



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



EFEITOS LOCAIS E REGIONAIS NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES
DE ANUROS EM PAISAGENS DE AGROPECUÁRIA

Raísa Romênia Silva Vieira

Orientador: Dr. Rogério Pereira Bastos

Co-orientador: Dr. Paulo De Marco Junior

Goiânia - GO

Maio de 2014

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

**EFEITOS LOCAIS E REGIONAIS NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES
DE ANUROS EM PAISAGENS DE AGROPECUÁRIA**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Goiás como
parte das exigências do Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução para obtenção do título de
Magister Scientiae.

Raísa Romênia Silva Vieira

Orientador: Dr. Rogério Pereira Bastos

Co-orientador: Dr. Paulo De Marco Junior

Goiânia - GO

Maio de 2014

**EFEITOS LOCAIS E REGIONAIS NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES
DE ANUROS EM PAISAGENS DE AGROPECUÁRIA**

Raísa Romênia Silva Vieira

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Goiás como
parte das exigências do Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução para obtenção do título de
Magister Scientiae.

Dr. Arthur Ângelo Bispo

Dr. Fausto Nomura

Dr. Rogério Pereira Bastos
(Orientador)

Dr. Paulo De Marco Junior
(Co-orientador)

Goiânia - GO

Mai de 2014

Dedico este trabalho à minha mãe, que
é grande exemplo de força como
mulher e pesquisadora.

Agradecimentos

Ao longo dos últimos dois anos diversas pessoas contribuíram para o desenvolvimento desta dissertação, direta ou indiretamente. Infelizmente, sei que não conseguirei listar todas aqui, mas mantenho a gratidão.

Agradeço a Deus pela orientação e proteção constantes.

Sou grata a meu eterno orientador, Rogério Bastos, que contribuiu nos últimos cinco anos com minha formação de inúmeras maneiras e sempre me ajudou nos momentos mais críticos. E também ao Paulo De Marco, que me orientou com extrema dedicação e paciência e me deu inestimáveis conselhos.

Obrigada aos/às colegas da EcoEvol, do LabComp, Lets, Limno e sala 115 pela companhia, troca de ideias e conselhos. As pausas para café e as conversas no banquinho do ócio (ou dos vagabundos) foram de grande importância! Reforcei e conquistei grandes amizades. E também devo agradecer aos professores do programa pela formação e solidariedade. Dentre os diversos problemas vividos na pós-graduação, problemas com o corpo docente dos programas estão entre os mais comuns. Fico feliz por não ter o que contribuir nesse aspecto do debate. Também agradeço a CAPES pela concessão da bolsa de pesquisa.

Aos colegas do Ponds (Cerrado Waterbodies), especialmente Carol Cotó e Denis pela grande ajuda metodológica. E um agradecimento muitíssimo especial a todos e todas que me auxiliaram com minhas coletas de campo. Foram cerca de seis longos e duros meses em que tive a ajuda de diversas pessoas: Pedro, Thiago Bernardi, Lucas Jardim (Douglas), Lucas Gontijo (Batata), Lucas Marques (Minhoca), Rodolfo, Priscilla Gambale, Guilherme, Juliana, Muryllo, Murilo Andrade, Nubia, Bruno (Macaxeira), Renan, Marcos (Marcola), Paulo Victor, Tainã, Maurivan. Sei que o lanche pago não foi suficiente pelo tamanho da ajuda dada!

Agradeço à minha mãe, Cida, e minha irmã, Liege, pela paciência e apoio nessa minha jornada. Especialmente à minha mãe, que compreende e incentiva como ninguém minha escolha pela pesquisa.

Obrigada a todos e todas que tornaram esse período tão bom!

Resumo

Pequenos corpos d'água (e.g. poças, pequenos lagos) estão distribuídos em diversas paisagens, sendo comumente encontrados em áreas de agropecuária. Essas áreas são importantes na manutenção da biodiversidade regional, pois suportam comunidades heterogêneas de organismos aquáticos. As diferenças nas características ambientais locais e regionais podem explicar a diversidade beta encontrada e qual processo, aninhamento ou substituição de espécies, é mais significativo nessas paisagens antrópicas. Neste trabalho objetivamos responder como fatores locais e regionais afetam a riqueza e a variação na composição de espécies de anuros em áreas de agropecuária. Nós amostramos anfíbios anuros em 68 corpos d'água no entorno da cidade de Goiânia. A substituição de espécies é o principal fenômeno existente na paisagem e esse padrão difere de uma distribuição nula. A heterogeneidade ambiental foi a principal variável afetando a riqueza e a diversidade beta de anuros. A presença de anuros na área amostrada está relacionada principalmente com a disponibilidade de diferentes micro-habitats, tanto vertical quanto horizontalmente, que suportam requisitos particulares das espécies. Para compreendermos os processos que determinam a organização das comunidades é crucial diferenciarmos os fenômenos de aninhamento e substituição de espécies.

PALAVRAS-CHAVE: diversidade beta, comunidades, anfíbios anuros, paisagem, heterogeneidade ambiental.

Abstract

Small water bodies (e.g. ponds, small lakes) are distributed in many landscapes and are commonly found in agricultural areas. These water bodies are important in maintaining regional biodiversity because they support heterogeneous communities of aquatic organisms. The differences in local and regional environmental features may explain beta diversity and which process, nestedness or turnover, is more important in these anthropogenic landscapes. In this work we aim to answer how local and regional factors affect the richness and variation in species composition of anurans in agricultural landscapes. We sampled amphibians in 68 water bodies in the surroundings of Goiânia municipality. Species turnover is the main phenomenon occurring in the landscape and this pattern differs from a null distribution. Environmental heterogeneity was the main variable affecting richness and beta diversity of frogs. The presence of species in the sampled area is mainly related to the availability of different microhabitats, both vertically and horizontally, which support particular requirements of the species. Is crucial to differentiate the nestedness and turnover phenomena to understand the processes that determine the organization of communities.

KEYWORDS: beta diversity, communities, amphibians, landscape, environmental heterogeneity.

Introdução

A variação espacial na composição de espécies, usualmente interpretada como diversidade beta, pode refletir mudanças nas condições ambientais (Cottenie 2005), restrições na dispersão e colonização de espécies (Hubbell 2005) ou mesmo aspectos históricos (Dobrovolski *et al.* 2012). A diversidade beta pode estar associada a dois processos: aninhamento e substituição de espécies (Baselga 2010). No primeiro, as espécies presentes em comunidades menores são um subconjunto de comunidades maiores, o que sugere um padrão não aleatório de extinção de espécies (Hecnar & M'Closkey 1997; Hill *et al.* 2011), enquanto que o segundo implica que algumas espécies substituem outras como consequência de uma ordenação ambiental ou restrições históricas e espaciais (Hill *et al.* 2011).

Mudanças na composição de espécies devido a extinções e colonizações locais são inerentes a comunidades naturais, mas as atividades humanas têm influenciado a taxa e a natureza da perda e do ganho de espécies (Baeten *et al.* 2012). A fragmentação e a perda de habitat têm provocado grandes mudanças em ecossistemas: isolamento, degradação e mudanças na configuração da paisagem são processos concomitantes (Chisholm *et al.* 2011). Contudo, em paisagens de agropecuária no Cerrado, observamos como consequência da antropização o aumento de pequenos corpos d'água (e.g. poças, pequenos lagos) devido às atividades socioeconômicas da região, tornando-se refúgios para algumas espécies (De Marco *et al.* 2013). Esses novos lagos, imersos em um ambiente dominado por atividades humanas, representam tanto uma excelente oportunidade de estudar a organização de comunidades naturais quanto um desafio para

compreensão de seu possível papel: ou uma forma de favorecer a manutenção de populações em agrossistemas ou um impacto sobre espécies nativas associadas a riachos.

Corpos d'água lênticos são importantes na manutenção da biodiversidade regional, pois suportam comunidades heterogêneas de organismos aquáticos, como moluscos, coleópteros, odonatas e anfíbios (Oertli *et al.* 2002; Silva *et al.* 2012a; De Marco *et al.* 2013), muitas vezes diferentes daquelas encontradas em rios e riachos (Williams *et al.* 2003). No caso de anfíbios, objeto deste estudo, diversas espécies são conhecidas por colonizarem pequenos lagos na região do Cerrado (Morais *et al.*, 2011; Gambale *et al.*, 2014), mas os padrões de organização dessas comunidades, bem como o papel de processos locais e da paisagem ainda são pouco conhecidos (Valdujo *et al.* 2013). Além disso, os anfíbios são organismos com características ecofisiológicas específicas (e.g. respiração cutânea, pele permeável, ovos não-amnióticos) que os tornam bastante sensíveis a alterações. De modo geral, sua distribuição é restrita a habitats úmidos e seu potencial de dispersão é limitado (Duellman & Trueb, 1994; Wells, 2007).

