



DIEGO ANDERSON DALMOLIN

**USO DE MICROHÁBITATS POR COMUNIDADES  
SUBTROPICAIS DE GIRINOS (Amphibia: Anura) EM  
POÇAS NO EXTREMO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação  
em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade  
Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à  
obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biologia e Comportamento Animal – Ecologia Animal

Orientador: Dra. Laura Verrastro

Coorientador: Dr. Tiago Gomes dos Santos

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2015

**USO DE MICROHÁBITATS POR COMUNIDADES SUBTROPICAIS DE  
GIRINOS (Amphibia: Anura) EM POÇAS NO EXTREMO SUL DO BRASIL**

**DIEGO ANDERSON DALMOLIN**

Aprovada em 28 de Abril de 2015.

---

**Dra. Camila Chiamenti Both**

Centro de Ciências Naturais e Exatas

UFSM - Universidade Federal de Santa Maria.

---

**Dr. Márcio Borges Martins**

Laboratório de Herpetologia – Departamento de Zoologia

UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

---

**Dra. Sandra Maria Hartz**

Laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades – Departamento de Ecologia

UFRGS – Universidade Federal do Rio Grande do Sul

*Os sonhos são como uma bússola,  
indicando os caminhos que seguiremos  
e as metas que queremos alcançar.*

*São eles que nos impulsionam,  
nos fortalecem e nos permitem crescer.*

Augusto Cury

## AGRADECIMENTOS

O período do mestrado trouxe para mim grandes mudanças e impactou a minha vida de inúmeras formas. Durante este período contei com o auxílio de muitas pessoas e gostaria de tecer aqui algumas palavras de gratidão.

Inicialmente gostaria de agradecer ao Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e a Capes, pelo auxílio financeiro e pela bolsa de mestrado concedida, os quais foram extremamente importantes para a realização deste trabalho.

Agradeço a minha orientadora, Dra. Laura Verrastro, por ter aceitado um fanático por anfíbios como orientado de mestrado, e também pelos momentos de aprendizado e descontração, e pelo apoio durante a realização desta dissertação.

Ao meu coorientador, Dr. Tiago Gomes dos Santos. Do primeiro contato, lá em 2011, na UNIVATES, à orientação no mestrado, eu só tenho a lhe agradecer. Primeiramente por ter me dado um voto de confiança e por ter aceitado orientar um mestrado envolvendo girinos, mesmo que este foi orientado quase que por completo à distância. Também agradeço pela paciência nos meus momentos de “zica”, pela dedicação ao meu trabalho, por me receber em seu laboratório sempre que eu precisei, pelos produtivos e intermináveis “Seminários de *Scinax*”, e pelos inúmeros momentos de descontração, mesmo que por e-mail. Você foi essencial neste trabalho e eu posso afirmar que acertei na escolha do meu coorientador. Obrigado por tudo!

À Dra. Maria João V. C. R. Pereira, pela ajuda com as análises no programa R, pelas ideias e sugestões, por sua sempre prontidão para as minhas tão requisitadas “aulas particulares” de estatística multivariada, e também por ser esta pessoa bondosa e altruísta.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal e a todos os professores dos Departamentos de Zoologia e de Ecologia, especialmente ao Dr. Márcio Borges Martins, pela amizade e pelas conversas contributivas.

À Secretaria Municipal do Meio Ambiente de Porto Alegre e a todos os funcionários da Reserva Biológica do Lami, especialmente a gestora Patrícia Witt, pela prestatividade e por ter concedido a licença de trabalho.

Não poderia deixar de agradecer a todos os meus colegas de curso, especialmente ao Leonardo Acosta, Sandra Bülau, Felipe Ribeiro, Geórgia Oliveira, Talita Roell, Willian Dröse, Lucas Brandão e Andrei Langoni. Jamais encontraria outra forma de aprender e me divertir se não fosse ao lado de vocês. Levarei comigo a lembrança de cada minuto que passamos juntos.

A todos os colegas do laboratório de Herpetologia da UFRGS, especialmente à Cássia, Alexis, Júlia, Lilith, Lídia, Manu, Mari, Nathyzinha, Raíssa, Rê Perez e Valen. Como todos os inúmeros momentos com vocês no “Lab” foram memoráveis, gostaria de agradecer principalmente por todo o apoio, ensinamentos, trocas de experiências e, claro, pelos incansáveis momentos de descontração. Creio que sem este suporte eu não teria o entusiasmo necessário para desenvolver um mestrado.

Aos colegas do Centro Universitário UNIVATES, Dr. Eduardo Périco, Laura B. Oliveira, Samuel Renner, Camila Schmidt e Luciane Mohr, os quais me acompanharam no início da minha jornada científica e me proporcionaram o primeiro contato com a Biologia. Ao Dr. Iberê Farina Machado, meu grande parceiro e amigo, obrigado pelo aprendizado e pelo incentivo a buscar o melhor para a minha carreira.

As minhas queridas colegas herpetólogas e futuras mestras, Camila Mesquita (Mila), Camila Rosa (Cami), Michelle Abadie (Mi), Thayná Mendes (Thay) e Tulasy Rico (Tully). Vocês foram a minha família porto-alegrense e compartilharam comigo momentos incríveis. Eu jamais esquecerei o carinho e as lições que aprendi com vocês. Rindo ou chorando, feliz ou triste, vocês sempre estiveram ao meu lado e foram o pilar que me sustentou durante estes dois anos longe de casa. Obrigado por tudo, amo vocês!!!

Agradeço ao meu pai, Flávio A. Dalmolin, pela criação exemplar e por ter compartilhado comigo todo o seu amor pelos animais. Ao meu tio e grande mentor, Márcio José Dalmolin, obrigado pelo apoio, por me incentivar aos estudos e por ser este exemplo de pessoa. Aos meus avós Luís Baldo (*in memoriam*), Adelina Barossi Dalmolin (*in memoriam*) e, em especial, Mercedes Baldo (*in memoriam*) e Darci Dalmolin (*in*

*memoriam*), obrigado pela convivência e pelos ensinamentos. Aos meus demais familiares e amigos e, em especial, ao meu afilhadinho João Carlos Ulmi Neto.

Por fim, gostaria de agradecer a minha mãe, Marizete Baldo Dalmolin, a quem devo a vida e que é responsável pela pessoa a qual me tornei. Mãe, você me ensinou que a bondade e o altruísmo são dois dos sentimentos mais puros e verdadeiros que podemos sentir por outra pessoa. Os teus ensinamentos e o teu suporte foram essenciais em minha jornada. Obrigado por ter acreditado em mim e por ter me ajudado a realizar meu sonho: ser Mestre. Minha melhor amiga, meu grande amor, obrigado por existir em minha vida e por ter aceitado e me apoiado em todas as minhas decisões. Amo-te incondicionalmente. É para você que dedico esta dissertação.

## Sumário

<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>08</b>
-------------------------------	-----------

<b>Capítulo 1 - USO DE MICROHÁBITATS POR ASSEMBLEIAS SUBTROPICAIS DE GIRINOS (AMPHIBIA: ANURA) EM POÇAS: UMA MÚLTIPLA ABORDAGEM .....</b>	<b>12</b>
---	-----------

1 Introdução.....	13
2 Material e Métodos.....	17
2.1 Área de Estudo .....	17
2.2 Coleta de Dados.....	18
2.3 Descritores Ambientais .....	20
2.4 Composição de Guildas Ecomorfológicas.....	21
2.5 Análise de Dados .....	21
2.5.1 Uso de Microhábitats por girinos.....	21
2.5.2 Amplitude e Sobreposição de nicho .....	22
3 Resultados.....	23
4 Discussão.....	24
5 Referências Bibliográficas .....	28

<b>Capítulo 2 - PODEMOS COMPARTILHAR? AVALIANDO A COCORRÊNCIA DE GIRINOS EM MICROHÁBITATS ATRAVÉS DE MÚLTIPLAS ABORDAGENS .....</b>	<b>46</b>
---	-----------

6 Introdução.....	47
7 Material e Métodos.....	50
7.1 Área de Estudo .....	50
7.2 Coleta de Dados.....	51
7.3 Composição de Guildas Ecomorfológicas.....	53
7.4 Análise de Dados .....	53
8 Resultados.....	54
9 Discussão.....	55
10 Referências Bibliográficas .....	58

<b>CONSIDERAÇÃO FINAIS .....</b>	<b>65</b>
----------------------------------	-----------

## INTRODUÇÃO GERAL

Comunidades biológicas podem ser consideradas conjuntos de espécies que coocorrem no tempo e no espaço (McPeck & Miller, 1996). No ambiente natural, as assembleias podem ou não apresentar uma estrutura (Eterovick, 2003). Quando há estrutura, é comum o questionamento de qual fator melhor explica o padrão observado. A resposta mais adequada para esta questão é que a estrutura de uma assembleia pode ser influenciada por um vasto conjunto de fatores.

A Teoria Neutra proposta por Hubbell (2001) assume que todos os indivíduos em uma assembleia possuem igual probabilidade de se reproduzir, morrer ou migrar, ou seja, são equivalentes (Hubbell, 2005). Deste modo, a estocasticidade demográfica seria a responsável pela estruturação das assembleias e não haveria nenhuma relação entre a abundância e as características de cada espécie (Tilman, 2004). Além disto, a Teoria Neutra postula que os mecanismos que geram diferenças entre os padrões de composição das assembleias estão ligados à capacidade de dispersão dos indivíduos e, assim, as assembleias mais próximas seriam mais similares quando comparadas com assembleias mais distantes (Hubbell, 2005).

Em contrapartida, a Teoria de Nicho assume que as características ambientais influenciam a presença e a distribuição das espécies em um determinado local (Tilman, 2004). Portanto, a composição das assembleias deve ser determinada pela relação entre as características ambientais e as espécies, de modo que estas somente irão se estabelecer em locais que apresentem condições propícias à sua sobrevivência. Dessa forma, as espécies devem ajustar o uso de recursos às suas necessidades a fim de desenvolver e sobreviver (Schoener, 1974; Tarr et al., 2005). Da mesma forma, espécies morfo-ecologicamente similares poderão utilizar a mesma gama de recursos e de forma similar (Simberloff & Dayan, 1991; Heino, 2009; Both et al., 2011). Consequentemente, um universo de interações ecológicas surge neste cenário. Este universo inclui as relações entre os organismos e destes com o ambiente onde se encontram (Pianka, 1973; Poff, 1997). Assim, comunidades biológicas são consideradas uma fonte valiosa de informações para estudos ecológicos (Begon et al., 2006).

Dentre os fatores influentes nas assembleias de anfíbios estão a química d'água (Cummins, 1986; Warner, 1991), o hidroperíodo (Anderson et al., 2001; Both et al., 2009), e a heterogeneidade e os demais gradientes ambientais (Welborn, 1996; Werner et al., 2007; Rodrigues et al., 2010; Vasconcelos et al., 2011; Iop et al., 2012). Em assembleias aquáticas, a heterogeneidade assume um papel importante, pois propicia uma grande variedade de microhábitats (Silva et al., 2012). As espécies, por sua vez, podem ocupar microhábitats de acordo com suas preferências e limitações ecofisiológicas (Haramura, 2007). Consequentemente, a diversidade e disponibilidade de microhábitats influencia a ocorrência das espécies em uma assembleia. Assim, a heterogeneidade microespacial é uma força motriz na estruturação das assembleias.

A composição biótica pode gerar efeitos na estrutura de uma assembleia. No entanto, os verdadeiros efeitos das interações intra e inter-específicas ainda são palco de constantes discussões (Gotelli, 2001). O cerne destas discussões é que em situações naturais é difícil mensurar os efeitos bióticos na estrutura de uma assembleia (Gronroos & Heino, 2012). Contudo, nas últimas décadas estudos envolvendo interações bióticas foram realizados e com sucesso testaram a presença e os verdadeiros efeitos destas interações. Diamond (1975) foi o primeiro a testar e a propor que as interações competitivas geram padrões de distribuição de espécies em um mesmo local, sugerindo ainda a existência de regras de montagem em comunidades. Posteriormente, Connor e Simberloff (1979) apresentaram modelos nulos como ferramentas para a avaliação dos padrões de coocorrência de espécies na ausência de interações competitivas. Assim, através dos modelos nulos foi possível testar a ocorrência de estruturação de assembleias por competição.

Como podemos perceber, há uma grande variedade de descritores que predizem a estrutura e influenciam uma assembleia. Em virtude disto, é comum que os ecológos tendem a utilizar o maior número de variáveis para explicar como uma dada assembleia está estruturada (Blanchet et al., 2008). Porém, a falta de um consenso entre os estudos envolvendo assembleias de anfíbios pode estar relacionada à análise dos dados em uma única escala (espécies, por exemplo) (Both, 2011). A utilização de múltiplas abordagens acarreta em respostas mais robustas e facilita a interpretação dos resultados gerados pelos testes estatísticos. Um exemplo disso é a utilização de guildas ou grupos funcionais para descrever padrões ecológicos. Guildas são grupos de espécies que utilizam a mesma classe de recursos, de forma semelhante (Heino & Gronroos, 2013).

Assim, os constituintes de guildas estão mais propensos para interagir entre si (Both et al., 2011; Heino & Gronroos, 2013). Deste modo, é importante considerar guildas para facilitar a elucidação dos descritores que agem como pilares da estrutura das assembleias.

Poças são importantes componentes dos ecossistemas e abrigam uma grande diversidade de táxons (Jakob et al., 2003; Peltzer & Lajmanovich 2004; Hamerlik et al., 2014). A variação em tamanho e estrutura caracteriza este tipo de ambiente (Both et al. 2009; Moreira et al. 2010). Anfíbios anuros são um dos grupos de vertebrados que frequentemente utilizam ambientes temporários em parte ou durante todo o seu ciclo de vida (Wilbur, 1997; Gómez-Rodríguez et al., 2009). Durante o ciclo aquático, os anuros são representados principalmente pela sua fase larval, conhecida como girino (Heyer, 1973). Por possuírem uma alta produtividade primária e diferentes gradientes ambientais, poças são locais importantes para o desenvolvimento larval dos anfíbios (Gascon, 1991; Dodd, 1992; Degani & Kaplan, 1999; Gómez-Rodríguez et al., 2009). Neste estágio, os girinos ficam restritos aos corpos d'água em que se encontram e podem servir de alimento para vertebrados e invertebrados aquáticos (Nomura et al., 2011; Iop et al., 2012). Além disto, girinos podem ocupar uma grande variedade de microhábitats em um mesmo ambiente (Eterovick & Barros, 2003), o que os torna um excelente grupo para o estudo de ecologia de comunidades.

Anfíbios anuros estão entre os grupos de vertebrados mais ricos e diversos do planeta, visto que atualmente são conhecidas 6.519 espécies (Frost, 2014). Em regiões tropicais e subtropicais a fauna de anfíbios também é ampla e diversa (Bertoluci & Rodrigues, 2003; Zina et al., 2007; Rojas-Ahumada et al., 2012). O Brasil abriga a maior diversidade de espécies, com um total de 1.026 espécies ocorrentes, sendo que deste total 988 são anuros (Segalla et al., 2014). Apesar desta grande representatividade, declínios populacionais vêm sendo observados em diversas famílias desde a década de 1980 (Stuart et al., 2004; Lips et al., 2005). Estes declínios estão sendo associados a diversos fatores, tais como a perda do hábitat (Duellman, 1999; Toledo, 2009; Toledo et al., 2010), mudanças climáticas (McMenamin et al., 2008; Blaustein et al., 2010), poluição (Relyea & Diecks 2008) e doenças infecciosas, especialmente causadas pelo fungo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Berger et al., 1998; Daszak et al., 2003; Toledo et al., 2006). Do total de espécies de anuros ocorrentes no Brasil, 245 delas possuem “dados insuficientes” e 34 são consideradas ameaçadas (IUCN, 2014). Assim, estudos que objetivam elucidar os fatores que influenciam as assembleias de anuros são importantes,

pois criam informações que podem ser utilizadas como ferramentas para a sua conservação.

