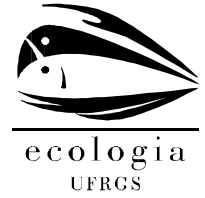




**Universidade Federal do Rio Grande do Sul**  
**Instituto de Biociências**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**



Dissertação de mestrado

*Riqueza, composição de guildas e padrões de co-ocorrência de  
comunidades de girinos em poças no sul do Brasil*

Camila Both

Porto Alegre, fevereiro de 2009

**Universidade Federal do Rio Grande do Sul**  
**Instituto de Biociências**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

Dissertação de mestrado

*Riqueza, composição de guildas e padrões de co-ocorrência de  
comunidades de girinos em poças no sul do Brasil*

**Camila Both**

Orientadora: Profa. Dra. Sandra Maria Hartz

Co-orientadora: Profa. Dra. Sonia T. Zanini Cechin

Dissertação apresentada como pré-requisito para a obtenção do título de  
Mestre em Ciências – ênfase em Ecologia.

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Denise Cerqueira Rossa-Feres (UNESP/SJRP)

Prof. Dr. Taran Grant (PUCRS)

Prof. Dr. Andreas Kindel (UFRGS)

Porto Alegre, fevereiro de 2009

## Agradecimentos

Seção difícil de fazer nessa dissertação, pois não esquecer-se de ninguém e também não ser demasiadamente extensiva aqui vai ser difícil. Quase pensei em um cluster, para agradecimentos em grupo, mas abandonei a idéia para evitar que alguém se sentisse classificado dentro de uma “guilda”. Esses meses de mestrado foram muito movimentados, preenchidos de fatores estocásticos, e muitas pessoas fizeram parte disso. Só mudanças de casa foram três!

Agradeço, primeiramente, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia UFRGS pela formação e suporte logístico e a CAPES pela bolsa concedida. Ao IBAMA/RAN, pela licença concedida para a realização deste estudo.

Dentre os professores, inicio agradecendo aos professores diretamente envolvidos nesse trabalho. À professora Sandra Hartz, pela orientação, apoio e confiança nesse período, por entender também algumas manias e necessidades minhas relacionadas ao trabalho e por ter me ensinado a me levar um pouco menos a sério. À professora Sonia Cechin, a “chefa”, que me deu a primeira oportunidade de contato com a herpetologia, é sempre uma grande motivadora e amiga. Ao professor Adriano Sanches Melo, pelas conversas rápidas e eficientes, críticas, sugestões, e grande ajuda durante a realização do mestrado.

A seguir, agradeço a professores e colegas não diretamente envolvidos nesse trabalho, mas muito importantes na minha formação. Ao professor Mirco Solé, grande orientador e amigo. Quem me fez provar a primeira dose do “elixir” \_ apropriando-me da expressão de McDiarmid\_ chamado “biologia de girinos”. E aqui, impossível não estender os agradecimentos à Tati e família. Vocês foram muito importantes em vários momentos da minha vida. Ao Tiago Gomes dos Santos, que foi um orientador extra-oficial por um longo período. Agradeço por tanta ajuda, atenção e conversas e, principalmente, por ter compartilhado comigo as agonias de se trabalhar com girinos. Preciso lembrar, o Prof. Giovane Oliveira, meu professor de física do terceiro ano do ensino médio, que foi

um grande amigo desde que nos conhecemos, e participou desse trabalho disponibilizando seu tempo para me apresentar à Caçapava do Sul, bem como sua cabana para estadia. Não esqueço jamais da relação dos vasos comunicantes com saúde, amor e trabalho, embora muito pouco tenha evoluído em comportamento desde os 16 anos.

Agradeço, à Denise Rossa-Feres, Raúl Maneyro e, novamente, Tiago Gomes, pelo empréstimo ou doação de girinos que tornaram possível a identificação dos exemplares de Caçapava do Sul. À Paula Cabral Eterovick e Willian Magnusson por críticas e sugestões nas versões iniciais desse projeto e ao Axel Kwet pela ajuda na busca de uma lista potencial de espécies de anuros para área de estudo. Não tenho como agradecer a amizade, apoio e as injeções de motivação de Andreas Kindel e Taran Grant, principalmente em momentos muito difíceis.