Espécies de anuros com desenvolvimento indireto são ainda mais sensíveis, principalmente aquelas que necessitam de corpos d'água para se reproduzir (Duellman & Trueb, 1994; Wells, 2007, Becker *et al.*, 2007). Durante a época reprodutiva, essas espécies necessitam se deslocar entre suas áreas de refúgio (manchas florestais) e de reprodução (corpos d'água). Em paisagens fragmentadas, frequentemente essas duas áreas estão desconectadas, forçando os indivíduos a realizarem migrações arriscadas entre elas e aumentarem os riscos de morte. Essa desconexão entre os habitats usados

nas diferentes fases de vida das espécies, induzida por fatores antrópicos, é chamada de *habitat split* (Becker *et al.* 2007). A configuração espacial da paisagem é uma influência importante na diversidade de anuros, pois influencia a viabilidade das populações (Becker *et al.* 2010; Silva *et al.* 2012b).

Podemos definir duas escalas principais afetando a diversidade de anuros nesses corpos d'água: local e regional/paisagem. A separação desses efeitos e suas contribuições relativas para a estruturação das comunidades é um desafio ecológico e metodológico (Parris 2004; Diniz-Filho *et al.* 2012). Em nível regional, acredita-se que a diversidade seja mantida, em parte, devido à conectividade funcional entre manchas, que facilita a dispersão de indivíduos entre áreas adjacentes (Williams *et al.* 2003; Leibold *et al.* 2004; Chisholm *et al.* 2011). As consequências desfavoráveis da fragmentação podem ser amenizadas pela reconexão de habitats isolados (Scheffer *et al.* 2006; Chisholm *et al.* 2011), aumentando as taxas de recolonização e diminuindo as taxas de extinção (Williams *et al.* 2003).

As condições ambientais locais, como disponibilidade de alimentos (Bogdan *et al.* 2014), presença de predadores (Kopp *et al.* 2006) e complexidade de sítios reprodutivos (Silva *et al.* 2012a), determinam quantas e quais espécies existirão na comunidade (Hecnar & M'Closkey, 1997; Hill *et al.*, 2011). A quantidade e os tipos de vegetação influenciam diretamente a distribuição de anuros, pois promovem a disponibilidade de refúgios, sítios de vocalização, além de aumentar a umidade local (Silva *et al.* 2011; Prado & Rossa-Feres 2014). De forma geral, quanto maior a disponibilidade de micro-habitats, maior o número de espécies (Haddad & Prado 2005; Silva *et al.* 2011).

Neste trabalho objetivamos responder como fatores locais e regionais afetam a riqueza e a variação na composição de espécies de anuros em áreas de agropecuária. Para isso, testamos as seguintes hipóteses: 1) baixa heterogeneidade ambiental, isolamento e *habitat split* determinam uma menor riqueza; 2) locais pouco heterogêneos e isolados estarão aninhados em locais com maior heterogeneidade e conectividade; 3) a substituição de espécies ocorrerá de acordo com as variações das características entre habitats. Também avaliamos qual medida de conectividade melhor explica a riqueza de anuros e se há interferência da permeabilidade da matriz.

Métodos

Área de estudo

A seleção da área e dos locais de coleta é igual à descrita em De Marco *et al.* (2013). Desenvolvemos nosso estudo nos municípios de Bonfinópolis, Caldazinha, Leopoldo de Bulhões e Silvânia, estado de Goiás. A área de estudo foi delimitada em uma paisagem com predominante atividade agropastoril, 25 km ao leste da cidade de Goiânia, capital do estado. O clima da região é tropical e apresenta duas estações bem definidas, uma seca e outra chuvosa. A área de estudo total compreende 45 x 30 km², com uma zona de amortecimento de 10 km e área focal de 35 x 20 km², na qual foram feitas as amostragens (Figura 1).

Os corpos d'água na região foram identificados por interpretação visual de uma imagem de satélite no *software* Google Earth. Para cada um foi gerado um polígono a partir do qual foi calculada a área e a distância linear ao corpo d'água mais próximo. No total, foram encontrados 2787 corpos d'água na área

focal.

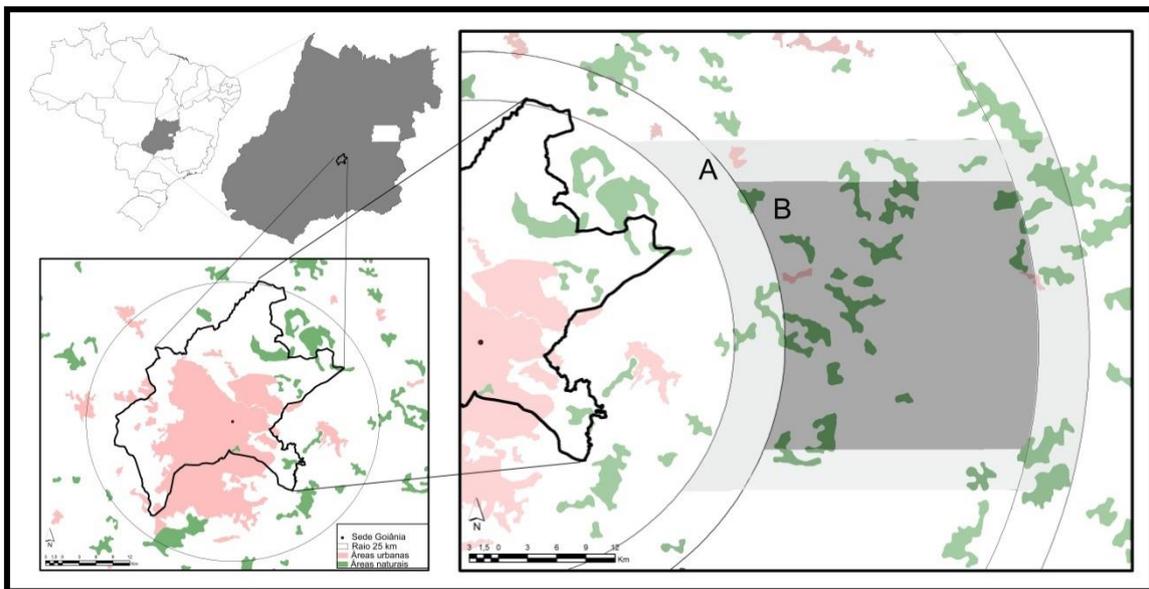


Figura 1. Área de estudo em relação ao município de Goiânia, Goiás, Brasil. (A) Raio de 25 km (buffer) do centro de Goiânia (B) e a área focal de amostragem. Áreas urbanas em rosa e remanescentes florestais em verde.

Para controlar a colinearidade entre as variáveis, selecionamos os corpos d'água através de uma amostragem aleatória estratificada de acordo com a área e o isolamento entre corpos d'água. Corpos d'água com menos de 100 m de isolamento foram excluídos da amostragem e os restantes foram divididos em cinco classes de tamanho com áreas máximas de 190, 600, 1900, 6000 e 10000 m² (Tabela 1). Ao total foram sorteados 71 corpos d'água para serem amostrados, porém, a coleta de anuros só foi possível em 68, uma vez que em três as características locais impossibilitaram o emprego das técnicas de amostragem.

Tabela 1. Distribuição dos corpos d'água amostrados em relação ao tamanho e ao isolamento na área de estudo.

Tamanho máximo (m ²)	Isolamento máximo (m)				
	300	500	700	900	>900
190	2	3	1	2	1
600	4	1	4	3	3
1900	5	2	4	3	4
6000	5	4	4	1	3
10000	2	2	4	1	3

Métricas de análise da paisagem

Calculamos a porcentagem de vegetação no entorno de cada corpo d'água como uma medida de *habitat split* (Becker *et al.* 2007). Obtivemos esses valores a partir da criação de *buffers* de 25m com início na margem dos corpos d'água. Criamos um *raster* com duas classes, mata e não mata, e calculamos o número de *pixels* da classe "mata" dentro de cada *buffer*. A classificação da paisagem foi feita por interpretação da partir da imagem de satélite ResourceSat-1 LISS3 de 24 de julho de 2012 com 25 m de resolução espacial.