No primeiro capítulo desta Dissertação eu busquei padrões que expliquem o uso de microhábitats por girinos. Para isto, utilizei múltiplas abordagens, por espécies e por guildas. No segundo capítulo, eu utilizei a abordagem por modelos nulos para testar se as assembleias e as guildas de girinos em microhábitats apresentam uma estrutura segregada, evidenciando influência da competição. Para isto, eu analisei a estrutura e os padrões de coocorrência no conjunto total de espécies, no conjunto total de guildas e dentro de cada guilda.

# Capítulo 1

## **USO DE MICROHÁBITATS POR ASSEMBLEIAS SUBTROPICAIS DE GIRINOS (AMPHIBIA: ANURA) EM POÇAS: UMA ABORDAGEM POR ESPÉCIES E POR GUILDAS**

Diego Anderson Dalmolin, Tiago Gomes dos Santos, Maria João Veloso da Costa  
Ramos Pereira, Laura Verrastro

\*\* Este manuscrito será submetido ao periódico **HYDROBIOLOGIA** (ISSN 1573-5117)

### **Resumo**

A estrutura da assembleia de girinos pode ser influenciada por uma gama diversa de fatores, tais como a heterogeneidade e os gradientes ambientais. As espécies irão se distribuir ao longo destes gradientes de acordo com suas preferências. Além disto, o nível de similaridade entre as espécies em relação às preferências poderão gerar diferentes padrões de estrutura e sobreposição de nicho. O presente estudo avaliou o uso de microhábitats por girinos em poças. Para isto, mensuramos seis descritores microespaciais e utilizamos múltiplas abordagens para avaliar a distribuição e a abundância dos girinos e das guildas ecomorfológicas. Durante o período de estudos nós coletamos um total de 2371 girinos de 18 espécies. Temperatura e pH foram os descritores que mais influenciaram a estrutura da assembleia dos girinos. Quando analisadas separadamente, a influência dos descritores apresentou resultados discrepantes para as

espécies e guildas avaliadas. A sobreposição de nicho foi menor do que o esperado ao acaso para os níveis de assembleia e de guilda, e as espécies apresentaram baixas amplitudes de nicho. Além disto, a similaridade ecológica das espécies foi baixa e apenas três pares de espécies foram formados. Nossos resultados indicam que o uso de microhábitats por girinos é fruto de uma combinação multifatorial. Salientamos, também, que utilização de múltiplas abordagens contribui consideravelmente na elucidação dos fatores que influenciam a estrutura dos diferentes níveis das assembleias de girinos.

Key-words: niche overlap; niche breadt; microespatial descriptors; distinct preferences; multifactorial influence

## **1INTRODUÇÃO**

Ambientes aquáticos estão presentes ao longo de todo o planeta em uma grande variedade de formas e tamanhos (Jakob et al., 2003). Poças são constituintes da grande infinidade de ambientes dulcícolas e que comumente são utilizados por diversos táxons (Peltzer & Lajmanovich 2004; Hamerlik et al., 2014). Estes ambientes podem variar em seu tamanho e estrutura segundo os gradientes de hidroperíodo (Both et al. 2008; Moreira et al. 2010). Dentre estes ambientes estão as poças temporárias, que se formam após fortes chuvas e secar após alguns dias, semanas ou meses (Marsh, 2000). Esta peculiaridade confere a estes ambientes a característica de imprevisibilidade espacial e temporal (Woodward 1982; Rodrigues et al., 2010; Borges Jr & Rocha, 2013). Esta imprevisibilidade permite, assim, uma alta diversidade de espécies (Jakob et al., 2003). Não obstante, poças temporárias tem grande valor na escala regional (Williams et al., 2004). Elas agregam mais espécies do que outros corpos d'água com diferentes tamanhos e períodos de duração (Bilton et al., 2006; Ruhi et al., 2013).

Um dos principais objetivos da ecologia é elucidar quais são e o quão influentes podem ser os fatores ambientais que agem na estrutura das assembleias (Wilbur, 1997; Spencer et al., 1999). Fatores abióticos, tais como a temperatura (Alvarez & Nieceza 2002; Parris, 2004), os níveis de pH e oxigênio d'água (Leips et al., 2000), a

estrutura e composição da vegetação aquática (Kopp et al., 2006; Silva et al., 2012), tamanho e hidroperíodo (Wellborn et al., 1996; Barreto & Moreira, 1996; Anderson et al., 2001; Eitam et al., 2004; Both et al., 2009; Prado & Rossa-Feres, 2014), a profundidade das poças (Peltzer & Lajmanovich, 2004) e a heterogeneidade e a complexidade do hábitat (Studinski & Grubs, 2007) podem ter efeitos diretos na estrutura e composição das comunidades aquáticas. Em diferentes níveis, estas mesmas características ambientais formam gradientes ambientais (Wellborn et al., 1996; Both et al., 2010). As espécies se distribuem ao longo destes gradientes de acordo com suas preferências e necessidades (Tarr et al., 2005; Borges Jr & Rocha, 2013).

Anfíbios anuros estão entre um dos grupos de vertebrados que frequentemente utilizam ambientes temporários em parte ou em todo o seu ciclo de vida (Wilbur, 1997; Gómez-Rodríguez et al., 2009). Poças temporárias apresentam alta produtividade primária e não possuem os conjuntos de predadores que normalmente são encontrados em ambientes permanentes (e.g. peixes e invertebrados aquáticos) (Dodd, 1992; Rowe & Dunson, 1995; Degani & Kaplan, 1999). Deste modo, estes ambientes são locais importantes para o desenvolvimento larval dos anfíbios (Gascon, 1991; Both et al., 2009; Gómez-Rodríguez et al., 2009). Os girinos, por sua vez, normalmente permanecem confinados a estes ambientes até alcançarem o estágio pós-metamórfico (Degani & Kaplan, 1999). Durante o seu desenvolvimento os girinos poderão ser expostos a uma gama de fatores locais que agem como filtros ambientais (Ruhi et al., 2013).

Os gradientes ambientais podem surgir como resposta à heterogeneidade do hábitat (Werner et al., 2007). A heterogeneidade ambiental é apontada por diversos estudos como um dos principais fatores ecológicos que influenciam a estrutura de assembleias de girinos (por exemplo, Moreno-Rueda & Pizarro, 2004; Werner et al., 2007; Oliveira & Eterovick, 2010; Rodrigues et al., 2010; Vasconcelos et al., 2011; Iop et al., 2012; Silva et al., 2012). A tendência é que ambientes complexos propiciem um aumento no número de microhábitats em comparação com ambientes homogêneos (Parris, 2004; Afonso & Eterovick, 2007; Silva et al., 2012). Os microhábitats, por sua vez, disponibilizam aos girinos abrigos e locais para alimentação ou refúgios contra predadores (Kopp et al., 2006).

Fatores bióticos, tais como a predação e a competição podem ter efeitos diretos na sobrevivência, na densidade e nas taxas de desenvolvimento dos girinos

(Morin, 1983; Gascon, 1992; Wilbur, 1987; Torres-Orozco et al., 2002). Em relação à partilha de recursos, os três principais eixos partilhados pelas espécies são alimento, tempo e espaço (Heyer, 1973; Pianka, 1973; Afonso & Eterovick, 2007; Prado et al., 2009; Castro-Arellano et al., 2010). Dentro da dimensão espacial ocorre a partilha microespacial (Toledo et al., 2003). O nicho ecológico de uma espécie pode ser definido como a posição que ela ocupa dentro de um ecossistema (Chase & Leibold, 2003; Begon et al., 2006). Esta designação inclui também as suas exigências e o seu papel funcional dentro do ambiente (Lajmanovich, 2000; Begon et al., 2006). Neste contexto, o conceito de nicho ecológico de uma espécie pode ser considerado uma excelente ferramenta para entender alguns padrões de estruturação de comunidades (Chase & Leibold, 2003).

A teoria de nicho ecológico prevê que espécies com requerimentos muito similares interagem negativamente e não podem coexistir (Wisheu, 1998; Both et al., 2011). Porém, as espécies precisam apresentar soluções para o compromisso entre as suas necessidades e os recursos disponíveis no ambiente (Schoener, 1974). Fazendo isto as espécies garantem a sua sobrevivência e podem coexistir localmente (Schoener, 1974; Castro-Arellano et al., 2010). Pianka (1973) sugere que espécies que são potenciais concorrentes e que apresentam sobreposição de nicho em um eixo de recursos, como o espacial ou trófico, por exemplo, podem sobrepor-se relativamente pouco ou nada em outros eixos. Consequentemente, reduzem ou eliminam a concorrência (Pianka, 1973). No universo microespacial, Amarasekare (2003) postulou que as espécies que compõem uma mesma comunidade podem apresentar diferenças ecológicas e particionar o nicho espacial. Isto se daria ou especializando-se em recursos distintos, diferindo no tempo de exploração dos mesmos recursos ou diferindo localmente.

Microhábitat é uma das principais dimensões de recursos partilhada por girinos em poças (Heyer, 1973, 1974; Inger et al. 1987; Eterovick & Barros, 2003; Eterovick & Barata, 2006; Richards, 2007; Borges Jr & Rocha, 2013). Espera-se que as espécies selecionem porções do hábitat a fim de aumentar suas taxas de crescimento e sobrevivência (Haramura, 2007). A seleção de microhábitats pode ser importante para animais que ocorrem em ambientes com alta heterogeneidade ambiental e que são influenciados por fatores abióticos (Eterovick & Barros, 2003; Haramura, 2007). Girinos podem apresentar preferência na escolha e na utilização de microhábitats (Haramura, 2007). Em muitas ocasiões as preferências podem ser desvantajosas, e as espécies generalistas tendem a apresentar melhor sucesso (Eterovick & Barros, 2003; Eterovick & Barata, 2006; Borges Jr & Rocha, 2013).

Anfíbios anuros estão entre um dos grupos de vertebrados que possuem uma considerável diversidade na região Neotropical e nas florestas tropicais (Rojas-Ahumada et al., 2012). Apesar desta valiosa representatividade pouco ainda se sabe sobre a fase larval da maioria das espécies (Rossa-Feres et al., 2004; Andrade et al., 2014), período no qual a seleção natural é mais forte (Heyer, 1973). A biodiversidade mundial vem sofrendo grandes perdas em todo o mundo (Blaustein et al., 2010), e os anfíbios estão dentre os grupos mais ameaçados (Brasileiro et al., 2005). Este fato comprova a necessidade de se realizar estudos que busquem preencher as lacunas de conhecimento da biologia deste fascinante grupo de vertebrados. Assim, o objetivo do presente trabalho foi analisar os padrões de uso de microhábitats e a partilha de recursos microespaciais por assembleias subtropicais de girinos em poças. Para isto avaliamos: I) As relações entre as abundâncias de girinos das diferentes espécies e guildas ecomorfológicas com as variáveis ambientais dos microhábitats. Neste caso, as hipóteses testadas foram: HI0) os descritores ambientais não estão relacionados com a estrutura das assembleias de girinos; HI1) existe estruturação das assembleias, que pode ser explicada por algum dos descritores ambientais; II) Se a sobreposição de nicho microespacial difere ou não do esperado ao acaso. As hipóteses testadas foram: HII0) os padrões de sobreposição de nicho não diferem do esperado pelo acaso; HII1) os padrões de sobreposição de nicho são não-aleatórios (padrão segregado), congruentes com estruturação competitiva; III) a amplitude do nicho microespacial de cada espécie. Para isto, testamos as hipóteses: HIII0) as espécies apresentarão nichos mais amplos, por estarem em ambientes imprevisíveis; HIII1) as espécies apresentarão baixos níveis de amplitude de nicho devido à grande oferta de microhábitats; IV) a similaridade ecológica das espécies quanto ao uso de microhábitats.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger (coordenadas: 30° 15' S; 51° 05' W; altitude: 4 m), uma área com 204,04

ha. e que está localizada às margens do Lago Guaíba, extremo sul do município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1). A reserva é caracterizada por uma paisagem de planície arenosa baixa, formada por sedimentos do Quaternário, e por um relevo plano, o qual pode apresentar elevações arenosas entremeadas por depressões (Borges-Martins et al., 2013). A vegetação local é característica do Bioma Mata Atlântica e compõe o ecótono que contempla formações vegetais da Floresta Estacional Semidecídua e da Floresta Ombrófila Densa (Brack et al., 1998), constituída, em sua maioria, por vegetação arbustiva e herbácea (incluindo vegetação típica de áreas alagadas), nas áreas mais deprimidas, e por matas de restinga e matas ciliares, nos terrenos mais altos (Mondin e Filho, 2013). O clima característico da região da Reserva é do tipo Cfa, o qual é caracterizado por uma temperatura média do mês mais quente superior a 22°C e a do mês mais frio variando entre 3 e 18°C (Mota, 1951). O regime de chuvas tem picos de pluviosidade entre julho e dezembro, com períodos de baixa precipitação concentrados nos meses entre março e maio, mas sem estação seca definida. A pluviosidade anual média anual é de 1500 mm (Wrege et al., 2011).

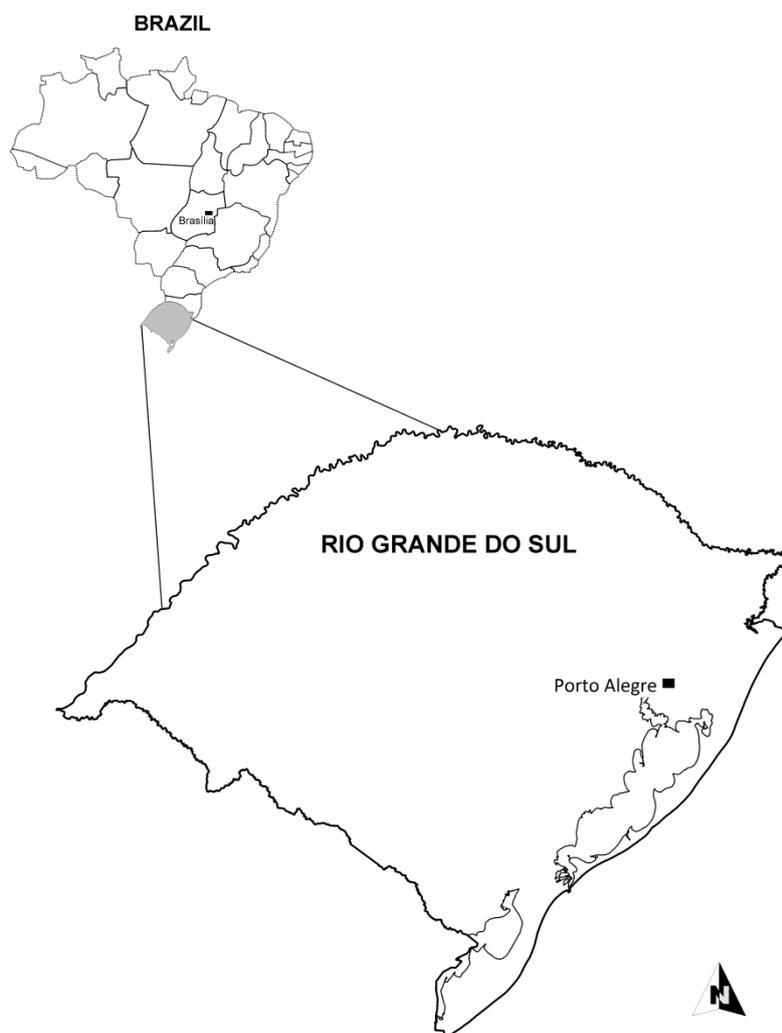


Figura 1: Localização do município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil, aonde foram realizadas as amostragens de girinos em microhábítats de poças, no período entre setembro/2013 a agosto/2014.

