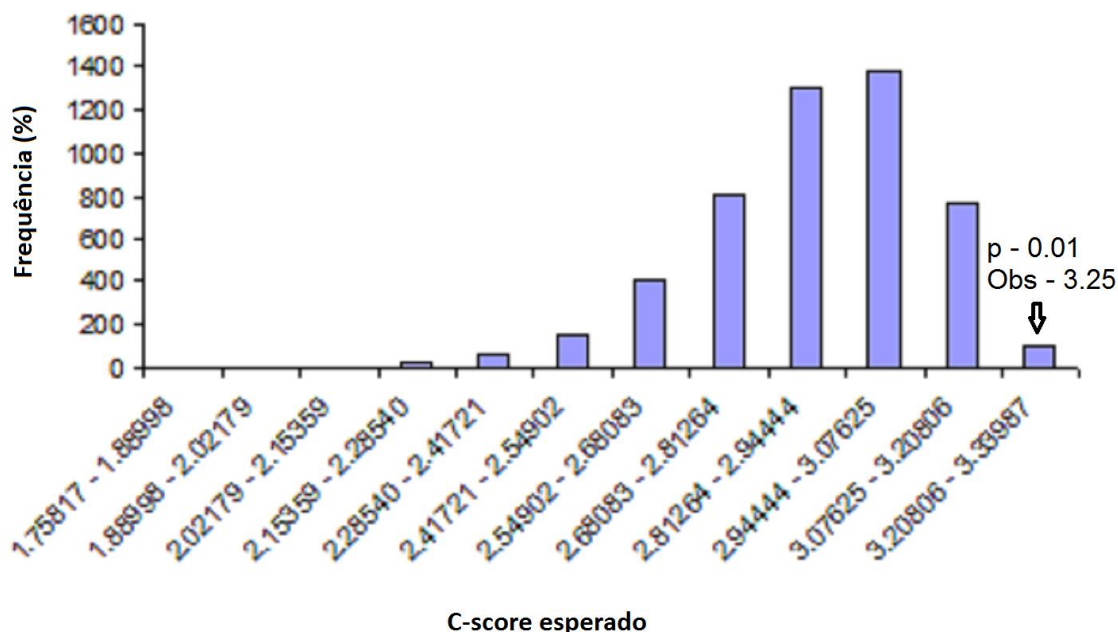


Figura 6. Histograma dos valores esperados dos índices “C-scores” para coocorrência de espécies da região 4. A seta representa a posição do valor observado.

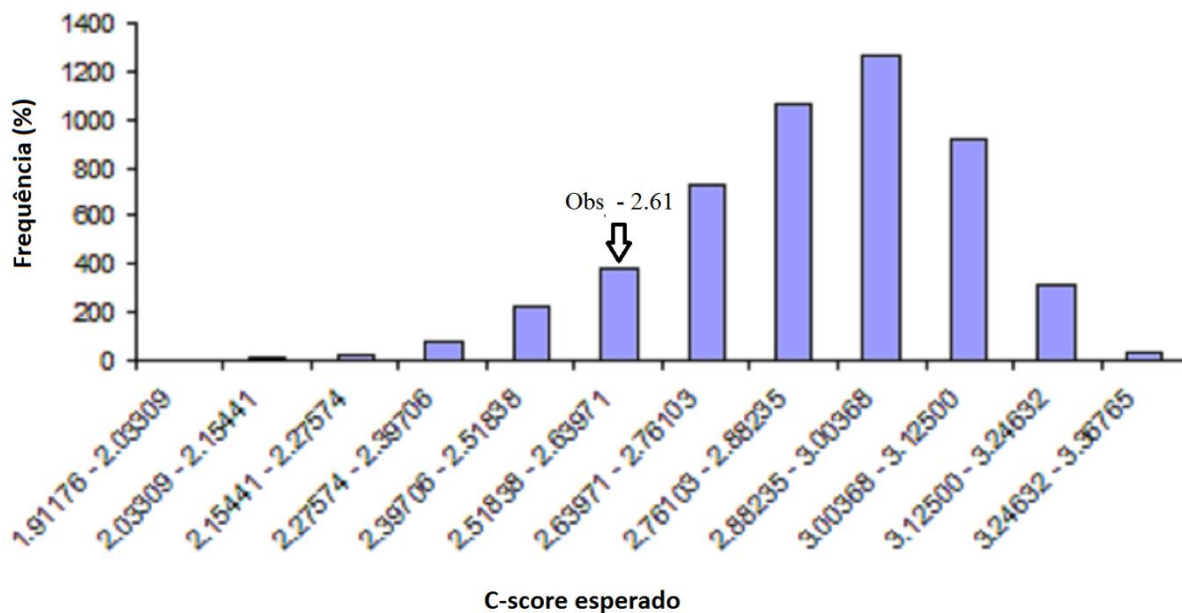


Figura 7. Histograma dos valores esperados dos índices “C-scores” para coocorrência de espécies da região 5. A seta representa a posição do valor observado.

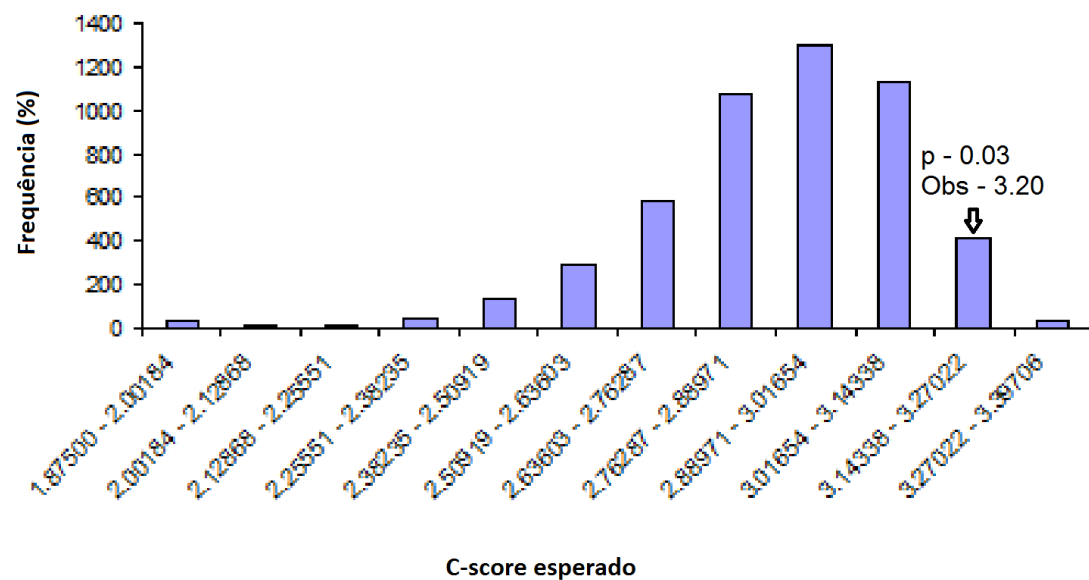


Figura 8. Histograma dos valores esperados dos índices “C-scores” para coocorrência de espécies da região 6. A seta representa a posição do valor observado.