Utilizamos três métricas diferentes para avaliarmos a conectividade dos corpos d'água amostrados: conexão a um rio, a fragmentos florestais e a outros corpos d'água. A primeira medida foi obtida pela ligação direta (conectado) ou não (desconectado) do corpo d'água a um rio. Para medir a distância entre os pontos amostrados e o fragmento florestal mais próximo, criamos um arquivo com todas as áreas florestais da paisagem e calculamos a distância do centroide de cada lago até a área de mata mais próxima.

A conectividade a outros corpos d'água foi medida de duas formas. A

primeira através da distância linear entre os centroides dos pontos amostrados e o corpo d'água mais próximo. A segunda foi medida pela distância através do rio entre os corpos d'água; métrica exclusiva para os locais conectados diretamente a rios. Para criar o caminho hidrológico, desenhamos a forma do curso do rio que ligava o ponto coletado até o corpo d'água mais próximo.

A distância linear direta, frequentemente, é usada na literatura (e.g. besouros: Petit & Burel, 1998; anfíbios: Fonseca *et al.* 2013; Prado & Rossa-Feres 2014), visto que uma linha reta é o menor caminho a ser percorrido entre dois pontos e indicaria que os indivíduos de determinadas espécies conseguem atravessar a matriz analisada. Todavia, para determinados organismos semiaquáticos, essa pode não ser a melhor rota de dispersão. Tem sido demonstrado que a distância entre pontos através do caminho hidrológico também deve ser considerada, uma vez que rios podem servir como corredores naturais para dispersão dos indivíduos (e.g. peixes e insetos, Landeiro *et al.* 2011; anfíbios, Measey *et al.* 2007).

Criamos *buffers* de 12 m ao longo do caminho linear, do caminho hidrológico e do caminho até o fragmento florestal para extrairmos a informação da permeabilidade da matriz. Calculamos a permeabilidade da matriz a partir do Índice de Vegetação da Diferença Normalizada (NDVI) usando uma imagem do satélite ResourceSat-1 LISS3 de 24/07/2012, com resolução espacial de 25 m. O NDVI é calculado pela diferença entre a reflectância do infravermelho próximo (NIR) e a reflectância do vermelho (R) dividida pela soma das duas reflectâncias, de acordo com a fórmula:

$$NDVI = \frac{(NIR-R)}{(NIR+R)} \quad \text{Eq. 1}$$

Essa equação gera um índice que varia de -1 a 1; quanto maior o valor,

maior a quantidade de vegetação.

Água e regiões de solo exposto podem ser classificadas de modo similar por esse método, o que não é interessante para nossos objetivos. Para corrigir esse problema, criamos uma máscara apenas com áreas de água e as associamos ao valor 2, maior que o valor máximo do NDVI. Posteriormente, fizemos um escalonamento para o índice de permeabilidade variar de 0 a 1: subtraímos o valor obtido com o NDVI (excluindo *pixels* com água) por -1 (valor mínimo) e dividimos o resultado por 2 (valor máximo), incluindo os *pixels* de áreas de água. Quanto mais próximo de 1, mais permeável é o *pixel*. Utilizamos a média dos valores dos *pixels* através das distâncias (linear e hidrológica) como métrica da permeabilidade dos “caminhos” percorridos pelos indivíduos.

Amostragem de anfíbios

Anfíbios adultos foram amostrados durante a estação chuvosa de outubro/2012 a fevereiro/2013, entre 20:00 e 00:00 horas. Durante 50 minutos, andamos ao redor do corpo d'água e registramos todos os indivíduos observados ou ouvidos de acordo com os métodos de amostragem por encontros visuais (Crump & Scott 1994) e transectos auditivos (Zimmerman 1994). Indivíduos ouvidos em corpos d'água próximos não foram adicionados à amostragem. A identificação das espécies seguiu Frost (2013).

Como método complementar de amostragem, fizemos coletas de girinos em cada corpo d'água através de uma amostragem estratificada ao longo do corpo d'água. Os girinos foram coletados com puçá (30 cm de diâmetro) de tela de arame (malha de 3 mm), anestesiados em solução de benzocaina,

conservados em formol 10% e identificados sob microscópio estereoscópico. Delimitamos 10 transectos de 3 m na margem de cada corpo d'água. Em corpos d'água muito grandes, os girinos se distribuem pela região marginal (e.g., Rossa-Feres & Jim 1996, Prado *et al.* 2009), por isso coletamos até 2 m da margem em direção ao interior do corpo d'água. Passamos o puçá ao longo de cada transecto durante 6 minutos, totalizando 60 minutos em cada ponto. Os exemplares coletados (adultos e girinos) foram depositados na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Goiás (ZUFG).

Heterogeneidade ambiental

Para medir as condições ambientais nos corpos d'água amostrados desenvolvemos um índice de heterogeneidade ambiental (IHA) baseado em seis características do ambiente que exercem influência na diversidade de anfíbios (girinos e adultos) em corpos d'água lênticos. Medir a heterogeneidade ambiental como um índice nos permite testá-la como um só fenômeno e analisar o conjunto dos processos. As características são: vegetação na margem, porcentagem de vegetação na margem, vegetação no interior do corpo d'água, porcentagem de vegetação no interior, substrato do corpo d'água, porcentagem de borda com alagamento.

A vegetação ripária é importante na estruturação de assembleias de anfíbios anuros tanto por funcionar como sítios de vocalização e/ou refúgio, quanto por manter os micro-habitats úmidos (Keller *et al.* 2009; Vasconcelos *et al.* 2009; Silva *et al.* 2011). Adultos que vocalizam na água e girinos se beneficiam da vegetação no interior do corpo d'água, que oferece proteção e alimento para os indivíduos (Kopp & Eterovick 2006; Kopp *et al.* 2006; Prado *et*

al. 2009). Diferentes tipos de substrato ocupando o fundo do corpo d'água propiciam diferentes condições de alimento e refúgio, especialmente para espécies com girinos bentônicos (Eterovick & Barros 2003). Áreas com alagamentos propiciam micro-habitats utilizados como sítios de vocalização e refúgio por algumas espécies, é esperado que possuam maior riqueza que áreas secas (Vasconcelos *et al.* 2009; Silva *et al.* 2011).

Cada item do IHA era composto de quatro a seis alternativas ordenadas em relação a aspectos de diversidade de habitats. Todos os itens deveriam ter o mesmo peso nas análises, portanto, padronizamos os valores observados (a_o) em relação ao valor máximo para cada item (a_m ; Equação 2). O índice final é o valor médio para o total de características do habitat amostradas (n ; Equação 3). As transformações produzem um índice que varia entre 0 e 1 e está relacionado com a heterogeneidade do local (Anexo 1). Essa abordagem foi baseada no índice desenvolvido por Nessimian *et al.* (2008).

$$p_i = \frac{a_o}{a_m} \quad \text{Eq. 2}$$

$$IHA = \frac{\sum_{i=1}^n p_i}{n} \quad \text{Eq. 3}$$

Análise dos dados

Riqueza

Para avaliar a colinearidade das análises testamos a redundância das variáveis independentes de acordo com Chatterjee & Hadi (2006). As relações entre a riqueza de anfíbios e a heterogeneidade ambiental, a proporção de mata e a área dos locais foram testadas através de regressão múltipla. As variâncias dos resíduos da variável “área” não foram homogêneas, sendo

necessário fazer transformação logarítmica para que os pressupostos fossem cumpridos. O teste T foi usado para avaliar se corpos d'água conectados a rios possuíam riqueza de espécies diferente daqueles não conectados.

Para apurar se as métricas de distância que incorporam a permeabilidade influem na riqueza de maneira diferente das demais métricas, utilizamos três modelos de regressão múltipla, um para cada tipo de conectividade (linear, hidrológica e até o fragmento florestal). Cada modelo teve como variáveis-resposta as duas métricas, com e sem permeabilidade. Todas as análises estatísticas foram feitas de acordo com Zar (2010) no programa Statistica 7.1 (StatSoft, 2005).