## 2.2 Coleta de Dados

Para a obtenção de dados dos microhábítats e da sua utilização por girinos foram realizadas amostragens em oito poças. A frequência de coletas foi mensal, no período de setembro de 2013 a agosto de 2014. Para as amostragens somente foram utilizadas poças que possibilitaram a realização de no mínimo três pontos de coleta.

As amostragens em cada poça foram realizadas através de pontos de coleta. Os pontos estavam distanciados três metros entre si (Prado et al., 2009). A delimitação dos pontos de amostragem e o confinamento dos girinos seguiram o método proposto por Alford e Crump (1982). Cada ponto foi delimitado e amostrado com um cilindro de metal de 70 cm de comprimento e 32 cm de diâmetro, aberto em ambas as extremidades. Os locais amostrados foram trabalhados em transecto, conforme desenho esquemático (figura 2). Para evitar perturbações na distribuição dos girinos pela poça, o cilindro de metal foi abaixado com um movimento rápido, no local selecionado. A borda inferior do cilindro foi enterrada no fundo da poça. Após verificada a ausência de espaços para a fuga dos girinos, os indivíduos confinados pelo cilindro de metal foram coletados. A coleta foi realizada com um puçá de tela de arame com malha de 3 mm, com formato circular e dimensões de 18 x 10 cm. O puçá foi passado dentro do cilindro de metal e a coleta era encerrada decorridos três minutos sem que mais nenhum girino fosse coletado.

Os espécimes coletados foram imediatamente anestesiados em xilocaína®, fixados em formol 10%. Após, foram acondicionados em frascos separados para cada ponto de coleta. Os girinos foram identificados em laboratório sob lupa estereoscópica, até o nível de espécie, com base nas respectivas descrições. Os espécimes foram depositados na Coleção Científica de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

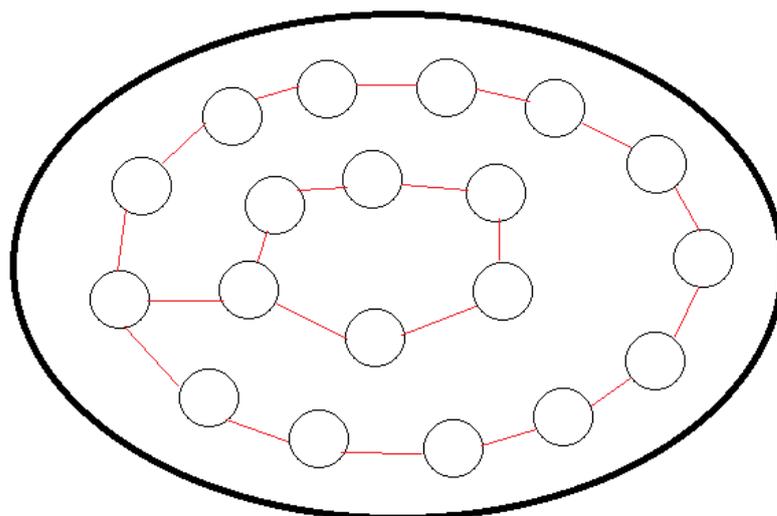


Figura 2 – Desenho esquemático da amostragem de girinos em transectos dos pontos de coleta (círculos menores) de girinos nas oito poças amostradas em região subtropical, extremo sul do Brasil, no período de setembro/2013 a agosto/2014.

### **2.3 Descritores ambientais**

Para cada microhabitat foram avaliadas os seguintes descritores ambientais: porcentagem de cobertura vegetal na área do cilindro (1(nenhuma);2 – (1-25%); 3 (26 – 50%); 4 (51 – 75%);5 (>76%)), distância do ponto de amostragem até a margem (cm), profundidade do ponto de amostragem (cm), pH, oxigênio dissolvido e temperatura (°C) da água. Para estimar a porcentagem de cobertura vegetal, o cilindro foi dividido em quatro partes iguais, cada uma delas representando 25% da área total. O pH foi mensurado em campo utilizando um pHmetro modelo Alfakit AT 300. Já o oxigênio dissolvido e a temperatura da água foram mensurados em campo utilizando um oxímetro portátil modelo Alfakit AT 160 Microprocessado.

## **2.4 Composição de guildas ecomorfológicas**

As guildas ecomorfológicas foram determinadas segundo a classificação proposta por Altig e Johnston (1989) e revisada por McDiarmid e Altig (1999). A guilda dos bentônicos foi dividida em duas categorias, com base principalmente na presença ou ausência de ninhos de espuma e de comportamento de agregação, bem como a posição dos olhos e do espiráculo (Both et al., 2011).

## **2.5 Análise de Dados**

### **2.5.1 Uso dos microhábitats por girinos**

Para avaliar o uso de microhábitats por girinos utilizamos múltiplas abordagens. Inicialmente, foram construídos dois tipos de matrizes de dados. O primeiro tipo de matriz foi construída utilizando dados de abundância de cada espécie de cada guilda ecomorfológica ao longo dos microhábitats amostrados. Para a análise da distribuição das guildas em microhábitats foram construídas quatro matrizes de dados de abundância. Na primeira matriz foram incluídas todas as guildas de girinos encontradas. Nas demais matrizes, as guildas foram analisadas separadamente. O segundo tipo de matriz construída conteve os dados dos descritores ambientais mensuradas em cada microhábitat amostrado (ver as variáveis mensuradas na no item 2.3 desta seção).

A relação entre os possíveis descritores ambientais preditores e a abundância das espécies (assembleia) e guildas ecomorfológicas foi verificada através da Análise de Redundância (RDA) (Rao, 1964). Este tipo de análise busca uma série de combinações lineares das variáveis explanatórias que melhor explicam a variação na matriz resposta (abundância das espécies) e cada eixo de variável explanatória ortogonal

(Bocard et al., 2011). Os valores das abundâncias foram transformados nas matrizes de forma que a RDA empregasse a distância de Hellinger durante a ordenação (Legendre & Gallanher, 2001). Já para os descritores ambientais, utilizamos os valores de cada variável transformados (exceto pH) em log ou arcoseno, conforme o tipo de dado.

### **2.5.2 Amplitude e sobreposição de nicho**

A amplitude de nicho para o uso de microhábitats foi calculada pela aplicação do índice de Levins padronizado ( $B_A$ ; Krebs, 1999), com base na abundância de cada espécie em cada microhábitat. Este índice varia de 0 a 1, sendo considerados especialistas as espécies mais próximas a 0, e generalistas as espécies que apresentam valores de  $B_A$  superiores a 0,5 (Prado et al., 2009). A sobreposição de nicho, por sua vez, foi avaliada através da abordagem por modelos nulos. Nesta abordagem comparamos as matrizes dos dados reais com as matrizes geradas aleatoriamente, testando, assim, a chance da comunidade biológica real estar estruturada ao acaso (Gotelli & Graves, 1996). Para esta análise, utilizamos o índice de Pianka (1973) e o algoritmo RA1 no módulo “NICHE OVERLAP” do programa Ecosin 7.72 (Gotelli & Enstminger, 2009). A escolha deste algoritmo se deu pela pequena escala estudada (microhábitat). Nesta escala, os girinos podem utilizar qualquer tipo de recurso disponível ao longo dos gradientes ambientais (Prado et al., 2009). Além disto, optamos por considerar a utilização dos recursos como equiprovável e a amplitude de nicho relaxada. Assim, assumimos que cada uma das espécies poderia potencialmente utilizar qualquer um dos recursos disponíveis. Por fim, exploramos a similaridade ecológica entre as espécies representando a sobreposição de nicho média, calculada para pares de espécies, através de uma análise de agrupamento por médias não-ponderadas (UPGMA).

## **3 RESULTADOS**

Durante o período de estudo nós coletamos um total de 2.371 girinos de 18 espécies pertencentes a três famílias: Hylidae (7), Leptodactilydae (10) e Odontophrynidae (1) (Tabela 1). Destas, *Scinax granulatus* (n=477) e *Scinax squalirostris* (n=433) foram as mais abundantes. Já *Scinax uruguayus* e *Pseudopaludicola falcipes* foram as menos abundantes, com apenas um indivíduo coletado para cada espécie. As 18 espécies foram classificadas em duas guildas ecomorfológicas: bentônicos e nectônicos. A guilda de bentônicos pode ser dividida em quatro sub-categorias: bentônicos I e IV, compostas por apenas uma única espécie cada, ambas pertencentes à família Leptodactilydae; bentônicos II, composta por oito espécies da família Leptodactilydae; e bentônicos III, composta por quatro espécies pertencentes às famílias Hylidae (n=3) e Odontophrynidae (n=1).

A análise de redundância para o conjunto total de espécies ( $R^2$ ajustado= 0,08; F= 6,04;  $P < 0,001$ ) revelou que os dois primeiros eixos retiveram 84% da variabilidade explicada, sendo que o primeiro eixo acumulou 58% dessa variância e o segundo eixo os 26% restantes (Tabela 2). A temperatura d'água foi o descritor mais influente na utilização de microhábitats por girinos, seguida pelos descritores pH, porcentagem de vegetação e distância da margem (Tabela 3). Na análise das guildas ( $R^2$ ajustado= 0,06; F= 5,01;  $P < 0,001$ ), os dois primeiros eixos retiveram 98% da variância explicada, sendo que o primeiro eixo acumulou 86% dessa variância e o segundo eixo os 12% restantes (Tabela 2). A temperatura da água e oxigênio dissolvido foram os descritores mais influentes na utilização de microhábitats pelas guildas.

No triplot considerando o conjunto total de espécies, podemos observar as seguintes associações (Figura 3): *Dendropsophus minutus* foi positivamente relacionada a microhabitats com temperaturas mais baixas e pH mais elevado; *Physalaemus henselii*, *Hypsiboas pulchellus* e *Scinax berthae* a microhábitats mais distantes da margem e profundos; *Scinax granulatus*, *Hypsiboas faber* e *Physalaemus gracilis* a microhábitats com alta porcentagem de vegetação; *Scinax squalirostris* a microhábitats com alta concentração de oxigênio; *Physalaemus curvieri* a microhabitats com maior temperatura. Por estarem localizadas mais próximas ao centro de ordenação, as demais espécies foram associadas a gradientes ecológicos intermediários. Já para guildas, observamos as seguintes associações (Figura 4): bentônicos II a microhábitats

mais distantes da margem; bentônicos III a microhabitats mais profundos; nectônicos a microhabitats com altas temperaturas.

Em relação à amplitude de nicho microespacial, todas as espécies analisadas apresentaram alta especialização no uso de microhabitats (Tabela 4). A espécie que apresentou a maior amplitude de nicho microespacial foi *Leptodactylus gracilis* ( $B_A=0,37$ ). Tal padrão resultou em baixa similaridade ecológica entre as espécies, com nenhum grupo apresentando mais de 50% de sobreposição no uso dos microhabitats (Figura 5). Os três pares de espécies com maior sobreposição foram: (G1) *Physalaemus gracilis* e *Scinax berthae*, espécies mais relacionadas a microhabitats com elevado percentual de vegetação nos microhabitats; (G2) *Physalaemus Lisei* e *Scinax berthae*, relacionadas a microhabitats com temperatura da água mais baixas; (G3) *Hypsiboas faber* e *Physalaemus cuvieri*, relacionadas a microhabitats com pH mais ácido. De fato, a sobreposição foi menor do que o esperado ao acaso para o conjunto total de espécies, para o conjunto total de guildas, bem como para as subcategorias (Tabela 5).

#### 4 DISCUSSÃO

Em nosso estudo, a temperatura e o pH foram os descritores mais influentes no uso de microhabitats por girinos, tanto em nível de assembleia de espécies como de guildas. De fato, estes descritores podem afetar o desenvolvimento embrionário, o tempo de metamorfose e o tamanho pós-metamórfico de anuros (Cummins, 1986; Brodman et al., 2003; Jarosiewicz et al., 2014; Provet et al., 2014). A diminuição das taxas de crescimento pode tornar os girinos mais suscetíveis a condições adversas (Warner et al., 1991), como a predação (Morin, 1983; Anderson et al., 2001) e a dessecação das poças (Wellborn et al., 1996). Deste modo, os girinos tendem a escolher microhabitats com gradientes de temperaturas que tragam algum benefício (Anderson et al., 2001). Temperaturas mais altas resultam numa metamorfose mais rápida (Anderson et al., 2001; Freidenburg & Skelly, 2004), e temperaturas mais baixas levam a um tamanho maior e crescimento mais lento (Alvarez & Nicleza, 2002; Haramura, 2007). Warner et al. (1991) verificaram que a variação de pH influenciou diretamente a

competição entre os girinos. Estes mesmo autores observaram que a referida variação afetou também a massa seca na metamorfose e a sobrevivência pós-metamórfica.

A Análise de Redundância (RDA) revelou ainda que as demais variáveis microespaciais analisadas neste estudo também influenciaram os girinos no uso de microhábitats. O conjunto total das variáveis ambientais formam gradientes de heterogeneidade ao longo dos quais as espécies se distribuem (Rossa-Feres & Jim, 1994; Both et al., 2010; Hoverman et al., 2011). Estes gradientes podem influenciar tanto a presença como a abundância das espécies em ambientes temporários (Gascon et al., 1999; Silva et al., 2012). Estudos anteriores demonstraram que gradientes de hidroperíodo (por exemplo, Wellborn et al., 1996; Both et al., 2010), de profundidade (por exemplo, Eterovick & Fernandes, 2001), do tamanho das poças (por exemplo, Peraman, 1993; Spencer et al., 1999), de vegetação aquática (por exemplo, Kopp et al., 2006) e cobertura do dossel (por exemplo, Skelly et al., 1999; Werner et al., 2007; Provet et al., 2014) foram fortes influentes na estruturação de assembleias de girinos. Sendo assim, a distribuição dos organismos é um resultado da interação entre estes gradientes de heterogeneidade e as limitações fisiológicas de cada espécie e tolerâncias às condições ambientais (Wellborn et al., 1996; Leibold et al., 2004, Urban, 2004; Hoverman et al., 2011; Heino & Gronroos, 2013). Cabe também ressaltar que a presença de gradientes de um mesmo recurso é necessária para que espécies com preferências compartilhadas possam coexistir (Wisheu, 1998).

Oxigênio dissolvido foi apontado como uma variável importante na manutenção da riqueza e abundância de girinos em poças (Peltzer & Lajmanovich, 2004). Em nosso estudo, houve uma forte correlação entre este descritor e a distribuição das guildas de girinos. Para a manutenção de grandes massas de girinos num mesmo ambiente são necessários altos níveis de oxigênio (Wellborn et al., 1996). Diferentes distâncias da margem promovem alterações na profundidade dos microhábitats. Por sua vez, diferentes profundidades são necessárias para manter conjuntos de girinos que utilizam de forma diferencial a coluna d'água (por exemplo, bentônicos e nectônicos; Altig & Johnston, 1989; Provet et al., 2014). Além disto, profundidades maiores são necessárias para manter espécies com desenvolvimento larval mais prolongado (Peltzer & Lajmanovich, 2004). Aqui, maiores profundidades e distâncias da margem foram fortemente relacionadas à presença e abundância em microhábitats de girinos bentônicos e de suas subcategorias. Isto demonstra a importância de ambos os descritores na estrutura desta

guilda. Estudos anteriores também encontraram uma forte relação entre a profundidade e a presença de girinos em riachos (Eterovick & Fernandes, 2001) e de girinos (Provete et al., 2014) e guildas em poças (Both et al., 2011). Desta forma, os diferentes níveis de profundidade e distância da margem podem ser correlacionados com abundância das espécies e guildas como resposta ao aumento dos microhabitats disponíveis (Both et al., 2011).

A vegetação aquática foi apontada por diversos estudos como um dos preditores-chave na estruturação de assembleias de girinos em poças (por exemplo, Burne & Griffin, 2005; Kopp et al., 2006; Both et al., 2008; Prado et al., 2009). A presença de vegetação aquática pode promover a coexistência de diferentes espécies (Silva et al., 2012) e a diferenciação intraespecífica no uso de microhabitats (Prado et al., 2009). Da mesma forma, porções com vegetação aquática fornecem ótimos locais para o forrageamento e a alimentação (Lajmanovich, 2000; Peltzer & Lajmanovich, 2004). No presente estudo, altos níveis de vegetação aquática foram uma preferência compartilhada por girinos de *Hypsiboas faber*, *Physalaemus gracilis* e *Scinax granulatus*, espécies pertencentes a diferentes gêneros. Kopp et al. (2006), estudando a influência da vegetação nos níveis de predação de girinos encontraram que as taxas de predação por insetos aquáticos aumentaram consideravelmente em microhabitats sem vegetação, especialmente para girinos nectônicos. Sendo assim, a presença de vegetação aquática representa uma fonte de recursos e refúgio para girinos (Warfe & Barmuta, 2004), pois aumenta as suas chances de sobrevivência frente a predadores (Kopp et al., 2006).

Nos casos em que preferências são compartilhadas, as espécies podem diferir nos graus de tolerância e habilidades competitivas, diminuindo, assim, os níveis de sobreposição e competição no uso de recursos (Wisheu, 1998). No presente estudo, a sobreposição de nicho foi menor do que o esperado ao acaso para todos os conjuntos de dados analisados (espécies e guildas). Isto indica que possivelmente a competição é uma força que está influenciando os padrões segregados observados nas assembleias estudadas, como previa a hipótese “HIII”. Como resposta, as espécies podem coexistir através da diferenciação do seu nicho e do uso de microhabitats (Chesson, 2000; Amarasekare, 2003; Leibold et al., 2004). Ressaltamos, também, que estas diferenças podem ter contribuído para os baixos índices de similaridade entre os pares de espécies analisadas. Aqui, os pares de espécies foram formados por girinos pertencentes a diferentes guildas ecomorfológicas. Este mesmo resultado foi encontrado para girinos em

riachos (Eterovick & Barros, 2003) e poças (Prado et al., 2009). A utilização diferencial da coluna d'água promove a formação de aglomerados formados por girinos pertencentes a diferentes guildas (Prado et al., 2009). Além disto, as presenças de diferentes estados de recursos e gradientes ambientais assumem, também, papel fundamental nesta organização (Wisheu, 1998; Hofer et al., 2004; Leibold et al., 2004; Heino & Gronroos, 2013).

Em ambientes imprevisíveis, as espécies tendem a ser generalistas no uso de recursos, como estratégia para diminuir a competição e para que os indivíduos completem o desenvolvimento antes que o ambiente seque (Eterovick & Barros, 2003). Entretanto, a análise de amplitude de nicho contrapôs o proposto por Eterovick & Barros (2003), e confirmou nossa hipótese inicial ao demonstrar que as espécies aqui estudadas apresentaram baixa amplitude de nicho. Eterovick & Barros (2003) não encontraram uma preferência rígida dos girinos no uso de microhábitats em riachos, o que gerou sobreposição no nicho microespacial. No entanto, Prado *et al.* (2009) encontraram que os girinos apresentaram baixa amplitude de nicho e alta sobreposição no uso de microhábitats em uma poça temporária estudada. Essa discrepância de resultados pode estar relacionada a diferentes dinâmicas associadas ao tipo de ambiente aquático estudado (lêntico ou lótico) ou ainda ao número de corpos d'água analisados nos diferentes estudos, o que dificulta generalizações. De qualquer forma, e embora não tenha sido quantificada, a grande oferta de microhábitats disponíveis pode ter contribuído para a baixa amplitude de nicho encontrada no presente estudo, já que a disponibilidade e abundância de microhábitats heterogêneos pode permitir aos girinos maior especialização no uso de recursos, aumentando assim o sucesso no desenvolvimento larval (Haramura, 2007).

Em diferentes escalas pode haver mudanças nos fatores que ditam a riqueza e abundância das espécies (Gronroos & Heino, 2012). Aqui, diferentes descritores explicaram a estruturação das assembleias de girinos em microhábitats. Temperatura foi o descritor mais importante na estruturação das assembleias de girinos. Os demais descritores analisados também foram importantes neste tipo de organização. Em vários casos as espécies que compuseram a mesma guilda apresentaram preferência distinta pelos descritores microespaciais. Não obstante, determinados descritores que pouco explicaram a estrutura em níveis maiores tiveram forte influência em níveis hierárquicos menores. A competição é uma peça importante que compõe os pilares da estrutura das

assembleias em microhábitats aqui estudadas e o universo microespacial representa uma fonte rica para a compreensão da ecologia das espécies.

## 5 REFERÊNCIAS

Afonso, L. G., & P. C. Eterovick, 2007. Microhabitat choice and differential use by anurans in forest streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 41: 937–948, <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00222930701309544>.

Alford, R.A. & M. L. Crump, 1982. Habitat partitioning among size classes of larval southern leopard frogs *Rana utricularia*. *Copeia* 1982: 367-373.

Altig, R. & G. F. Johnston, 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetol. Monogr.* 3: 81-109.

Álvarez, D., & A. G. Nicieza, 2002. Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis. *Functional Ecology* 16: 640–648.

Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6: 1109–1122, <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>.

Anderson, M. T., J. M. Kiesecker, D. P. Chivers, & A. R. Blaustein, 2001. The direct and indirect effects of temperature on a predator–prey relationship. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1834–1841, [http://www.nrc.ca/cgi-bin/cisti/journals/rp/rp2\\_abst\\_e?cjk\\_z01-158\\_79\\_ns\\_nf\\_cjk79-01](http://www.nrc.ca/cgi-bin/cisti/journals/rp/rp2_abst_e?cjk_z01-158_79_ns_nf_cjk79-01).

Andrade, E. V. E., Palhas, I. J. L. & G. J. B. Moura, 2014. Diurnal habitat segregation by tadpoles in two temporary ponds in an Atlantic Rainforest remnant, Northeastern Brazil. *Hydrobiologia* 723:181–194.

Barreto, L. & G. Moreira. 1996. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in Central Brazil. *Journal of Herpetology* 30: 87–92.

Begon, M., Townsend, C. R. & J. L. Harper, 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.

Bilton, D. T., L. Mcabendroth, A. Bedford, & P. M. Ramsay, 2006. How wide to cast the net? Cross-taxon congruence of species richness, community similarity and indicator taxa in ponds. *Freshwater Biology* 51: 578–590.

Blaustein, A. R., S. C. Walls, B. a. Bancroft, J. J. Lawler, C. L. Searle, & S. S. Gervasi, 2010. Direct and Indirect Effects of Climate Change on Amphibian Populations. *Diversity* 2: 281–313, <http://www.mdpi.com/1424-2818/2/2/281/>.

Borcard, D., Gillet, F. & P. Legendre, 2011. *Numerical ecology with R. Use R! series*, Springer 297, Science, New York.

Borges Jr., V. N. T. & C. F. D. Rocha, 2013. Tropical Tadpole Assemblages: Which factors affect their structure and distribution? *Oecologia Australis* 17(2): 27-38

Borges-Martins, M., Schossler, M., Verrastro, L., Bujes, C.B., Oliveira, R.B. & M. Mosena, 2013. Répteis da Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger e arredores do município de Porto Alegre, RS, Brasil. In: Witt, P.B.R., *Fauna e Flora da Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger*, Secretaria Municipal do Meio ambiente, Porto Alegre, pp. 59-89.

Both, C., S. Z. Cechin, A. S. Melo, & S. M. Hartz, 2010. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands?. *Austral Ecology* 36, 530–536.

Both, C., M. Solé, T. G. dos Santos, & S. Z. Cechin, 2008. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia* 624: 125–138, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-008-9685-5>.

- Brack, P., Rodrigues, R. S., Sobral, M. & S. L. C. Leite, 1998. Árvores e arbustos da vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 51(2): 139-166.
- Brasileiro, C. A., R. J., Sawaya, M. C., Kiefer, & M. Martins, 2005. Amphibians of an open cerrado fragment in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5(2): 1-17.
- Brodman, R., J. Ogger, T. Bogard, A. J. Long, R. a. Pulver, K. Mancuso, & D. Falk, 2003. Multivariate Analyses of the Influences of Water Chemistry and Habitat Parameters on the Abundances of Pond-Breeding Amphibians. *Journal of Freshwater Ecology* 18: 425–436.
- Burne, M. R., & C. R. Griffin, 2005. Habitat associations of pool-breeding amphibians in eastern Massachusetts, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 247–259, <http://link.springer.com/10.1007/s11273-004-7519-4>.
- Castro-Arellano, I., T. E. Lacher, M. R. Willig, & T. F. Rangel, 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 311–318, <http://dx.doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00031.x>
- Chase, J. M. & M. A. Leibold, 2003. *Ecological Niches, linking classical and contemporary approaches*. Chicago University Press, Chicago.
- Chesson, P., 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Cummins, C. P., 1986. Oecologia Effects of aluminium and low pH on growth and development in *Rana temporaria* tadpoles. *Oecologia* 69:248-252.
- Degani, G., D. Kaplan, P. O. Box, & R. Pinna, 1999. Distribution of amphibian larvae in Israeli habitats with changeable water availability. *Hydrobiologia* 405: 49–56.
- Dodd, C. K., 1992. Biological diversity of a temporary pond herpetofauna in north Florida sandhills. *Biodiversity and Conservation* 1: 125–142.

Eitam, A., L. Blaustein, K. Van Damme, H. J. Dumont, & K. Martens, 2004. Crustacean Species Richness in Temporary Pools: Relationships with Habitat Traits. *Hydrobiologia* 525: 125–130, <http://link.springer.com/10.1023/B:HYDR.0000038859.51416.7d>.

Eterovick, P. C. & G. W. Fernandes, 2001. Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints?. *Journal of Tropical Ecology* 17: 683–693.

Eterovick, P. C. & I. Souza Barros, 2003. Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *Journal of Tropical Ecology* 19: 439–448, [http://www.journals.cambridge.org/abstract\\_S026646740300347X](http://www.journals.cambridge.org/abstract_S026646740300347X).

Eterovick, P. C. & I. M. Barata, 2006. Distribution of Tadpoles within and among Brazilian Streams: The Influence of Predators, Habitat Size and Heterogeneity. *Herpetologica* 62: 365–377.

Feisinger, P., E. E. Spers & R. W. Poole, 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology* 62: 27–32.

Freidenburg, L. K., & D. K. Skelly, 2004. Microgeographical variation in thermal preference by an amphibian. *Ecology Letters* 7: 369–373.

Gascon, C., 1991. Population- and Community-Level Analyses of Species Occurrences of Central Amazonian Rainforest Tadpoles. *Ecology* 72: 1731–1746.

Gascon, C., 1992. Aquatic predators and tadpoles prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. *Ecology* 73, 971–980.

Gascon, C., Lovejoy, T. E., Bierregaard Jr., R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M. & S. Borges, 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91: 223-229.

Gómez-Rodríguez, C., Díaz-Paniagua, C., Serrano, L., Florencio, M. & A. Portheault. Mediterranean temporary ponds as amphibian breeding habitats: the importance of preserving pond networks. *Aquat Ecol* 43:1179–1191.

Gotelli, N. J. & G. R. Graves, 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Gotelli, N. J. & G. L., Entsminger 2009. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.

Grönroos, M., & J. Heino, 2012. Species richness at the guild level: effects of species pool and local environmental conditions on stream macroinvertebrate communities. *The Journal of animal ecology* 81: 679–691, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22220712>.

Hamerlík, L., M. Svitok, M. Novík, M. Očadlík, & P. Bitušík, 2013. Local, among-site, and regional diversity patterns of benthic macroinvertebrates in high altitude waterbodies: do ponds differ from lakes?. *Hydrobiologia* 723: 41–52, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-013-1621-7>.

Haramura, T., 2007. Microhabitat selection by tadpoles of *Buergeria japonica* inhabiting the coastal area. *Journal of Ethology* 25: 3–7, <http://link.springer.com/10.1007/s10164-006-0197-3>.

Heino, J., & M. Grönroos, 2013. Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities?. *Ecography* 36: 926–936, <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2012.00057.x>.

Heyer, W. R., 1973. Ecological Interactions of Frog Larvae at a Seasonal Tropical Location in Thailand. *Journal of Herpetology* 7: 337, <http://www.jstor.org/stable/1562868?origin=crossref>.

Hoverman, J. T., C. J. Davis, E. E. Werner, D. K. Skelly, R. a. Relyea, & K. L. Yurewicz, 2011. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities. *Ecography* 34: 1049–1058.

Inger, R. F., Shaffer, H. B., Koshy, M. & R. Bakde, 1987. Ecological structure of a herpetological assemblage in South India. *Amphibia-Reptilia* 8: 189–202.

Iop, S., V. M. Caldart, T. Gomes, & S. Z. Cechin, 2012. What is the Role of Heterogeneity and Spatial Autocorrelation of Ponds. *Zoological Studies* 51(7): 1094-1104 .

Jakob, C., G. Poizat, M. Veith, A. Seitz, & A. J. Crivelli, 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. 51–61.

Jarosiewicz, A., B. Radawiec, & T. Hetmański, 2014. Influence of Water Chemistry and Habitat Parameters on the Abundance of Pond-Breeding Amphibians. *Polish Journal of Environmental Studies* 23 (2): 349–355.

Kopp, K., M. Wachlewski, & P. C. L. A. Eterovick, 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* Programa 84: 136–140 ST – Environmental complexity reduces tad.

Krebs, C. J., 1999. *Ecological Methodology*. Addison Wesley Educational Publishers, Menlo Park.

Lajmanovich, R. C., 2000. Redalyc. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia* 25: 71–79.

Lawlor, L. R., 1980. Overlap, similarity, and competition coefficients. *Ecology* 61:245–251.

Legendre, P. & E. D. GALLAGHER, 2001. Ecologically meaningful Transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.

Leibold, M. a., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau, & a. Gonzalez, 2004. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.

Leips, J., McManus, M. G. & J. Travis, 2000. Response of treefrog larvae to drying ponds : comparing temporary and permanent pond breeders. *Ecology* 81: 2997–3008.

- Levins, R., 1968. Evolution in changing environments, some theoretical explorations. *Monographs in Population Biology*. 2: 1–120.
- Marsh, D.M., 2000. Variable Responses to Rainfall by Breeding Tungara Frogs. *Copeia* 2000(4): 1104–1108.
- McDiarmid, R.W. & R. Altig, 1999. Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Menin, M., D. D. C. Rossa-feres, & A. A. Giaretta, 2005. Resource use and coexistence of two syntopic hylid frogs (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 61–72.
- Mondin, C.A. & P. J. S. S. Filho, 2013. Vegetação e Flora Vascular. In: Witt, P.B.R., Fauna e Flora da Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger, Secretaria Municipal do Meio ambiente, Porto Alegre, pp. 253-282.
- Moreno-Rueda, G. & M. Pizarro, 2007. The relative influence of climate, environmental heterogeneity, and human population on the distribution of vertebrate species richness in south-eastern Spain. *Acta Oecologica* 32: 50–58.
- Morin, P. J., 1983. Predation, Competition, and the Composition of Larval Anuran Guilds. *Ecological Monographs* 53: 119–138.
- Oliveira, F. F. R. & P. C. Eterovick, 2010. Patterns of spatial distribution and microhabitat use by syntopic anuran species along permanent lotic ecosystems in the cerrado of southeastern Brazil. *Herpetologica* 66: 159–171.
- Parris, K. M., 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392- 400.
- Pearman, P. B., 1993. Effects of Habitat Size on Tadpole Populations. *Ecology* 74 (7): 1982-1991. Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1940841>.
- Peltzer, P. M., & R. C. Lajmanovich, 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the River, Argentina of the Middle Parana. *Biodiversity and Conservation* 13: 1833–1842.