Diversidade beta

Utilizamos o índice de dissimilaridade de Sørensen para cada local como um índice de diversidade beta (Baselga 2010). A diversidade beta foi decomposta nos componentes de *substituição* de espécies e de *aninhamento*, de acordo com Baselga (2010), sendo que a diversidade beta total é representada pelo índice de dissimilaridade de Sørensen (β_{sor}), a substituição espacial de espécies é representada pelo índice de dissimilaridade de Simpson (β_{sim}) e o aninhamento é representado pelo índice de aninhamento que quantifica a dissimilaridade devido à diferença na riqueza de espécies entre pares de locais (β_{sne}) (Baselga, 2010, 2012; Baselga & Orme, 2012). As fórmulas utilizadas foram as seguintes:

$$\beta_{sor} = \frac{b+c}{2a+b+c} \quad \text{Eq. 4}$$

$$\beta_{\text{sim}} = \frac{\min(b,c)}{a+\min(b,c)} \quad \text{Eq. 5}$$

$$\beta_{\text{sne}} = \frac{\max(b,c) - \min(b,c)}{2a + \min(b,c) + \max(b,c)} \times \frac{a}{a + \min(b,c)} \quad \text{Eq. 6}$$

onde a é o número de espécies nos dois corpos d'água, b é o número de espécies exclusivas do primeiro corpo d'água e c é o número de espécies exclusivas do segundo corpo d'água. Estas análises foram feitas no programa R (R Development Core Team 2010) usando as funções “*beta.pair*” do pacote “*betapart*” (Baselga & Orme, 2012).

Adicionalmente, testamos se os componentes da diversidade beta de anfíbios diferem do esperado por uma distribuição nula utilizando as funções “*oecosimu*” e “*nestedbetasor*” do pacote “*vegan*” no programa R (Oksanen et al., 2013). O método utilizado como modelo nulo (“*r1*”) mantém as frequências dos locais e usa as frequências marginais das colunas como probabilidades para preencher as matrizes simuladas da comunidade com ocorrência (Oksanen et al., 2013).

Para cada uma das matrizes de dissimilaridade resultantes (daqui em diante, β_{sor} , β_{sim} e β_{sne}) foram analisados cinco modelos hipotéticos alternativos, que diferiram em uma ou mais variáveis preditoras ligadas à nossas hipóteses, utilizando a análise de Regressão Multivariada baseada em Matrizes (Zapala & Schork 2006), usando a função “*adonis*” do pacote “*vegan*” no programa R (Oksanen et al., 2013). No primeiro modelo (M1), as variáveis preditoras foram o índice de heterogeneidade ambiental (IHA) e a conectividade ao rio; no modelo M2 usamos o IHA e a distância linear ao corpo d'água mais próximo;

no M3, os preditores foram IHA e a distância linear ao fragmento florestal mais próximo; no M4, usamos o IHA e a distância hidrológica até o corpo d'água mais próximo (para os pontos conectados ao rio); e por fim, no modelo M5 foram utilizadas as variáveis IHA e a porcentagem de área florestal no entorno do corpo d'água (*habitat split*). Em cada modelo havia sempre a variável local e uma variável regional.

Realizamos análises de coordenadas principais (PCoA) com cada uma das três matrizes de dissimilaridade para resumir a dimensionalidade dos dados. Assim, pudemos separar os primeiros eixos principais das três PCoAs, que explicam a maior parte da variabilidade, e fazer regressões simples com as variáveis significativas nos modelos rodados anteriormente (M1-5). Dessa forma, foi possível ver a direcionalidade dos efeitos significativos dos modelos.

Por fim, fizemos uma ordenação direta da matriz de presença-ausência das espécies em que os locais foram ordenados de acordo com o primeiro eixo da PCoA do aninhamento e da substituição de espécies, criando imagens dos dois processos. Para visualizar a substituição, ordenamos as espécies pela mediana da posição da espécie no eixo da PCoA correspondente. Para o aninhamento, ordenamos as espécies de acordo com suas frequências de ocorrência.

Resultados

Riqueza

Encontramos 33 espécies de anfíbios anuros, representando seis famílias: Bufonidae (uma espécie; 3% do total), Craugastoridae (uma espécie; 3%), Hylidae (16 espécies; 48.5%), Leptodactylidae (12 espécies; 36.4%),

Microhylidae (uma espécie, 3%) e Odontophrynidae (duas espécies; 6.1%) (Anexo 2). A riqueza média por ponto foi de 6.8 espécies, variando de zero a 13 espécies.

Dez espécies são endêmicas para o bioma Cerrado (30.3%) e nenhuma espécie está no Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção desenvolvido pelo Ministério do Meio Ambiente (Machado *et al.*, 2008). Todas as espécies encontradas no estágio larval também foram encontradas nos estágio adulto.

Fizemos uma análise de redundância para testar a colinearidade entre as variáveis e todos os valores de tolerância foram maiores de 0,87. A heterogeneidade ambiental é capaz de explicar 17,3% da variação da riqueza nas poças ($R^2 = 0,173$; $F_{3, 63} = 4,4$; $p < 0,01$). Para cada aumento de 0,1 unidades no índice de heterogeneidade, há um aumento médio de 0,7 espécies na poça. Os locais conectados a rios tiveram em média 2,9 espécies a mais que os locais não conectados ($t = -4,11$; $gl = 66$; $p < 0,01$). A conectividade a fragmentos florestais e entre corpos d'água, considerando ou não a permeabilidade, não exerceu influência na riqueza de anfíbios dos pontos amostrados.

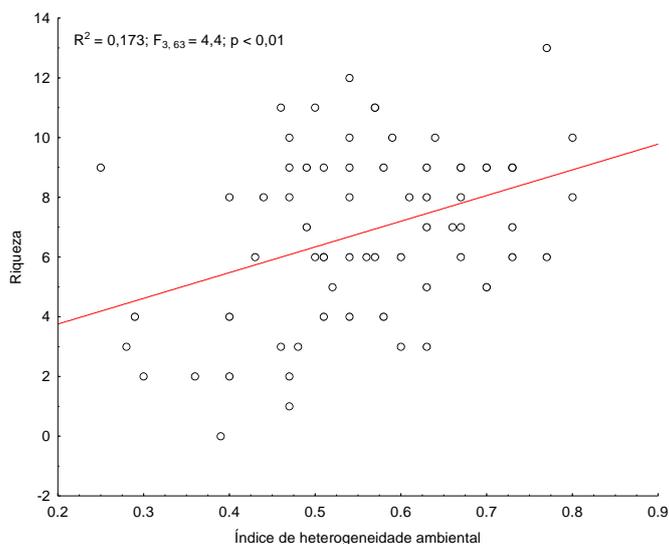


Figura 2. Variação da riqueza de espécies de anfíbios em relação ao índice de heterogeneidade ambiental.

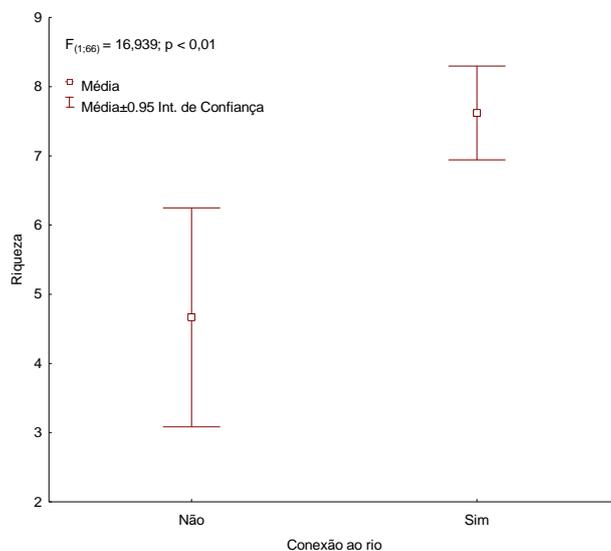


Figura 3. Diferença de riqueza de anfíbios entre corpos d'água não conectados e conectados ao rio.

Partição da diversidade beta

A maior parte da diversidade beta total (β_{sor}) do sistema estudado reflete a substituição (β_{sim}) de espécies de anfíbios e uma pequena parte reflete a diversidade beta devido ao aninhamento (β_{sne}). Todos os valores diferem de uma distribuição esperada pelo modelo nulo (Tabela 2).

Tabela 2. Estatística das análises com modelo nulo das matrizes de dissimilaridade entre múltiplos sítios.

	Estatística	z	Média	2.5%	97.5%	p
Substituição (β_{sim})	0.926	-4.923	0.935	0.931	0.939	0.001
Aninhamento (β_{sne})	0.027	5.204	0.022	0.020	0.024	0.001
Sorensen (β_{sor})	0.954	-4.551	0.957	0.956	0.959	0.001

De acordo com os resultados dos cinco modelos rodados, as matrizes β_{sor} , β_{sim} e β_{sne} de anfíbios foram consistentemente influenciadas pela heterogeneidade ambiental ao redor das poças (Tabela 3). Adicionalmente, a

proporção de mata no entorno do corpo d'água explicou β_{sor} e β_{sim} (M2, Tabela 2), enquanto que a conexão ao rio e a distância hidrográfica explicaram o padrão de β_{sne} observado (M1 e M5, respectivamente, Tabela 3). A distância hidrográfica explicou ainda a matriz de β_{sim} (M5, Tabela 3).