- Pianka, E. R., 1973. The structure of lizards communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1973 (4): 53-74.
- Prado, V. H. M. do, M. G. Fonseca, F. V. R. de Almeida, O. N. Junior, & D. de C. Rossa-Feres, 2009. Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South American Journal of Herpetology* 4: 275–285.
- Prado, V. H. M., & D. D. C. Rossa-Feres, 2014. Multiple determinants of anuran richness and occurrence in an agricultural region in South-eastern Brazil. *Environmental management* 53: 823–837, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24488040>.
- Provete, D. B., T. Gonçalves-Souza, M. V. Garey, I. a. Martins, & D. D. C. Rossa-Feres, 2014. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia* 734: 69–79.
- Rao, C. R., 1964. The use and interpretation of principal analysis in applied research. *Indian Journal of Statistics* 26: 329-358.
- Rodrigues, D. J., Lima, A. P., Magnusson, W. E. & F. R. C. Costa, 2010. Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazonia. *Herpetologica* 66(2): 124–130.
- Rossa-Feres, D. C. & J. Jim. 1996. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 56: 309-316.
- Rossa-Feres, D., Jim, J. & M. G. Fonseca, 2004. Diets of tadpoles from a temporary pond in southeastern Brazil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 745–754, [http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0101-81752004000400003&script=sci\\_arttext](http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0101-81752004000400003&script=sci_arttext).
- Rowe, C. L., & W. a. Dunson, 1995. Impacts of hydroperiod on growth and survival of larval amphibians in temporary ponds of Central Pennsylvania, USA. *Oecologia* 102: 397–403, <http://link.springer.com/10.1007/BF00341351>.

Ruhí, A., E. Chappuis, D. Escoriza, M. Jover, J. Sala, D. Boix, S. Gascón, & E. Gacia, 2013. Environmental filtering determines community patterns in temporary wetlands: a multi-taxon approach. *Hydrobiologia* 723: 25–39, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-013-1514-9>.

Sabagh, L. T., R. D. S. Mello, & C. F. D. Rocha, 2012. Food niche overlap between two sympatric leaf-litter frog species from Central Amazonia. *Zoologia (Curitiba)* 29: 95–98, [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1984-46702012000100013&lng=en&nrm=iso&tlng=en](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1984-46702012000100013&lng=en&nrm=iso&tlng=en).

Schoener, T. W., 1974. Resource Partition in Ecological Communities. *Science* 185: 27–39.

Silva, F. R., C. P. Candeira, & D. de Cerqueira Rossa-Feres, 2012. Dependence of anuran diversity on environmental descriptors in farmland ponds. *Biodiversity and Conservation* 21: 1411–1424, <http://link.springer.com/10.1007/s10531-012-0252-z>.

Spencer, M., Blaustein, L., Schwartz, L. S. & J. E. Cohen, 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecology Letters* 2: 157–166, <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1461-0248.1999.00062.x>.

Studinski, J. M., & S. a. Grubbs, 2006. Environmental factors affecting the distribution of aquatic invertebrates in temporary ponds in Mammoth Cave National Park, Kentucky, USA. *Hydrobiologia* 575: 211–220, <http://link.springer.com/10.1007/s10750-006-0368-9>.

Tarr, T. L., M. J. Baber, & K. J. Babbitt, 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management* 13: 321–334, <http://link.springer.com/10.1007/s11273-004-7525-6>.

Toledo, L. F., J. Zina, & C. F. B. Haddad, 2003. Distribuição Espacial e Temporal de uma Comunidade de Anfíbios Anuros do Município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment* 3: 136–149.

Torres-orozco, R. E., C. L. Jimenez-sierra, R. C. Vogt, & V. Benitez, 2002. Neotropical tadpoles : spatial and temporal distribution and habitat use in a seasonal lake in Veracruz , México. *Phyllomedusa* 1: 81–91.

Urban, M. C., 2004. Disturbance Heterogeneity Determines Freshwater Metacommunity Structure. *Ecology* 85: 2971–2978.

Vasconcelos, Santos, T. G., Rossa-Feres, D. C. & C. F. B. Haddad, 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673: 93–104.

Warfe, D. M., & L. a Barmuta, 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171–178, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15300485>.

Warner, S. C., W. a. Dunson, & J. Travis, 1991. Interaction of pH, density, and priority effects on the survivorship and growth of two species of hylid tadpoles. *Oecologia* 88: 331–339.

Welborn, G. A., D. K. Skelly, E. E. Werner, A. Arbor, & A. Wellbornm, 2013. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 337–363.

Werner, E. E., D. K. Skelly, R. a. Relyea, & K. L. Yurewicz, 2007. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos* 116: 1697–1712, <http://doi.wiley.com/10.1111/j.2007.0030-1299.15935.x>.

Wilbur, H. M., 1997. Experimental Ecology of Food Webs: Complex Systems in Temporary Ponds. *Ecology* 78: 2279, <http://www.jstor.org/stable/2265892?origin=crossref>.

Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P., & D. Sear, 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biological Conservation* 115, 329–341.

Wisheu, J.C., 1998. How organisms partition habitats: different types of community organization can produce identical patterns. *Oikos* 83, 246-258.

Woodward, B. D., 1982. Tadpole Competition in a Desert Anuran Community. *Oecologia* 9. 96–100.

Wrege, M.S., Steinmetz, S., Reisser Jr, C. & I. R. Almeida, 2011. Atlas climático da região sul do Brasil - estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, 336p.

**Tabela 1** – Diversidade e abundância de girinos e guildas ecomorfológicas encontrados nas oito poças subtropicais estudadas na Reserva Biológica do Lami, extremo sul do Brasil, no período entre setembro/2013 a agosto/2014.

	<b>Guilda</b>	<b>Abundância</b>
	<b>Ecomorfológica</b>	
<b>Hylidae</b>		
<i>Dendropsophus munitus</i>	Nectônico	60
<i>Hypsiboas faber</i>	Bentônico III	371
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	Bentônico III	26
<i>Scinax berthae</i>	Bentônico III	253
<i>Scinax granulatus</i>	Nectônico	477
<i>Scinax qualirostris</i>	Nectônico	433
<i>Scinaxur uguayus</i>	Nectônico	1
<b>Leptodactylidae</b>		
<i>Leptodactylus fuscus</i>	Bentônico II	3
<i>Leptodactylus gracilis</i>	Bentônico II	9
<i>Leptodactylus latrans</i>	Bentônico I	98
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	Bentônico II	2
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	Bentônico II	2
<i>Physalaemus cuvieri</i>	Bentônico II	38
<i>Physalaemus gracilis</i>	Bentônico II	157
<i>Physalaemus henselii</i>	Bentônico II	379
<i>Physalaemus lisei</i>	Bentônico II	39
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	Bentônico IV	1
<b>Odontophrynidae</b>		
<i>Odontophrynus americanus</i>	Bentônico III	22
<b>Abundância total</b>		<b>2371</b>

**Tabela 2**– Resumo das Análises de Redundância (RDA) relacionando a estrutura das assembleias de girinos com os descritores microespaciais das oito poças estudadas na Reserva Biológica do Lami, região subtropical do extremo sul do Brasil, no período entre setembro/2013 a agosto/2014.

	Espécies (Assembléia)			Guildas	
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2
Auto-valores	0,04	0,02	0,01	0,03	0,01
% cumulativa explicada	0,58	0,84	0,97	0,86	0,98
F	20,81	9,57	4,23	26,25	3,85
P	<0,001	<0,001	<0,001	<0,01	0,018

**Tabela 3**– Coeficientes Canônicos dos descritores microespaciais gerados pela Análise de Redundância (RDA) para os girinos das oito poças estudadas na Reserva Biológica do Lami, região subtropical do extremo sul do Brasil, no período entre setembro/2013 a agosto/2014.

Descritores microespaciais	Espécies			Guildas		
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3
pH	0,37	-0,69	-0,04	0,14	-0,08	0,26
Oxigênio dissolvido	0,21	0,22	0,75	0,02	-0,79	-0,26
Temperatura d'água	-0,88	-0,25	0,37	-0,95	0,03	0,12
% de vegetação	-0,30	0,61	0,01	-0,39	-0,23	0,43
Distância da margem	0,60	0,04	0,40	0,37	-0,46	0,20
Profundidade da coluna d'água	-	-	-	0,41	0,11	-0,63

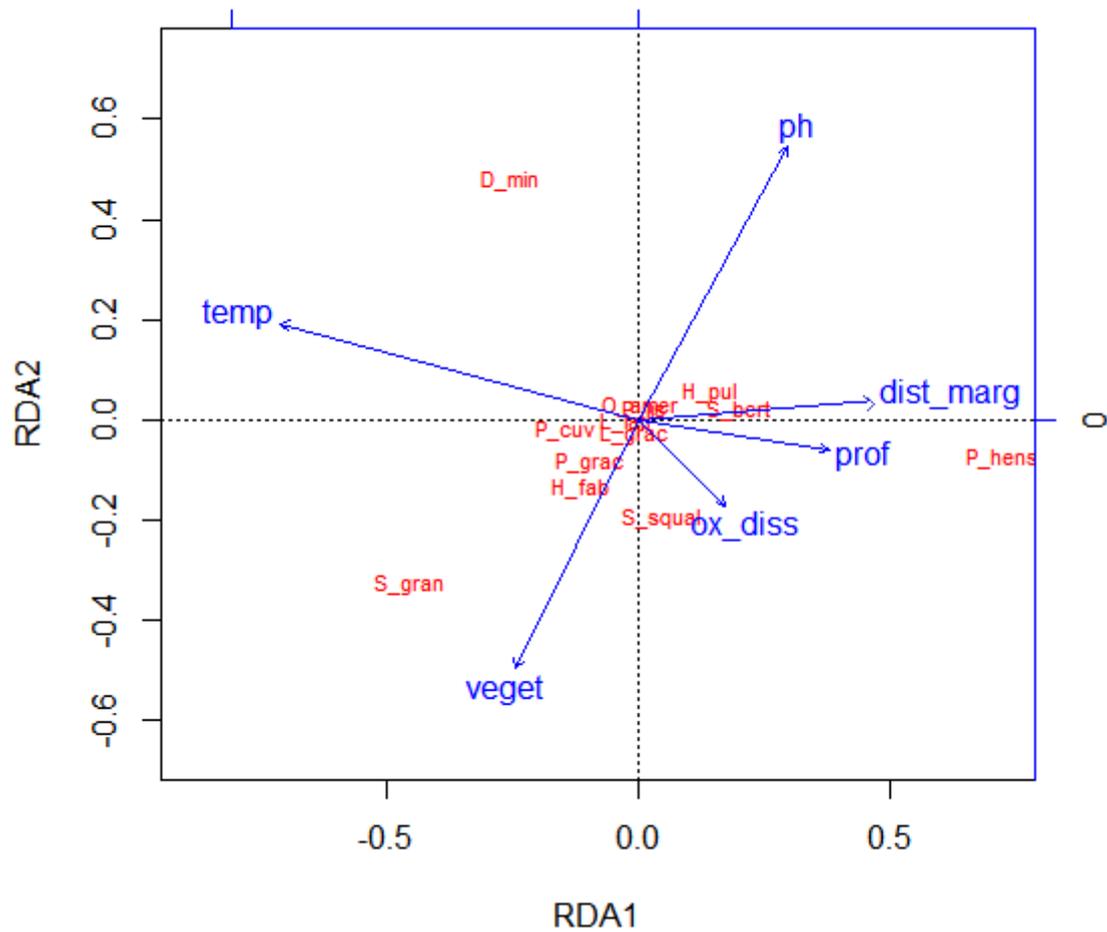
**Tabela 4** – Amplitude de nicho microespacial obtida através do Índice de Levins padronizado ( $B_A$ ) para os girinos presentes nos microhábitats das oito poças subtropicais estudadas na Reserva Biológica do Lami, extremo sul do Brasil, no período entre setembro/2013 a agosto/2014.

<b>Espécies</b>	<b><math>B_A</math></b>
<b>Hylidae</b>	
<i>Dendropsophus minutus</i>	0,03
<i>Hypsiboas faber</i>	0,04
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	0,09
<i>Scinax berthae</i>	0,02
<i>Scinax granulatus</i>	0,02
<i>Scinax squalirostris</i>	0,01
<b>Leptodactylidae</b>	
<i>Leptodactylus gracilis</i>	0,38
<i>Physalaemus cuvieri</i>	0,07
<i>Physalaemus gracilis</i>	0,03
<i>Physalaemus henselii</i>	0,01
<i>Physalaemus lisei</i>	0,02
<b>Odontophrynidae</b>	
<i>Odontophrynus americanus</i>	0,10

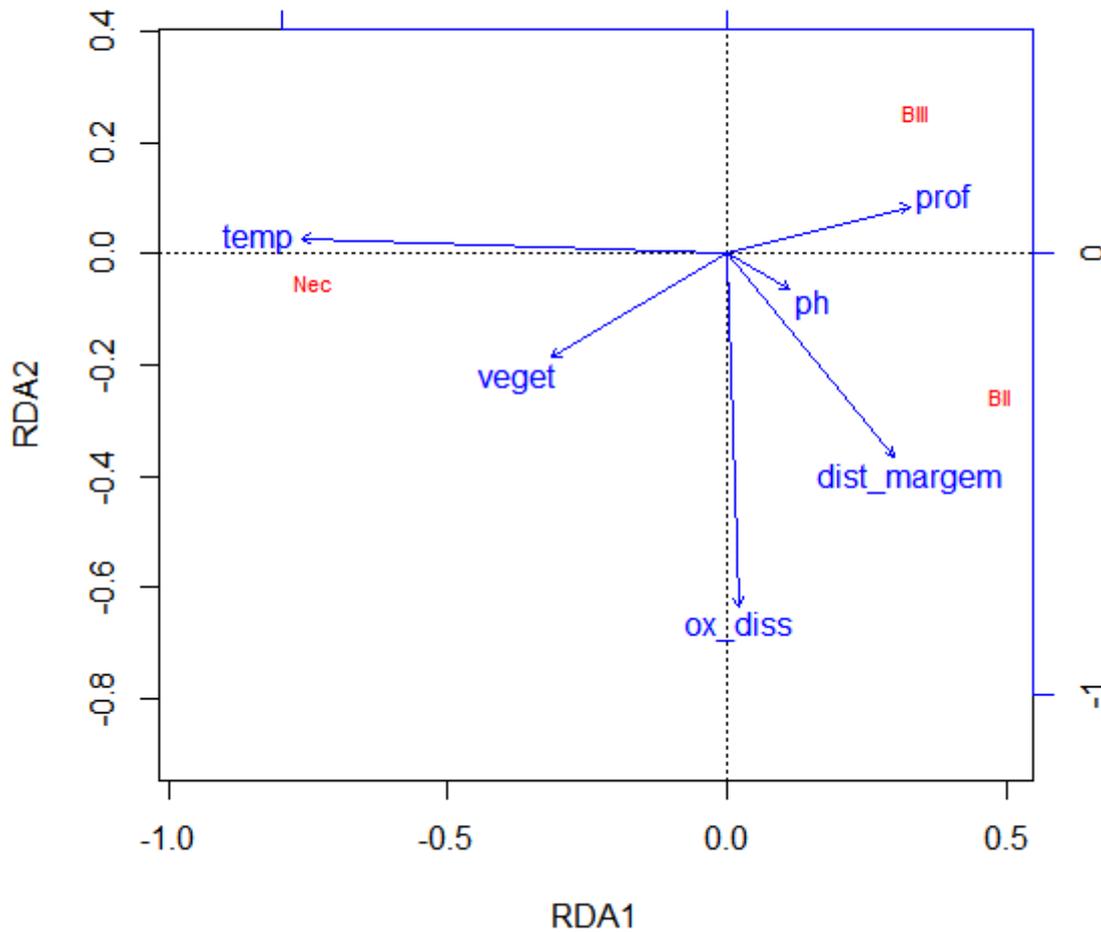
**Tabela 5 - Resultados das análises de sobreposição de nicho microespacial para todos conjuntos formados a partir dos dados de presença e abundância de presentes**

**nos microhábitats das oito poças subtropicais estudadas na Reserva Biológica do Lami, extremo sul do Brasil, no período entre setembro/2013 a agosto/2014.**

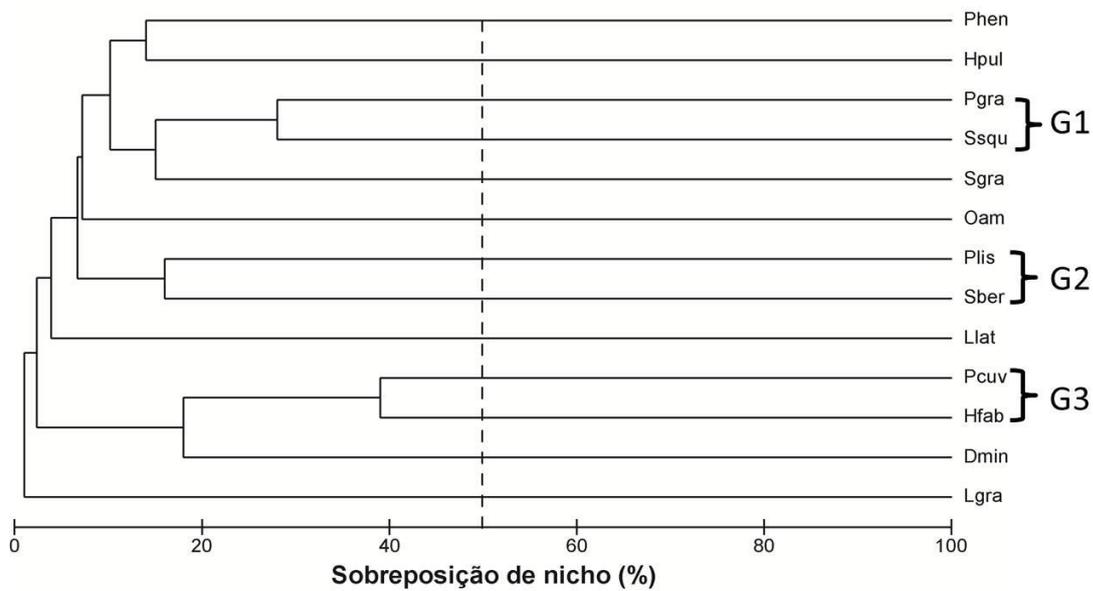
<b>Categoria analisada</b>	<b>Média observada</b>	<b>Média esperada</b>	<b><i>P</i></b>
<b>Conjunto total de espécies</b>	0,04	0,75	<0,01
<b>Conjunto total de Guildas</b>	0,22	0,75	<0,01
<b>Bentônicos II</b>	0,02	0,75	<0,01
<b>Bentônicos III</b>	0,04	0,75	<0,01
<b>Nectônicos</b>	0,04	0,75	<0,01



**Figura 3** – Ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Redundância (RDA) relacionando a estrutura das assembleias de girinos em microhábitats das oito poças subtropicais amostradas no extremo sul do Brasil, com os descritores microespaciais. Os descritores estão representados pelas seguintes abreviações: veget (% de vegetação aquática); ox\_diss (oxigênio dissolvido); dist\_marg (distância da margem); prof (profundidade da coluna d'água); temp (temperatura d'água); pH. As espécies estão representadas por: D\_min (*Dendropsophus minutus*); H\_fab (*Hypsiboas faber*); H\_pul (*Hypsiboas pulchellus*); L\_gra (*Leptodactylus gracilis*); L\_lat (*Leptodactylus latrans*); O\_amer (*Odontophrynus americanus*); P\_cuv (*Physalaemus cuvieri*); P\_gra (*Physalaemus gracilis*); P\_hens (*Physalaemus henselii*); P\_lis (*Physalaemus lisei*); S\_bert (*Scinax berthae*); S\_gra (*Scinax granulatus*); S\_squal (*Scinax squalirostris*).



**Figura 4** – Ordenação dos dois primeiros eixos da Análise de Redundância (RDA) relacionando a estrutura das guildas ecomorfológicas de girinos em microhabitats com os descritores microespaciais das oito poças subtropicais amostradas no extremo sul do Brasil. Os descritores estão representados pelas seguintes abreviações: veget (% de vegetação aquática); ox\_diss (oxigênio dissolvido); dist\_marg (distância da margem); prof (profundidade da coluna d'água); temp (temperatura d'água); pH. As guildas estão representadas por: BII (Bentônicos II); BIII (Bentônicos III); Nec (Nectônicos).



**Figura 5** – Análise de agrupamento (UPGMA) representando similaridade ecológica (sobreposição de nicho de Pianka) quanto ao uso microhábitats por girinos em oito poças temporárias amostradas em região subtropical, extremo sul do Brasil, onde: G1: espécies relacionadas a altos níveis de vegetação aquática; G2: espécies relacionadas à baixas temperaturas d'água; G3: espécies relacionadas aos níveis de pH mais ácidos. As abreviações das espécies seguem a figura 3.

## Capítulo 2

# PODEMOS COMPARTILHAR? AVALIANDO A COOCORRÊNCIA DE GIRINOS EM MICROHÁBITATS ATRAVÉS DE MÚLTIPLAS ABORDAGENS

Diego Anderson Dalmolin, Tiago Gomes dos Santos, Laura Verrastro

\*\* Este manuscrito será submetido ao periódico **ACTA OECOLOGICA** (1146-609X)

### Resumo

Diversos fatores ecológicos podem influenciar a estrutura de uma comunidade, e dentre estes fatores está a competição. A competição pode ter efeitos nos padrões de uso de recursos e na distribuição de espécies em comunidades biológicas. Apesar da importância da competição nos processos ecológicos, ainda não há um consenso do seu verdadeiro papel na coexistência de espécies. Neste trabalho avaliamos a coocorrência de girinos em microhabitats através de modelos nulos em múltipla abordagem, por espécies e por guildas. Para isto, testamos as seguintes hipóteses: i) a coocorrência em nível de assembleia será aleatória; ii) o conjunto total de guildas apresentará um padrão segregado; iii) a coocorrência intra-guildas será menor do que o esperado ao acaso. Ao longo de um ano foram amostrados girinos presentes em oito poças localizadas na cidade de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Os padrões de coocorrência foram analisados através do índice C-Score e em dois modelos nulos. No total, 2.371 girinos de 18 espécies foram coletados. Encontramos um padrão segregado na estrutura ao nível de assembleia, no conjunto total das guildas, e para as guildas BIII e nectônicos. Não encontramos um padrão de coocorrência estruturado para o conjunto total de bentônicos, nem para a guilda de bentônicos II. Os dois modelos nulos utilizados apresentaram padrões contrastantes. A coocorrência de girinos foi melhor explicada pelo modelo que incluía matrizes degeneradas. Nós concluímos que a coocorrência de girinos em poças na escala microespacial apresenta uma estrutura segregada, tanto em nível de assembleias, quanto

de guildas. Salientamos também a importância de se utilizar múltiplas abordagens em análises de coocorrência.

Key-words: nulls models; anuran larvae; microspatial distribution; multiple approaches; competition.

## **6 INTRODUÇÃO**

Comunidades biológicas podem ser consideradas conjuntos de espécies que coocorrem no tempo e no espaço (McPeck e Miller 1996). Um dos principais objetivos da ecologia é descrever os padrões de riqueza e diversidade de espécies em uma comunidade (Medeiros et al., 2010). Portanto, elucidar os fatores envolvidos na variação da diversidade de espécies e na estrutura das comunidades é um tema de interesse da ecologia (Heino, 2009; Buckley e Jet, 2010; Gronroos e Heino, 2012). A organização das comunidades depende dos níveis de interações dos membros que a compõem (Pianka, 1973; Gronroos e Heino, 2012). Conseqüentemente, a relação das propriedades do ambiente com os organismos que a compõem são formadas a partir destas interações (Pianka, 1973; Poff, 1997), e podem tornar a estrutura da comunidade não tão rígida (Eterovick, 2003). Além disto, através desta relação a composição de espécies pode variar de local para local (Gascon, 1991; Both et al., 2010).

Diversos fatores ecológicos podem influenciar a estrutura de uma comunidade. Dentre estes fatores estão a predação (Morin, 1983; Azevedo-Ramos, 1999; Hero et al., 2001; Hammond et al., 2007), o uso e a partilha de recursos (Heyer, 1973; Pianka, 1973; Afonso e Eterovick, 2007) e as interações intra e interespecíficas (Gascon, 1992; Tarr et al., 2005). Estes últimos têm sido apontadas por diversos autores como pontos-chave na estrutura e no funcionamento de assembleias (Gascon, 1992; Tarr et al., 2005; Gonzalez et al., 2011). A competição e a coocorrência representam duas formas básicas de interações entre espécies (Gascon, 1992). Em se tratando de coocorrência, a competição intra e interespecífica pode apresentar efeitos discrepantes (Alford, 1999), envolvendo o uso de recursos e as taxas de crescimento e desenvolvimento das espécies (Alford, 1999; Gonzalez et al., 2011). Assim, a competição pode ser fraca e ter efeitos similares entre os concorrentes, ou ser assimetricamente forte (Gonzalez et al., 2011). No

segundo caso, uma espécie tem um forte efeito sobre a outra, mas o efeito recíproco é fraco (Alford, 1999; Gonzalez et al., 2011).

Neste universo de interações, a competição e a exclusão competitiva podem ser responsáveis pelos padrões de coocorrência e distribuição segregada de espécies (Diamond, 1975). Todavia, deve-se levar em conta a hipótese de que nem todas as espécies apresentam interações competitivas entre si. A competição geralmente ocorre apenas com as espécies que utilizam de maneira similar os recursos limitados (Simberloff e Dayan, 1991). Assim, a competição pode não produzir diretamente os padrões de distribuição (Wisheu, 1998). Deste modo, compreender os mecanismos que promovem a coexistência de espécies é um passo importante para o estudo dos padrões de estrutura e segregação de assembleias, bem como da manutenção da biodiversidade (Heino e Gronroos, 2013).

O estudo da coocorrência de espécies é uma questão que tem longa história e ainda é pauta de diversas discussões no grande palco da ecologia (Gotelli, 2001). Diamond (1975) concluiu que as interações competitivas foram as responsáveis pelo padrão de distribuição das aves do arquipélago de Bismarck, ele ainda sugeriu a existência de regras de montagem em comunidades. Posteriormente, Connor e Simberloff (1979) criticaram as regras de montagem de Diamond (1975). Estes autores apresentaram modelos nulos como ferramentas para a determinação dos padrões de coocorrência de espécies na ausência de interações competitivas. Modelos nulos, por sua vez, são testes estatísticos utilizados em ecologia e biogeografia (Gotelli e Graves, 1996). Eles geram padrões baseados em randomizações de dados ecológicos ou de distribuições que remetem a um processo ecológico-evolutivo de interesse (Gotelli e Ulrich, 2011). Estes modelos ainda são motivo de discussões e controvérsias (Gotelli, 2001). Apesar disto, continuam sendo uma ferramenta útil para descrever possíveis padrões em estudos ecológicos envolvendo comunidades, especialmente quando testes estatísticos convencionais não traduzem uma explicação significativa (Gotelli, 2001; Jenkin, 2006).

A abordagem por modelos nulos tem se mostrado eficaz para estimar o poder das interações competitivas na organização e funcionamento das comunidades (Gotelli, 2000; Gotelli e McCabe, 2002). Além disto, auxiliam na busca por informações que comprovem ou não a presença de uma estrutura, bem como de padrões de distribuição e segregação de espécies (Gotelli, 2000; Gotelli e McCabe, 2002; Jenkin, 2006; Heino, 2009). Os modelos nulos contribuíram consideravelmente para a nossa compreensão da

coocorrência de espécies (Gotelli e Ulrich, 2011; Heino e Gronross, 2013). Através destes foi possível detectar a presença mais frequente de padrões aleatórios de distribuição para animais ectotérmicos que em comparação com animais endotérmicos (Gotelli e McCabe, 2002), bem como da presença de padrão segregado para grupos de ectotérmicos quando analisados dentro de guildas ecomorfológicas (Heino, 2009; Both et al., 2011; Heino e Gronroos, 2013).

Muitos estudos que trataram a coocorrência de espécies consideraram apenas grupos de espécies taxonomicamente definidos (Gotelli e McCabe, 2002; Heino, 2005; Heino, 2009), dando pouca ou nenhuma atenção para os grupos ecológicos (Dilling et al., 2007; Both et al., 2011). Guildas são grupos de espécies que utilizam a mesma classe de recursos de forma semelhante (Heino e Gronroos, 2013). Assim, estão mais propensos para interagir entre si (Both et al., 2011; Heino e Gronroos, 2013). Estudos realizados anteriormente não encontraram uma estrutura ao nível de assembleias para alguns grupos taxonômicos (por exemplo, Gotelli e McCabe, 2002; Heino, 2009; Both et al., 2011), mas encontraram um padrão segregado ao nível de guildas (por exemplo, Dilling et al., 2007; Heino, 2009; Medeiros et al., 2010), incluindo girinos (Both et al., 2011). Neste contexto, o presente trabalho tem como objetivo analisar os padrões de coocorrência de girinos no uso de microhábitats em poças, utilizando para isto abordagens por espécies e por guildas ecomorfológicas. Deste modo, testamos as seguintes hipóteses: (1) a coocorrência de girinos não diferirá do acaso para o conjunto total de espécies (assembleia), visto que a presença de espécies não-competidoras diluirá o efeito negativo de algumas associações; (2) as guildas de girinos em microhábitats apresentarão um padrão segregado, quando analisadas em conjunto, já que neste nível a competição pelos recursos é acentuada; (3) a coocorrência intra-guilda será menor do que o esperado ao acaso, visto que cada guilda será composta por espécies morfo-ecologicamente similares e que utilizam da mesma forma os recursos presentes nos microhábitats.

## **7 MATERIAL E MÉTODOS**

## 7.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger (coordenadas: 30° 15' S; 51° 05' W; altitude: 4 m), uma área com 204,04 ha. e que está localizada às margens do Lago Guaíba, extremo sul do município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1). A reserva é caracterizada por uma paisagem de planície arenosa baixa, formada por sedimentos do Quaternário, e por um relevo plano, o qual pode apresentar elevações arenosas entremeadas por depressões (Borges-Martins et al., 2013). A vegetação local é característica do Bioma Mata Atlântica e compõe o ecótono que contempla formações vegetais da Floresta Estacional Semidecídua e da Floresta Ombrófila Densa (Brack et al., 1998), constituída, em sua maioria, por vegetação arbustiva e herbácea (incluindo vegetação típica de áreas alagadas), nas áreas mais deprimidas, e por matas de restinga e matas ciliares, nos terrenos mais altos (Mondin e Filho, 2013). O clima característico da região da Reserva é do tipo Cfa, o qual é caracterizado por uma temperatura média do mês mais quente superior a 22°C e a do mês mais frio variando entre 3 e 18°C (Mota, 1951). O regime de chuvas tem picos de pluviosidade entre julho e dezembro, com períodos de baixa precipitação concentrados nos meses entre março e maio, mas sem estação seca definida. A pluviosidade anual média anual é de 1500 mm (Wrege et al., 2011).