Tabela 3. Resultados dos modelos gerados entre as variáveis predictoras e as matrizes de diversidade beta: diversidade beta total (β_{sor}), substituição de espécies (β_{sim}) e diversidade beta devido ao aninhamento (β_{sne}). Modelos: M1 = IHA + Distância linear ao corpo d'água mais próximo (Dist. Linear); M2 = IHA + Distância hidrográfica ao corpo d'água mais próximo (Dist. Hidrográfica); M3 = IHA + Distância linear ao fragmento florestal mais próximo (Dist. Floresta); M4 = IHA + Proporção de mata no entorno (Prop. Mata); M5 = IHA + Conexão ao rio. Total de graus de liberdade (GL) M1, M3, M4, M5 = 66; total de graus de liberdade (GL) M2 = 54; R^2 total = 1. Valores significativos em negrito.

Resposta	Preditor	R^2	F	GL	p
M1					
Diversidade beta total	IHA	0.102	7.315	1	<0.001
	Dist. linear	0.010	0.751	1	0.629
	Resíduos	0.888		64	
Substituição de espécies	IHA	0.124	9.240	1	<0.001
	Dist. linear	0.015	1.138	1	0.408
	Resíduos	0.860		64	
	Total	1		66	
Aninhamento	IHA	0.014	0.877	1	0.503
	Dist. linear	0.000	0.025	1	0.799
	Resíduos	0.986		64	
M2					
Diversidade beta total	IHA	0.083	4.839	1	<0.001
	Dist. hidrográfica	0.030	1.779	1	0.108
	Resíduos	0.887		52	
Substituição de espécies	IHA	0.104	6.356	1	<0.001
	Dist. hidrográfica	0.047	2.90	1	0.043
	Resíduos	0.849		52	
Aninhamento	IHA	0.104	6.356	1	0.001
	Dist. hidrográfica	0.047	2.90	1	0.045
	Resíduos	0.849		52	
M3					
Diversidade beta total	IHA	0.102	7.399	1	<0.001
	Dist. Floresta	0.021	1.497	1	0.168

Resposta	Preditor	R ²	F	GL	p
	Resíduos	0.878		64	
	Total	1		66	
Substituição de espécies	IHA	0.124	9.367	1	<0.001
	Dist. Floresta	0.027	2.032	1	0.135
	Resíduos	0.849		64	
	Total	1		66	
Aninhamento	IHA	0.014	0.881	1	0.502
	Dist. Floresta	0.005	0.325	1	0.735
	Resíduos	0.982		64	
M4					
Diversidade beta total	IHA	0.102	7.479	1	<0.001
	Prop. mata	0.030	2.199	1	0.040
	Resíduos	0.869		64	
Substituição de espécies	IHA	0.124	9.569	1	<0.001
	Prop. mata	0.045	3.461	1	0.022
	Resíduos	0.831		64	
Aninhamento	IHA	0.043	3.038	1	0.185
	Prop. mata	0.055	3.889	1	0.13
	Resíduos	0.902		64	
M5					
Diversidade beta total	IHA	0.102	7.366	1	<0.001
	Conexão ao rio	0.017	1.20	1	0.315
	Resíduos	0.882		64	
Substituição de espécies	IHA	0.072	4.958	1	<0.001
	Conexão ao rio	0.000	0.024	1	0.971
	Resíduos	0.928		64	
Aninhamento	IHA	0.043	3.353	1	0.162
	Conexão ao rio	0.140	10.926	1	0.007
	Resíduos	0.818		64	

A heterogeneidade ambiental está negativamente associada aos primeiros eixos da PCoA de β_{sne} e β_{sim} (Figura 4a,d). Os pontos com maiores valores no eixo das duas PCoA tem menores valores de heterogeneidade. A conexão ao rio teve relação com o aninhamento (Figura 4c), visto que pontos conectados aos rios estão associados a menores valores do eixo da PCoA de β_{sne} e, conseqüentemente, maiores valores de heterogeneidade ambiental. A distância hidrográfica e a proporção de mata não apresentam relação com os

primeiros eixos de β_{nes} e β_{sim} (Figura 4b,e,f).

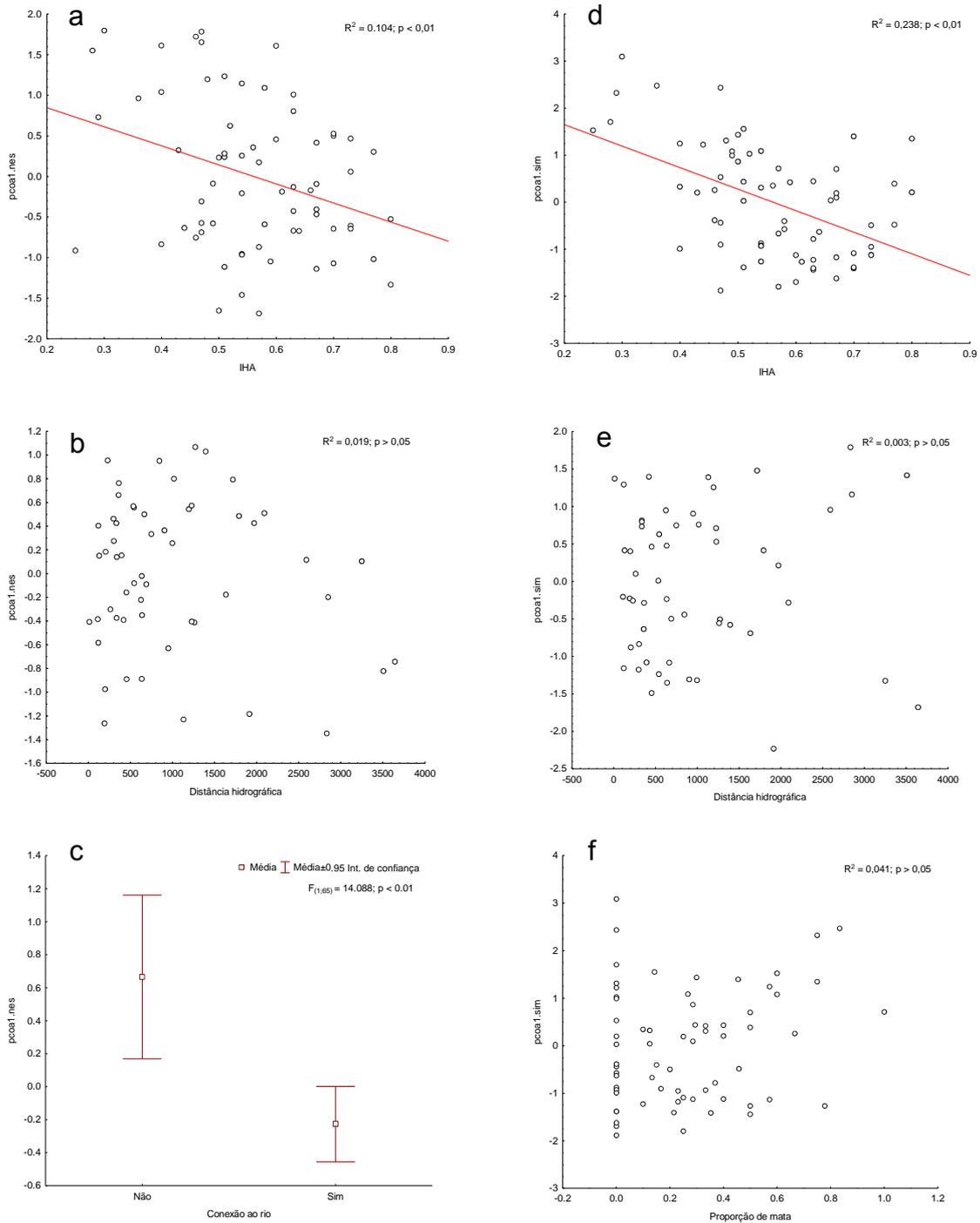


Figura 4. Relação entre o primeiro eixo da PCoA de β_{sne} ($pcoa1.nes$) e a heterogeneidade ambiental (a), a distância hidrográfica (b), a conexão ao rio (c), e relação entre o primeiro eixo da PCoA de β_{sim} ($pcoa1.sim$) e a heterogeneidade ambiental (d), a distância hidrográfica (e) e a proporção de mata (f).