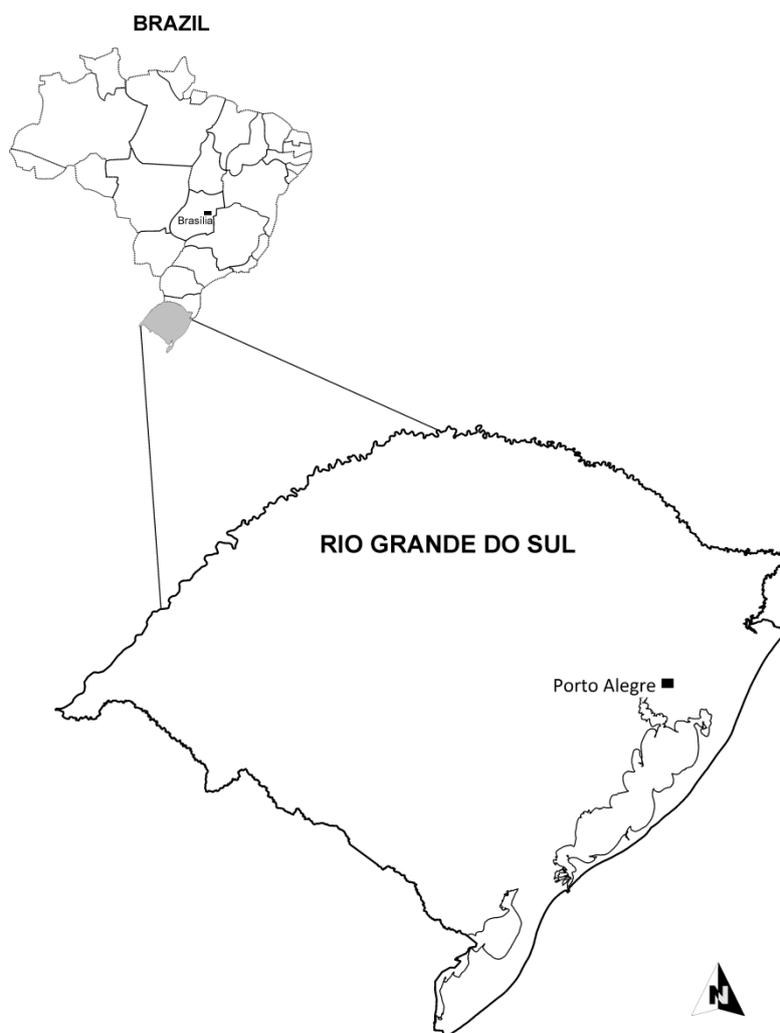


Figura 6: Localização do município de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil, aonde foram realizadas as amostragens de girinos em microhábitats de poças, no período entre setembro/2013 à agosto/2014.

## 7.2 Coleta de Dados

A coleta de dados foi realizada mensalmente em oito poças (Tabela 6), e concentrada no período de setembro de 2013 a agosto de 2014. As amostragens em cada poça foram realizadas em pontos de coleta, distanciados entre si por no mínimo três metros (Prado et al., 2009). A delimitação dos pontos de coleta e o confinamento dos girinos seguiram o método proposto por Alford e Crump (1982), delimitando cada ponto a ser amostrado com um cilindro de metal com 70 cm de comprimento e 32 cm de diâmetro, aberto em ambas as extremidades. Os pontos foram amostrados em transecto e os indivíduos confinados no cilindro de metal foram coletados com um puçá de tela de

aramé com malha de 3 mm e dimensões de 18 x 10 cm. Os espécimes coletados foram imediatamente anestesiados em xilocaína, fixados em formol 10% e acondicionados em frascos separados para cada ponto de coleta. Os girinos foram identificados em laboratório sob lupa estereoscópica, até o nível de espécie, com base nas respectivas descrições. Os espécimes foram depositados na Coleção Científica de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. As poças estudadas variaram no número de meses em que retiveram água. Assim, foram agrupadas em duas categorias, sendo: temporárias (T; poças que retiveram água em até seis meses); semi-permanentes (S.P; poças que retiveram água por mais de seis meses e que em algum período reduziram consideravelmente o seu volume de água).

**Tabela 6** – Caracterização das poças amostradas na Reserva Biológica do Lami quanto à microdistribuição espacial de girinos, no período entre setembro/2013 a agosto/2014. Tipo de vegetação da margem: Arbustiva (Arb.); Rasteira (Rast.); Hidroperíodo: temporária (T); Semi-permanente (S.P.);

<b>Descritor</b>	<b>PC 1</b>	<b>PC 2</b>	<b>PC 3</b>	<b>PC 4</b>	<b>PC 5</b>	<b>PC 6</b>	<b>PC 7</b>	<b>PC 8</b>
<b>Área total (m<sup>2</sup>)</b>	50	205	20	810	85	54	15	64
<b>Profundidade média (cm)</b>	30	50	12	55	30	20	35	40
<b>Hidroperíodo</b>	T	S.P.	T	S.P.	S.P.	T	T	T
<b>Nº de meses em que reteve água</b>	6	12	4	12	10	6	6	6
<b>% de vegetação aquática</b>	>50%	>50%	<50%	>50%	>50%	>50%	>50%	>50%
<b>Tipo de vegetação da margem</b>	Arb.; Rast.	Arb.; Rast.	Rasteira	Arb.; Rast.	Arb.; Rast.	Arb.; Rast.	Arb.; Rast.	Arb.; Rast.

### 7.3 Composição de Guildas Ecomorfológicas

As guildas ecomorfológicas foram determinadas segundo a classificação proposta por Altig e Johnston (1989) e revisada por McDiarmid e Altig (1999).

### 7.4 Análise dos Dados

Para testar se o padrão de coocorrência no uso do microhabitats diferiu do acaso utilizamos uma abordagem por modelos nulos (Gotelli e Graves, 1996). Neste tipo de abordagem, a comunidade biológica real é comparada com comunidades geradas randomicamente (Gotelli e Graves, 1996). Assim, é testada a chance da comunidade biológica real estar estruturada ao acaso (Gotelli e Graves, 1996). Para um melhor refinamento das análises, utilizamos duas abordagens: 1) por espécies, onde as espécies que compuseram a assembleia foram analisadas em um único conjunto de dados; 2) por guildas, onde espécies pertencentes à mesma guilda ecomorfológica foram agrupadas. Para cada uma destas abordagens foi criada uma matriz de presença e ausência das espécies/guildas ao longo dos microhabitats amostrados. Somente foram utilizados microhabitats em que girinos foram coletados. Assim, cada uma das matrizes de dados foi constituída de 343 colunas (microhabitats).

Utilizamos o índice C-Score proposto por Stone e Roberts (1990), que mede o número médio de unidades de tabuleiro de xadrez (*checkerboard units*) (CU), termo dado para padrões 0/1 de ocorrência, entre todos os pares de espécies possíveis (Gotelli e Entsminger, 2009). O CU é calculado para cada par de espécies seguindo a fórmula  $CU = (r_i - S)(r_j - S)$ , onde  $r_i$  corresponde à soma das ocorrências da espécie  $i$  (total da linha),  $r_j$  corresponde à soma das ocorrências da espécie  $j$ , e  $S$  corresponde ao número de sítios onde ambas coocorreram. Em uma comunidade estruturada por competição, o índice C-Score deve ser maior do que o esperado pelo acaso (Gotelli e Entsminger 2009).

Utilizamos dois modelos nulos para a produção das matrizes aleatórias, ambos com 50.000 simulações: 1) mantendo a soma das linhas e colunas fixas (algoritmo SIM9); 2) mantendo a soma das linhas fixa, a soma das colunas equiprovável e incluindo as matrizes degeneradas (algoritmo SIM2). As comunidades nulas foram construídas a partir de substituição sequencial, “sequential swap” (Gotelli e Entsminger, 2009). Mantendo a soma das linhas fixa, o número original de ocorrências de cada espécie é mantido nas comunidades nulas. Mantendo a soma das colunas fixa, cada microhábitat da matriz aleatorizada continua com o mesmo número de espécies. Quando a soma das colunas é mantida como equiprovável àquela da matriz original, a ocorrência de cada espécie é aleatorizada em cada microhábitat. Assim, é assumido que os microhábitats são equiprováveis e que as espécies colonizam um microhábitat independente do outro. A seleção dos modelos foi baseada em análise de desempenho frente ao risco de Erro Tipo I (Gotelli e Entsminger, 2009). Além disso, os modelos selecionados representam um contexto mais conservador (fixo-fixo) que nunca resulta em matrizes degeneradas, contrastando com um modelo mais permissivo (fixo-equiprovável), que inclui variação de espécies por microhábitat e pressupõe que sítios vazios podem ocorrer em estudos envolvendo fina escala (Gotelli e Entsminger, 2009). As análises foram realizadas no programa Ecosin 7.72 (Gotelli e Entsminger, 2009).

## **8 RESULTADOS**

Durante o período de estudos nós coletamos um total de 2.371 girinos de 18 espécies de anuros, pertencentes a três famílias: Hylidae (7), Leptodactilydae (10) e Odontoprhyndidae (1) (Tabela 7). As espécies mais frequentes ao longo das 343 amostras coletadas foram *Scinax squalirostris* (42%) e *Physalaemus henselii* (35%), respectivamente. A riqueza média ao longo das 343 amostras coletadas foi de 1 espécie (1-5 espécies; E.P.=0,05). As 18 espécies registradas foram classificadas em duas guildas ecomorfológicas: bentônicos e nectônicos (Tabela 7). Os girinos bentônicos I e bentônicos IV, subcategorias da guilda bentônicos, foram analisados apenas no conjunto total de espécies e dentro do grande grupo da guilda dos bentônicos, visto que apresentaram apenas uma única espécie cada.

Quando considerado o conjunto total de espécies, a coocorrência de girinos foi menor do que o esperado ao acaso para o modelo fixo-equiprovável e foi aleatória no modelo fixo-fixos (Tabela 8). Já a coocorrência entre guildas foi menor do que o esperado ao acaso para ambos os modelos nulos testados. A coocorrência para o conjunto total dos girinos bentônicos e para aqueles pertencentes à guilda dos bentônicos II foi aleatória para ambos os modelos. Para girinos da guilda bentônicos III, a coocorrência foi menor do que o esperado ao acaso para o modelo fixo-equiprovável e aleatória para o modelo fixo-fixos. Finalmente, para girinos nectônicos, a coocorrência foi menor do que o esperado ao acaso para o modelo fixo-equiprovável e aleatória para o modelo fixo-fixos.

## **9 Discussão**

A coocorrência de girinos em microhabitats de poças aqui estudadas apresentou padrões contrastantes em relação aos dois modelos nulos utilizados. Pelo modelo fixo-equiprovável que incluiu as matrizes degeneradas, o padrão de coocorrência de girinos foi considerado altamente estruturado para a maioria dos conjuntos de dados. Em muitos casos, matrizes degeneradas podem ter grande probabilidade de efeitos redutores (Connor e Simberloff, 1979). Isto pode se dar em virtude da grande proporção de zeros nas matrizes (Both et al., 2011). Apesar disto, Gotelli e Entsminger (2009) recomendam a utilização de modelos com matrizes degeneradas em análises de coocorrência. Segundo estes autores, ambos os modelos aqui utilizados apresentam baixa probabilidade de Erro do Tipo I (os chamados falsos positivos que rejeitam incorretamente a hipótese nula). Vale ressaltar que ambientes com ausência de espécies são comuns na natureza (Gotelli, 2000), principalmente em estudos utilizando fina escala. De fato, no presente trabalho vários microhabitats amostrados não continham girinos. Deste modo, consideraremos válidos os resultados obtidos por ambos os modelos.

As análises do conjunto total de espécies demonstraram padrão segregado de coocorrência para o modelo que incluiu as matrizes degeneradas. Este resultado contrapõe com a nossa primeira hipótese, que previa a não detecção de uma estrutura para o conjunto total de espécies. Both et al. (2011) não encontraram estruturação na

coocorrência de girinos em poças quando o conjunto total de espécies foi analisado. Estes autores sugerem que a presença de pares de espécies não-competidoras dilui o efeito das associações negativas entre espécies que estariam interagindo. Porém, é necessário ressaltar que estes autores trabalharam em escala maior (em nível de poça), enquanto a presente abordagem focou a escala microespacial (microhábitats dentro de poças). Em escalas menores, os efeitos da competição podem ser maiores e gerar padrões segregados. Não obstante, a análise da coocorrência de girinos dentro de guildas ecomorfológicas deve ser utilizada para melhor compreender os padrões encontrados (Both et al., 2011).

As interações intra e interespecíficas podem gerar competição e até mesmo exclusões de potenciais competidores em alguns ambientes (Diamond, 1975). Assim, as interações podem ser as responsáveis pelos padrões de coocorrência e de segregação das espécies (Diamond, 1975). Quando analisadas separadamente, a coocorrência intra-guildas foi menor do que o esperado ao acaso para as categorias bentônicos III e nectônicos. Isto confirma a nossa terceira hipótese, que previa um padrão intra-guildas segregado. Da mesma forma, a segunda hipótese também foi confirmada, visto que encontramos um padrão segregado para o conjunto total de guildas. Ainda que as espécies apresentem preferências distintas para algum descritor (MacArthur e Levins, 1967; Wisheu, 1998), elas podem competir por outros eixos de recursos, tais como o alimento (Pianka, 1973) e a posição na coluna d'água (McDiarmid e Altig, 1999). Girinos nectônicos, por exemplo, utilizam a coluna d'água (Altig e Johnston, 1989) e a vegetação presente nos microhábitats como locais de alimentação e refúgios contra predadores (Kopp et al., 2006). Assim, a segregação aqui encontrada para nectônicos pode ter sido fruto da competição por estes recursos. Lajmanovich (2000) encontrou que a utilização diferencial do tempo e do espaço propiciou a coexistência de girinos de uma planície de inundação. Vasconcelos et al. (2011) verificaram que os girinos de *Scinax berthae* e *Hypsiboas faber* diferiram no tempo de ocorrência em poças. Estes autores verificaram que a primeira espécie ocorreu num único mês, enquanto a segunda ocorreu ao longo de todo o ano. Deste modo, a chance das duas espécies coexistirem seria baixa. Neste trabalho, ambas as espécies compuseram a guilda de bentônicos III. Embora não tenha sido avaliado neste estudo, o tempo de ocorrência dos girinos também pode ter contribuído para o padrão segregado, especialmente das espécies pertencentes à guilda bentônicos III.

O conjunto total dos bentônicos apresentou uma tendência à segregação. Isto já era esperado, visto que a análise tratou de espécies com alta similaridade ecomorfológica. Heino e Grönroos (2013) citam que a covariação negativa (nichos diferentes) das espécies promove a segregação, enquanto a covariação positiva (nichos similares) leva a agregação. Consequentemente, espécies com alta similaridade e com baixa covariação no uso de recursos são potenciais competidoras e tenderão à agregação (Heino e Grönroos, 2013). O padrão aleatório encontrado para a guilda bentônicos II pode ser fruto da oferta de microhábitats. As poças aqui estudadas eram heterogêneas, apresentando grande oferta de microhábitats com vegetação emergente e com diferentes profundidades. Estes descritores foram influentes importantes na utilização de microhábitats por girinos nectônicos e bentônicos, respectivamente (ver capítulo 1). Assim, esta oferta pode ter contribuído com o padrão aleatório encontrado para a guilda dos bentônicos II, já que a competição por este recurso seria baixa. Não obstante, diferentes descritores explicaram a preferência de girinos bentônicos e das espécies que compuseram esta guilda (ver Capítulo 1). Deste modo, as preferências distintas também podem ser indicadas como influentes importantes para o padrão aleatório dos bentônicos II.