Reforçamos na figura 5 que, apesar de existir na paisagem, o aninhamento é um processo de impacto menor, enquanto que a substituição de espécies é muito mais clara. É possível observar que a substituição de espécies ocorre dos locais com maior heterogeneidade ambiental em direção aos locais com menores valores de heterogeneidade (esquerda para a direita, Figura 2). Espécies como *Leptodactylus leptodactyloides* e *Scinax fuscomarginatus* são substituídas por outras, como *Phyllomedusa azurea* e *Barycholos ternetzi*, na direção de corpos d'água associados a maiores valores do primeiro eixo da PCoA de β_{sim} .

De um lado da figura 5a estão *Hypsiboas goianus*, *Scinax fuscomarginatus* e *Dendropsophus nanus*, que são espécies arborícolas e usam a vegetação como sítios reprodutivos. *Leptodactylus leptodactyloides*, *Elachistocleis cesarii* e *L. siphax* são espécies que não vocalizam na vegetação, mas suas distribuições estão associadas a ambientes com solo bastante úmido ou alagado. No outro extremo estão *Physalaemus nattereri*, *B. ternetzi*, *Proceratophrys goyana* e *Odontophrynus americanus*, espécies de vocalização terrestre. *Scinax fuscovarius*, apesar de ser um hilídeo, comumente é avistada vocalizando no solo. Assim como *Phyllomedusa azurea*, é uma espécie generalista e ambas são frequentemente encontradas em locais degradados. Espécies centrais na figura, como *Dendropsophus cruzi*, *Hypsiboas albopunctatus* e *Physalaemus cuvieri*, ocorrem na maioria dos pontos e não estão associadas a uma região específica do eixo da PCoA de β_{sim} .

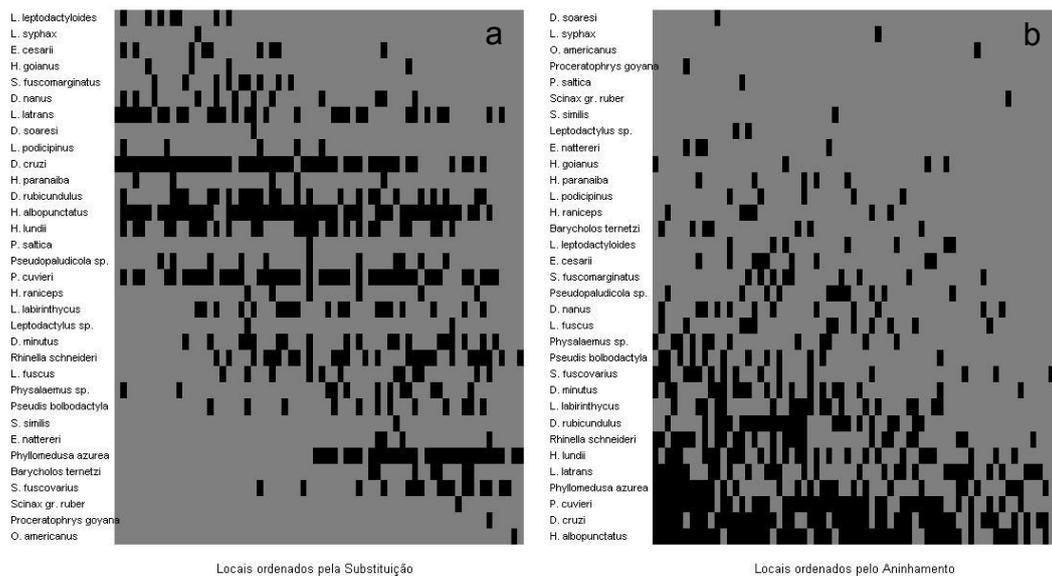


Figura 5. Ordenamento da composição de espécies de acordo com o primeiro eixo da PCoA de β_{sim} (a) e eixo da PCoA de β_{nes} (b).

Discussão

As espécies encontradas neste trabalho foram previamente registradas em outros estudos feitos no estado de Goiás (Morais *et al.* 2011, 2012; Gambale *et al.* 2014), com exceção de *Physalaemus* sp., espécie em processo de descrição (C. Brasileiro, com. pess.). A predominância das espécies das famílias Hylidae e Leptodactylidae concorda com registros para a região Neotropical (Duellman, 1999) e o número de espécies é similar aos encontrados em outros trabalhos feitos no Cerrado (e.g. Brasileiro *et al.*, 2005; Abrunhosa *et al.*, 2006; Morais *et al.*, 2012). Registramos um alto número de espécies endêmicas (10 espécies, 30.3%), o que é comum para o bioma. O Cerrado apresenta altas taxas de endemismo: 108 das 209 espécies encontradas no bioma são endêmicas (Valdujo *et al.* 2013).

A variação da composição de espécies de anuros ao longo dos corpos

d'água difere da esperada por uma distribuição nula e essa variação ocorre devido a fatores locais e regionais. A heterogeneidade ambiental é a principal variável responsável pelos padrões de β_{sor} , β_{sim} e β_{sne} . Segundo Valdujo *et al.* (2013), os padrões de diversidade beta de anuros do Cerrado são fortemente influenciados por gradientes ambientais locais, o que é explicado pelas restrições ecofisiológicas do grupo estarem associadas a esses fatores ambientais.

Locais com maior riqueza também estão associados a maiores valores do índice de heterogeneidade ambiental (IHA). Espécies com traços e requisitos ecológicos similares tendem a não ocorrer em simpatria, porém, o aumento da heterogeneidade ambiental nas poças deve aumentar a disponibilidade de nichos (Ricklefs 2004; Vasconcelos *et al.* 2009). A competição aparenta ser um fator ecológico relevante nessas comunidades e a existência de uma maior diversidade de micro-habitats favorece a coexistência de um maior número de espécies (Wiens 2011).

A maior riqueza também pode ser um reflexo da existência de espécies com diferentes modos reprodutivos. Encontramos sete modos reprodutivos diferentes na área amostrada (Anexo 2). A disponibilidade de sítios reprodutivos é um fator crucial para a ocorrência de anuros e as características ambientais determinam a quantidade de modos reprodutivos possíveis (Haddad & Prado 2005). Por conter mais micro-habitats, os locais mais heterogêneos podem oferecer mais tipos de sítios reprodutivos ou de vocalização. Além disso, habitats heterogêneos também propiciam maior disponibilidade de alimentos (Bogdan *et al.* 2014) e refúgio contra predadores (Kopp *et al.* 2006).

A heterogeneidade ambiental frequentemente é apontada como um dos principais fatores afetando a diversidade de anuros: Silva *et al.* (2011) encontraram que 70% das variáveis ambientais explicaram 67% da riqueza de espécies em uma área de Cerrado em São Paulo e Parris (2004) demonstrou que 11 características de hábitat dos pontos amostrados na Austrália explicaram 45% da variação na matriz de espécies. Porém, mesmo com menor riqueza, ambientes pouco heterogêneos criam oportunidades para a ocorrência de novas espécies na paisagem, predominantemente espécies terrestres.

Anfíbios que vocalizam no solo (e.g. *B. ternetzi*, *O. americanus* e *P. goyana*) tendem a ser generalistas de habitat e não dependem de vegetação ou micro-habitats específicos para atrair parceiros (Menin *et al.* 2007; Rojas-Ahumada *et al.* 2012). Nossos resultados mostram que a presença dessas espécies está relacionada à baixa heterogeneidade ambiental e que existe uma substituição na medida em que a heterogeneidade aumenta. Com maior heterogeneidade observamos espécies com características reprodutivas diferentes daquelas ocupando locais com baixa heterogeneidade.

A atual legislação brasileira obriga os produtores rurais a manterem um trecho de mata ciliar no entorno dos rios com o objetivo de evitar erosões e assoreamento dos rios (Lei nº 12.651/2012). Esses pequenos trechos de vegetação são essenciais para o estabelecimento de espécies em paisagens de agropecuária de diversas regiões, pois servem como refúgios dentro de matrizes inóspitas (Villard *et al.* 1999; Uezu *et al.* 2008; Rösch *et al.* 2013). Apesar de pequenos, anfíbios se beneficiam desses fragmentos (Silva 2011). A conexão ao rio serve como um *proxy* de ausência de *habitat split*, pois a mata

ciliar serve como habitat terrestre de refúgio.

As características ecofisiológicas dos anfíbios os tornam dependentes de zonas úmidas (Duellman & Trueb, 1994) e as características da zona ripária criam condições favoráveis a eles. Devido à maior umidade do solo, a zona ripária facilita a disponibilidade de poças temporárias, ambientes propícios para a persistência de anuros (Woinarski 1999; Ribeiro *et al.* 2012).

Outro benefício da conexão dos lagos a rios é a possibilidade de dispersão dos indivíduos através do curso d'água ou da mata ciliar. A distância hidrográfica exerce influência nos padrões de β_{sim} e β_{sne} observados. Mesmo que os indivíduos não usem o curso d'água, a vegetação ripária pode tornar a rota mais permeável (Landeiro *et al.* 2011). A conexão entre lagos pelo rio aumenta o fluxo de indivíduos e homogeneiza as comunidades: as comunidades ripárias tendem a ser mais similares entre si e mais diferentes daquelas desconectadas dos rios (Rojas-Ahumada *et al.* 2012).

Os níveis de diversidade beta devido ao aninhamento na paisagem, apesar de baixos, existem e são causados pela conexão ao rio e a distância hidrográfica. O aninhamento reflete um processo não aleatório de perda de espécies como consequência de fatores que promovam a desagregação de comunidades (Almeida-Neto *et al.* 2008; Ulrich *et al.* 2009). Como a zona ripária possui características ambientais favoráveis em relação às não ripárias e o rio funciona como um corredor de dispersão para os indivíduos, podemos inferir que o padrão de aninhamento observado decorre de algumas comunidades distantes dos rios serem subconjuntos daquelas ligadas aos rios, que apresentam maior riqueza.

A diferenciação entre os fenômenos de aninhamento e substituição de

espécies é crucial para a compreensão dos processos determinando a organização dessas comunidades (Baselga 2010). As variações ambientais entre corpos d'água amostrados geraram as diferenças de composição observadas, levando à predominância da substituição de espécies na paisagem. De maneira geral, a presença de anuros está relacionada principalmente com a disponibilidade de diferentes micro-habitats, tanto vertical quanto horizontalmente, que suportam requisitos particulares das espécies (Vasconcelos et al., 2009; Silva et al., 2011). A dinâmica espacial também influencia os padrões existentes, mas em menor proporção. Isso evidencia que processos de nicho são os principais fatores controlando a estrutura das comunidades estudadas.

Referências bibliográficas

Abrunhosa, P., Wogel H. & Pombal, J.P. (2006). Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the Atlantic Rain Forest, South-Eastern Brazil. *The Herpetological Journal* 16, 115-122.

Almeida-Neto, M. & Guimaraes, P. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.

Baeten, L., Vangansbeke, P., Hermy, M., Peterken, G., Vanhuysse, K. & Verheyen, K. (2012). Distinguishing between turnover and nestedness in the quantification of biotic homogenization. *Biodivers. Conserv.*, 21, 1399–1409.

Baselga, A., Orme, O., Villeger, S., De Bortoli, J. & Leprieur F. (2013). betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.3. <http://CRAN.R-project.org/package=betapart>

Baselga, A. (2010). Parttioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 19, 134–143.

Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B., Batista, R.F. & Prado, P.I. (2007). Habitat split and the global decline of amphibians. *Science*, 318, 1775–

Becker, C.G., Loyola, R.D., Haddad, C.F.B. & Zamudio, K.R. (2010). Integrating species life-history traits and patterns of deforestation in amphibian conservation

planning. *Divers. Distrib.*, 16, 10–19.

Bogdan, H. V, Marcov, S.D.C., Gaceu, O., Lucaciu, A.S.C., Ferenti, S. & Kov, I.S. (2014). How do we share food? Feeding of four amphibian species from an aquatic habitat in south – western Romania, 1, 89–100.

Cabral Eterovick, P. & Souza Barros, I. (2003). Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *J. Trop. Ecol.*, 19, 439–448.

Chatterjee, S. & Hadi, A.S. (2006). *Regression Analysis by Example*. Wiley Series in Probability and Statistics. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA.

Chisholm, C., Lindo, Z. & Gonzalez, A. (2011). Metacommunity diversity depends on connectivity and patch arrangement in heterogeneous habitat networks. *Ecography (Cop.)*, 34, 415–424.

Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.*, 8, 1175–82.

Crump, M. & Scott Junior, N.J. (1994). Standard techniques for Inventory and Monitoring. In *Measuring and Monitoring Biological Diversity* (W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek & M.S. Foster, eds). Smithsonian Institutions Press, Washington and London, 84-92.

Diniz-Filho, J.A.F., Siqueira, T., Padial, A.A., Rangel, T.F., Landeiro, V.L. & Bini, L.M. (2012). Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos*, 121, 201–210.

Dobrovolski, R., Melo, A.S., Cassemiro, F. a. S. & Diniz-Filho, J.A.F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 21, 191–197.

Duellman, W.E. (1999). Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. *JHU Press*.

Duellman, W.E. & Trueb, L. (1994). *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. 670pp.

Eterovick, P.C. & Barros, I.S. (2003). Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *Journal of tropical ecology*, 19(4), 439-448.

Fonseca, C., Coutinho, R. & Azevedo, F. (2013). Modeling habitat split: landscape and life history traits determine amphibian extinction thresholds. *PLoS One*, 1–12.

Gambale, P.G., Woitovicz-cardoso, M., Vieira, R.R., Batista, V.G., Ramos, J. & Bastos, R.P. (2014). Composio e riqueza de anfbios anuros em remanescentes de Cerrado do Brasil Central, 104, 5–13.

- Haddad, C. & Prado, C. (2005). Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience*, 55, 207–217.
- Hecnar, S.J. & M'Closkey R.T. (1997). Patterns of nestedness and species association in a pond-dwelling amphibian fauna. *Oikos* 80, 371-381.
- Hill, J.K., Gray, M. a, Khen, C.V., Benedick, S., Tawatao, N. & Hamer, K.C. (2011). Ecological impacts of tropical forest fragmentation: how consistent are patterns in species richness and nestedness? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 366, 3265–76.
- Hubbell, S.P. (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence, 166–172.
- Keller, A., Rödel, M.-O., Linsenmair, K.E. & Grafe, T.U. (2009). The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *J. Anim. Ecol.*, 78, 305–14.
- Kopp, K. & Eterovick, P.C. (2006). Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist.*, 40, 1813–1830.
- Kopp, K., Wachlevski, M. & Eterovick, P.C. (2006). NOTE / NOTE Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs, 140, 136–140.
- Landeiro, V.L., Magnusson, W.E., Melo, A.S., Espírito-Santo, H.M. V. & Bini, L.M. (2011). Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results? *Freshw. Biol.*, 56, 1184–1192.
- Leibold, M. a., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., *et al.* (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.*, 7, 601–613.
- De Marco, P., Nogueira, D.S., Correa, C.C., Vieira, T.B., Silva, K.D., Pinto, N.S., *et al.* (2013). Patterns in the organization of Cerrado pond biodiversity in Brazilian pasture landscapes. *Hydrobiologia*, 723, 87–101.
- Machado, A.B.M., Drummond, G.M., & Paglia, A.P. (2008). *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção*. Ministério do Meio Ambiente-MMA.
- Measey, G.J., Galbusera, P., Breyne, P. & Matthysen, E. (2007). Gene flow in a direct-developing, leaf litter frog between isolated mountains in the Taita Hills, Kenya. *Conserv. Genet.*, 8, 1177–1188.
- Menin, M., Lima, A.P., Magnusson, W.E. & Waldez, F. (2007). Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. *J. Trop. Ecol.*, 23, 539.
- Morais, A., Signorelli, L. & Gambale, P. (2011). Anfíbios anuros associados a corpos d'água do sudoeste do estado de Goiás, Brasil. *Biota Neotrop*, 11.