Os resultados do presente trabalho indicam que a coocorrência de girinos em microhábitats de poças não é fruto do acaso. Assim, contrapomos com o padrão aleatório proposto para comunidades de répteis e anfíbios (Gotelli e McCabe, 2002). Além disso, o padrão segregado aqui verificado para guildas corrobora com o padrão não aleatório encontrado para guildas de insetos associados a árvores (Dilling et al., 2007), de macroinvertebrados de riachos (Heino, 2009), de peixes de recifes de corais (Medeiros et al., 2010) e de girinos em poças (Both et al., 2011). Verificamos, então, que a utilização de múltiplas abordagens e de diferentes modelos nulos produz resultados mais robustos, além de promover a detecção de padrões que podem estar mascarados em escalas maiores. Nossos resultados dão suporte à ideia de que em escalas menores os efeitos da competição são acentuados. Portanto, o uso da escala microespacial refina as análises e facilita a interpretação dos padrões encontrados. Por fim, sugerimos a utilização da microescala para trabalhos futuros que enfoquem grupos diferenciados de organismos.

## **10 Referências**

Afonso, L.G., Eterovick, P.C., 2007. Microhabitat choice and differential use by anurans in forest streams in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist.* 41, 937–948. doi:10.1080/00222930701309544

Alford, R.A., Crump, M.L., 1982. Habitat partitioning among size classes of larval southern leopard frogs *Rana utricularia*. *Copeia* 1982: 367-373.

Alford, R.A., 1999. Ecology: resource use, competition and predation. In: McDiarmid, R., Altig, R. (Eds.), *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London, pp. 240-278.

Altig, R., Johnston, G.F., 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetol. Monogr.* 3, 81-109.

Azevedo-Ramos, C., Magnusson, W.E., Bayliss, P., 1999. Predation as the key factor structuring tadpole assemblages in a savanna area in central Amazonia. *Copeia* 1, 22–33

Borges-Martins, M., Schossler, M., Verrastro, L., Bujes, C.B., Oliveira, R.B. & Mosena, M., 2013. Répteis da Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger e arredores do município de Porto Alegre, RS, Brasil. In: Witt, P.B.R., *Fauna e Flora da Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger*, Secretaria Municipal do Meio ambiente, Porto Alegre, pp. 59-89.

Both, C., Cechin, S.Z., Melo, A.S., Hartz, S.M., 2010. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grasslands? *Austral Ecol.* 36, 530–536. doi:10.1111/j.1442-9993.2010.02183.x

Both, C., Melo, A.S., Cechin, S.Z., Hartz, S.M., 2011. Tadpole co-occurrence in ponds: When do guilds and time matter? *Acta Oecologica* 37, 140–145. doi:10.1016/j.actao.2011.01.008

Brack, P., Rodrigues, R.S., Sobral, M., Leite, S.L.C., 1998. Árvores e arbustos da vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, S. Bot.* 51(2), 139-166.

- Buckley, L.B., Jetz, W., 2010. Lizard community structure along environmental gradients. *J. Anim. Ecol.* 79, 358–65. doi:10.1111/j.1365-2656.2009.01612.x
- Connor, E., D. Simberloff., 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60, 1132–1140.
- Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L., Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 342-444.
- Dilling, C., Lambdin, P., Grant, J., Buck, L., 2007. Insect Guild Structure Associated with Eastern Hemlock in the Southern Appalachians. *Envir. Entomol.* 36, 1408–1414.
- Eterovick, P.C., 2003. Distribution of anuran species among montane streams in southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* 19, 219–228. doi:10.1017/S0266467403003250
- Gascon, C., 1991. Population and Community-Level Analyses of Species Occurrences of Central Amazonian Rainforest Tadpoles. *Ecology* 72, 1731-1746
- Gascon, C., 1992. Aquatic predators and tadpoles prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. *Ecology* 73, 971–980.
- Gonzalez, S.C., Touchon, J.C., Vonesh, J.R., 2011. Interactions Between Competition and Predation Shape Early Growth and Survival of Two Neotropical Hylid Tadpoles. *Biotropica* 43, 633–639.
- Gotelli, N., 2001. Research frontiers in null model analysis. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 337–343.
- Gotelli, N.J., Graves, G.R., 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gotelli, N.J., 2000. Null Model Analysis of Species Co-Occurrence Patterns. *Ecology* 81, 2606. doi:10.2307/177478
- Gotelli, N.J., Mccabe, D.J., 2007. Species Co-Occurrence : A Meta-Analysis of J . M . Diamond ' s Assembly Rules Model. *Ecology* 83 (8), 2091–2096.

Gotelli, N.J., Mccabe, D.J., 2007. Species Co-Occurrence : A Meta-Analysis of J . M . Diamond ' s Assembly Rules Model. *Ecology* 83, 2091–2096.

Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2009. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>.

Gotelli, N.J., Ulrich, W., 2011. Statistical challenges in null model analysis. *Oikos* 121, 171–180. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.20301.x

Grönroos, M., Heino, J., 2012. Species richness at the guild level: effects of species pool and local environmental conditions on stream macroinvertebrate communities. *J. Anim. Ecol.* 81, 679–91. doi:10.1111/j.1365-2656.2011.01938.x

Hammond, J.I, Luttberg, B, Sih, A., 2007. Predator and prey space use : dragonflies and tadpoles in an interactive game 88, 1525–1535.

Heino, J., 2009. Species co-occurrence, nestedness and guild-environment relationships in stream macroinvertebrates. *Freshw. Biol.* 54, 1947–1959. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02250.x

Heino, J., Grönroos, M., 2013. Does environmental heterogeneity affect species co-occurrence in ecological guilds across stream macroinvertebrate metacommunities? *Ecography (Cop.)*. 36, 926–936. doi:10.1111/j.1600-0587.2012.00057.x

Hero, J.M., Magnusson, W.E., Rocha, C.F.D., Catterall, C.P., 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the central Amazon rain forest. *Biotropica* 33, 131–141.

Heyer, W.R., 1973. Ecological Interactions of Frog Larvae at a Seasonal Tropical Location in Thailand. *J. Herpetol.* 7, 337. doi:10.2307/1562868

Jenkins, D.G., 2006. In search of quorum effects in metacommunity structure : species co-occurrence analyses. *Ecology* 87, 1523–1531.

Kopp, K., Wachlevski, M., Eterovick, P.C.L.A., 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Can. J. Zool.* 84, 136–140.

Lajmanovich, R.C., 2000. Redalyc. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros 25, 71–79.

MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

McDiarmid, R.W., Altig, R., 1999. *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London.

Mcpeck, M.A., Miller, T.E., 1996. Evolutionary Biology and Community Ecology. *Ecology* 77, 1319–1320.

Medeiros, P.R., Gempel, R.G., Souza, A.T., Ilarri, M.I., Rosa, R.S., 2010. Non-random reef use by fishes at two dominant zones in a tropical, algal-dominated coastal reef. *Environ. Biol. Fishes* 87, 237–246. doi:10.1007/s10641-010-9593-1

Mondin, C.A., Filho, P.J.S.S., 2013. Vegetação e Flora Vascular. In: Witt, P.B.R., Fauna e Flora da Reserva Biológica do Lami José Lutzemberger, Secretaria Municipal do Meio ambiente, Porto Alegre, pp. 253-282.

Morin, P.J., 1983. Predation , Competition , and the Composition of Larval Anuran Guilds. *Ecol. Monog.* 53, 119–138.

Pianka, E.R., 1973. The structure of lizards communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1973.4:53-74.

Poff, N. L., 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology.

*J. North Am. Benthological Society* 16: 391–409.

Prado, V.H.M, Fonseca, M.G., Almeida, F.V.R, Necchi Jr. O., Rossa-Feres, D.C., 2009. Niche occupancy and the relative role of micro-habitat and diet in resource partitioning among pond dwelling tadpoles. *South Am. J. of Herpetology* 4(3), 275–285.

Simberloff, D., Dayan, T., 1991. The guild concept and the structure os ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22,115-43

Stone, L., Roberts, A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85, 74–79. doi:10.1007/BF00317345

Tarr, T.L., Baber, M.J., Babbitt, K.J., 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetl. Ecol. Manag.* 13, 321–334. doi:10.1007/s11273-004-7525-6

Vasconcelos, T.D.S., dos Santos, T.G., Rossa-Feres, D.D.C., Haddad, C.F.B., 2011. Spatial and temporal distribution of tadpole assemblages (Amphibia, Anura) in a seasonal dry tropical forest of southeastern Brazil. *Hydrobiologia* 673, 93–104. doi:10.1007/s10750-011-0762-9

Wisheu, J.C., 1998. How organisms partition habitats: different types of community organization can produce identical patterns. *Oikos* 83, 246-258.

Wrege, M.S., Steinmetz, S., Reisser Jr, C., Almeida, I.R., 2011. Atlas climático da região sul do Brasil - estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Embrapa Clima Temperado, Pelotas, 336p.

Tabela 7 – Frequência e abundância de girinos registradas nos microhábitats das oito poças temporárias monitoradas na Reserva Biológica do Lami, Rio Grande do Sul, no período de setembro de 2013 a agosto de 2014.

<b>Famílias/espécies</b>	<b>Abundância</b>	<b>Frequência de ocorrência</b>	<b>Guilda Ecomorfológica</b>
<b>Hylidae</b>			
<i>Dendropsophus minutus</i>	60	11	Nectônico
<i>Hypsiboas faber</i>	371	13	Bentônico III
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	26	5	Bentônico III

<i>Scinax berthae</i>	253	25	Bentônico III
<i>Scinax granulatus</i>	477	32	Nectônico
<i>Scinax squalirostris</i>	433	42	Nectônico
<i>Scinax uruguayus</i>	1	1	Nectônico
<b>Leptodactylidae</b>			
<i>Leptodactylus fuscus</i>	3	1	Bentônico II
<i>Leptodactylus gracilis</i>	9	2	Bentônico II
<i>Leptodactylus latrans</i>	98	1	Bentônico I
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	2	1	Bentônico II
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	2	1	Bentônico II
<i>Physalaemus cuvieri</i>	38	6	Bentônico II
<i>Physalaemus gracilis</i>	157	20	Bentônico II
<i>Physalaemus henselii</i>	379	35	Bentônico II
<i>Physalaemus lisei</i>	39	5	Bentônico II
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	1	1	Bentônico IV
<b>Odontophrynidae</b>			
<i>Odontophrynus americanus</i>	22	4	Bentônico III
<b>Abundância total 2.371</b>			

Tabela 8 – Valores médios de C-Score observado (obs) e simulado (sim) (50.000 simulações), obtidos a partir de matrizes de presença e ausência de girinos em microhabitats estudados em oito poças temporárias monitoradas na Reserva Biológica do Lami, Rio Grande do Sul, no período de setembro de 2013 a agosto de 2014. Modelos nulos utilizados: F-F (fixo-fixo); F-E(d) (Fixo-Equiprovável, com matrizes degeneradas retidas).

Modelo	C-score (obs)	C-score (sim)	$P(\text{obs} > \text{sim})$
--------	---------------	---------------	------------------------------

<b>Conjunto total de espécies</b>	F-F		741.55	0.123
	F-E(d)	745.35	709.48	0.007*
<b>Entre guildas</b>	F-F	2544	2482.89	< 0.001*
	F-E(d)		2004.99	<0.001*
<b>Entre bentônicos</b>	F-F	407.96	403.29	0.083
	F-E(d)		424.32	0.893
<b>Bentônicos II</b>	F-F	363.82	359.47	0.235
	F-E(d)		361.92	0.469
<b>Bentônicos III</b>	F-F	1027.33	1011.19	0.078
	F-E(d)		915.20	0.031*
<b>Nectônicos</b>	F-F	2306.33	2329.58	0.903
	F-E(d)		1929.32	<0.001*

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A busca por padrões de estrutura numa assembleia não é uma tarefa fácil. Ao longo das amostragens nos deparamos com a imprevisibilidade dos ambientes, e

também com um grande conjunto de descritores e toda a sua infinidade de gradientes. É comum que o pesquisador queira reunir o maior número de informações para explicar a estrutura de uma assembleia. Porém, a escolha dos parâmetros deve ser cuidadosamente avaliada de modo que as suas contribuições sejam válidas. O universo microespacial é o resultado de uma ação multifatorial, e encontrar testes estatísticos adequados também se tornou um desafio. Apesar de tudo, a resposta obtida neste trabalho foi extremamente contributiva. A utilização de múltiplas abordagens nos permitiu testar a existência de padrões de estruturação nos mais diversos níveis hierárquicos.

Mas então, o que explica a distribuição e a abundância de girinos em microhabitats? No primeiro capítulo eu descrevo que o conjunto das variáveis ambientais influencia fortemente a estrutura das assembleias. A temperatura assumiu destaque, sendo o descritor mais importante na estruturação das assembleias e também das guildas. Além disto, observei que as diferentes guildas foram influenciadas por diferentes descritores, o que é plausível com a ideia de que as distinções morfo-ecológicas entre elas são refletidas nas suas preferências ao longo dos gradientes ambientais. Também verifiquei baixa similaridade entre as espécies quanto ao uso dos microhabitats e nichos estreitos. Por fim, encontrei que as sobreposições de nicho eram menores do que o esperado ao acaso, tanto para espécies como para guildas. Assim, foi possível detectar dentro da escala microespacial a influência da competição na estruturação das assembleias e guildas.

Tendo em vista que a estrutura das assembleias de girinos em microhabitats foi fortemente correlacionada com os descritores ambientais, o próximo passo foi investigar se as interações competitivas também influenciavam os padrões de coocorrência. Para isto, procurei responder a seguinte questão: a coocorrência de girinos em microhabitats é ou não fruto do acaso? No segundo capítulo desta dissertação, eu busquei a resposta para esta questão através da abordagem por modelos nulos. Através desta encontrei que a coocorrência de girinos e de guildas em microhabitats não é fruto do acaso. Porém, verifiquei um padrão aleatório em alguns conjuntos de dados quando analisados pelo modelo mais conservador. Assim, observei que a resposta obtida pode variar de acordo com o modelo nulo utilizado. Ainda há muita discussão acerca do universo das interações e dos seus efeitos na estrutura das comunidades. Porém, com um bom delineamento amostral e com a escolha certa das regras de montagem é possível testar e prever, através de modelos nulos, a existência de competição nas assembleias. Uma das maiores contribuições deste trabalho foi a detecção de estruturação para a

assembleia, fato que não havia sido constatado em trabalhos anteriores envolvendo girinos. Além disto, reforçamos a ideia de que guildas devem ser consideradas nesse tipo de análise. Concluímos, então, que em microhábitats os efeitos da competição podem ser ainda maiores, e essa escala deve ser utilizada para que a busca por respostas e padrões seja facilitada.

Onde, quando e como os organismos se distribuem? A ecologia busca incansavelmente a resposta para esta questão. Dada a grande diversidade de espécies e paisagens que compõe o Brasil, é notória a necessidade da realização de trabalhos que abordem diferentes grupos e em diferentes escalas. A presente Dissertação avaliou a estrutura microespacial de assembleias de girinos em múltiplas abordagens: relação entre abundância de espécies e descritores ambientais; amplitude e sobreposição de nicho ecológico; padrões de coocorrência de espécies. Creio que essa múltipla abordagem é um passo inteligente que auxilia a elucidar os verdadeiros motivos acerca da organização das comunidades. Assembleias e guildas ecomorfológicas foram importantes para descrever a distribuição, abundância e a coocorrência em microhábitats. Futuros estudos envolvendo filogenéticas e funcionais poderão auxiliar no melhor entendimento dos processos que governam a organização das assembleias de girinos.