- Morais, A.R., Bastos, R.P., Vieira, R. & Signorelli, L. (2012). Herpetofauna of the Floresta Nacional de Silvânia, a Cerrado remnant in Central Brazil. *Neotrop. Biol. Conserv.*, 7, 114–121.
- Nessimian, J.L., Venticinque, E.M., Zuanon, J., Marco, P., Gordo, M., Fidelis, L., *et al.* (2008). Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia*, 614, 117–131.
- Oertli, B., Joye, D.A., Castella, E., Juge, R., Cambin, D. & Lachavanne, J.-B. (2002). Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biol. Conserv.*, 104, 59–70.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H. & Wagner, H. (2013). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-9. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parris, K.M. (2004). Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia, 3.
- Penny Williams, Mericia Whitfield, Jeremy Biggs, Simon Bray, Gill Fox, Pascale Nicolet, D.S. (2003). Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol. Conserv.*, 115, 329–341.
- Petit, S. & Burel, F. (1998). Connectivity in fragmented populations: *Abax parallelepipedus* in a hedgerow network landscape. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 321(1), 55-61.
- Prado, V.H.M. Do, Fonseca, M.G., Almeida, F.V.R. De, Junior, O.N. & Rossa-Feres, D.D.C. (2009). Niche Occupancy and the Relative Role of Micro-Habitat and Diet in Resource Partitioning Among Pond Dwelling Tadpoles. *South Am. J. Herpetol.*, 4, 275–285.
- Prado, V.H.M. & Rossa-Feres, D.D.C. (2014). The influence of niche and neutral processes on a neotropical anuran metacommunity. *Austral Ecol.*, n/a–n/a.
- Ribeiro, J.W., Lima, A.P. & Magnusson, W.E. (2012). The Effect of Riparian Zones on Species Diversity of Frogs in Amazonian Forests. *Copeia*, 2012, 375–381.
- Ricklefs, R.E. (2004). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecol. Lett.*, 7, 1–15.
- Rojas-Ahumada, D.P., Landeiro, V.L. & Menin, M. (2012). Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecol.*, 37, 865–873.
- Rossa-Feres, D.C. & Jim, J. (1996). Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 56(2), 309-316.
- Rösch, V., Tschardtke, T., Scherber, C. & Batáry, P. (2013). Landscape composition,

connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *J. Appl. Ecol.*, 50, 387–394.

Scheffer, M., Geest, G. Van & Zimmer, K. (2006). Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112, 227–231.

Silva, F. Da. (2011). Value of small forest fragments to amphibians. *Sci. (New York, NY ...)*, 332, 1032–1033.

Silva, F.R., Candeira, C.P. & Cerqueira Rossa-Feres, D. (2012a). Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodivers. Conserv.*, 21, 1411–1424.

Silva, F.R., Oliveira, T. a. L., Gibbs, J.P. & Rossa-Feres, D.C. (2012b). An experimental assessment of landscape configuration effects on frog and toad abundance and diversity in tropical agro-savannah landscapes of southeastern Brazil. *Landsc. Ecol.*, 27, 87–96.

Silva, R.A., Martins, I.A. & Rossa-Feres, D.D.C. (2011). Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. *Zool.*, 28, 610–618.

Uezu, A., Beyer, D.D. & Metzger, J.P. (2008). Can agroforest woodlots work as stepping stones for birds in the Atlantic forest region? *Biodivers. Conserv.*, 17, 1907–1922.

Ulrich, W., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N.J. (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.

Valdujo, P.H., Carnaval, A.C.O.Q. & Graham, C.H. (2013). Environmental correlates of anuran beta diversity in the Brazilian Cerrado. *Ecography (Cop.)*, 36, 708–717.

Vasconcelos, T.S., Santos, T.G., Rossa-Feres, D.C. & Haddad, C.F.. (2009). Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Can. J. Zool.*, 87, 699–707.

Villard, M.-A., Trzcinski, M.K. & Merriam, G. (1999). Fragmentation Effects on Forest Birds: Relative Influence of Woodland Cover and Configuration on Landscape Occupancy. *Conserv. Biol.*, 13, 774–783.

Wells, K.D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press. 1148pp.

Wiens, J.J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 366, 2336–50.

Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P., Sear, D. (2003). Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation*. 115, 329-341.

Woinarski, J. (1999). Distribution patterns of vertebrates in relation to an extensive rainfall gradient and variation in soil texture in the tropical savannas of the Northern Territory, Australia. *J. Trop. ...*, 15, 381–398.

Zapala, M. a & Schork, N.J. (2006). Multivariate regression analysis of distance matrices for testing associations between gene expression patterns and related variables. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 103, 19430–5.

Zar, J.H. (1999). *Biostatistical analysis*. Pearson Education India.

Zimmerman, B.L. (1994). Audio strip transects. In *Measuring and Monitoring Biological Diversity*. (W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek & M.S. Foster, eds.). Smithsonian Institutions Press, Washington and London, p.92-97.

Anexos

Anexo 1. Índice de heterogeneidade ambiental de corpos d'água lênticos.

	Variável	Condição	Escore
1.	Vegetação na margem (Tipos: Rasteira, herbácea ereta, arbustiva, arbórea)	Quatro tipos	4
		Três tipos	3
		Dois tipos	2
		Um tipo	1
		Nenhum	0
2.	Porcentagem de vegetação na margem	81-100	5
		61-80	4
		41-60	3
		21-40	2
		1-20	1
		0	0
3.	Vegetação no interior do corpo d'água (Tipos: Submersa, flutuante, herbácea ereta, arbustiva, arbórea)	Cinco tipos	5
		Quatro tipos	4
		Três tipos	3
		Dois tipos	2
		Um tipo	1
4.	Porcentagem de vegetação no interior	Nenhum	0
		81-100	5
		61-80	4
		41-60	3
		21-40	2
		1-20	1
5.	Substrato	0	0
		Lama e matéria orgânica	3
		Apenas lama	2
		Rochoso	1
6.	Porcentagem de borda molhada (áreas com alagamentos)	Lona ou qualquer fundo artificial	0
		81-100	5
		61-80	4
		41-60	3
		21-40	2
		1-20	1
0	0		

Anexo 2. Lista das espécies de anfíbios anuros encontradas nos corpos d'água amostrados. (*) Espécies endêmicas segundo Valdujo *et al.* (2012).

Taxon	Nome popular	Modo reprodutivo
Bufonidae		
<i>Rhinella schneideri</i> (Werner, 1894)	Sapo-cururu	1 – 2
Craugastoridae		
<i>Barycholos ternetzi</i> (Miranda-Ribeiro, 1937)*	Sapinho	23
Hylidae		
<i>Dendropsophus cruzi</i> (Pombal and Bastos, 1998)*	Pererequinha-do-brejo Pererequinha-do-brejo; Perereca-	1
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	ampulheta	1
<i>Dendropsophus nanus</i>	Pererequinha-do-brejo	1
<i>Dendropsophus rubicundulus</i> (Reinhardt and Lütken, 1862)*	Pererequinha-verde	1
<i>Dendropsophus soaresi</i> (Caramaschi and Jim, 1983)	Perereca	1
<i>Hypsiboas albopunctatus</i> (Spix, 1824)	Rã-carneiro; Perereca-cabrinha	1
<i>Hypsiboas goianus</i> (Lutz, 1968)*	Perereca-de-pijama	1
<i>Hypsiboas lundii</i> (Burmeister, 1856)*	Rã-martelinho	4
<i>Hypsiboas paranaíba</i> Carvalho and Giarretta, 2010	Rã-carneiro, Perereca	1
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	Perereca	1
<i>Phyllomedusa azurea</i> Cope, 1862*	Rã-macaco; Perereca-das-folhagens	24
<i>Pseudis bolbodactyla</i> Lutz, 1925	Rã-d'água Raspa-cuia; Perereca-de-	1
<i>Scinax fuscovarius</i> (Lutz, 1925)	banheiro Pererequinha-do-	1
<i>Scinax fuscomarginatus</i> (Lutz, 1925)	brejo	1
<i>Scinax gr ruber</i>	Perereca	1
<i>Scinax aff. similis</i>	Perereca-de-banheiro	1
Leptodactylidae		
<i>Leptodactylus</i> sp.	Rã	11
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	Rã-pimenta	11
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	Rã-manteiga	11 – 30
<i>Leptodactylus cf. leptodactyloides</i>	Rã-gota	11
<i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	Rã-assobiadeira	11 – 30
<i>Leptodactylus podicipinus</i> (Cope, 1862)	Rã-gota	11
<i>Leptodactylus syphax</i> Bokermann, 1969	Rã	11
<i>Physalaemus</i> sp.	Rãzinha	11
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	Rã-cachorro; Foi-não-foi	11

Taxon	Nome popular	Modo reprodutivo
<i>Physalaemus nattereri</i> (Steindachner, 1863)*	Rã-quatro-olhos	11
<i>Pseudopaludicola</i> sp1	Rã-pulga	1
<i>Pseudopaludicola</i> sp2	Rã-pulga	1
Microhylidae		
<i>Elachistocleis cesarii</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	Rã-guardinha	1
Odontophrynidae		
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril and Bibron, 1841)	Sapinho-boi	1
<i>Proceratophrys goyana</i> *	Sapinho-boi	1