Tenho ainda que agradecer a dois outros professores de história e biologia, Norberto Both e Rosangela Chiamenti Both, que me conceberam, educaram e de uns 10 anos para cá, só souberam respeitar e apoiar minhas decisões. Também foram eles que garantiram o financiamento, carro e construção de utensílios de campo para muitos dos trabalhos que realizei até hoje, incluindo este. Pai e mãe eu admiro muito vocês! Também agradeço à Amanda Both, por ter me aturado até então (risos). Aos meus avôs, Ester Righi Chiamenti e Irineu Edel Chiamenti (*in memoriam*), por todo amor e cuidado a mim dedicados. E a família Both, especialmente vó Ida e padrinho Milton.

Ao Tiago Chagas Dalcin, agradeço pelos oito anos e meio juntos. Também pelas vezes que me acompanhou nas atividades de campo, seja revisando *pitt-falls*, coletando girinos, ouvindo sapos de noite. Era para acontecer o que aconteceu, e sabemos disso.

Também agradeço as famílias da Dona Dorvalina e de Dario Cioccarì, que gentilmente cederam os seus sítios para a estadia durante as atividades de campo. E, aos 25 proprietários rurais e caseiros que nos asseguraram acesso às poças (é claro, quando não pulamos as cercas).

Agradeço à Gisele Winck e Fernanda Anziliero Gonçalves, que me ajudaram a passar tardes e/ou madrugadas triando girinos durante a graduação. Ao Ígor Luís Kaefer, parceiro de trabalho e

amigo, que foi para o campo comigo mesmo em meio aos processos seletivos de mestrado. Ao Bruno Madalozzo, por toda a ajuda no campo e no laboratório e também pela amizade. Aos inúmeros colegas do laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades \_ e são inúmeros mesmo\_ pelas muitas risadas. As gurias do Laboratório de Ecologia Aquática (o Luís é minoria, então o plural fica no feminino), ótimas companhias para o cafezinho, e aos colegas de mestrado pela convivência. Em especial, agradeço Vagner Camilotti, Alan Panatta (*in memoriam*), Jorge Bernardo Silva e Leandro da Silva Duarte, pelas boas conversas. E ainda tem a minha super amiga Pâ, Pâmela Flach. Pâ, se eu fosse enumerar aqui por tudo que tenho que te agradecer ficaria até amanhã escrevendo, então te agradeço por TUDO. Ao pessoal do laboratório de Sistemática de Vertebrados da PUC, em especial meus companheiros de café Síria Ribeiro e Alfredo dos Santos Jr.. À Anelise Trindade, pela ótima convivência no ano em que moramos juntas e à Carla de Pelegrin, pela amizade e ajuda sempre que botânica se constitui um problema.

Eu concluo dedicando esse trabalho ao meu parceiro de canastra e querido avô Irineu Edel Chiamenti (*in memorian*). Quem, mesmo em seus últimos dias em uma cama de hospital, conseguia se encantar vendo fotos de anfíbios no notebook (além de falar mal de juízes de futebol, é claro).

## Sumário

<b>Índice de apêndices e tabelas</b>	viii
<b>Índice de figuras</b>	ix
<b>Resumo</b>	x
<b>Abstract</b>	xiii
<b>Introdução geral</b>	<b>1</b>
Referências bibliográficas	4
<b>Capítulo 1: Relating abundance of predators and water depth to species richness and guild composition of subtropical tadpole communities</b>	<b>9</b>
Material and Methods	12
Study Area	12
Sampling	12
Variables	13
Statistical Analysis	13
Spatial structure	13
Richness along environmental gradients	14
Delineation of guilds	14
Guild composition in ponds	15
Results	16
Species richness	16
Guild classification	17
Guild composition	18
Discussion	18
Guild classification	18
Tadpole richness and guilds across environmental gradients	20
References	22
<b>Capítulo 2: Co-ocorrência de girinos em poças: quando guildas e regras de modelos nulos importam?</b>	<b>39</b>
Materiais & métodos	43
Área de estudo e amostragens	43
Matrizes de presença/ausência e designação das guildas	44
Análise de dados	45
Resultados	46

Discussão	47
Referências Bibliográficas	52
<b>Considerações finais</b>	<b>66</b>
Referências bibliográficas	71

## Índice de tabelas e apêndices

### Capítulo 1

<b>Table I</b>	Physical features of 38 ponds measured in spring 2007 (“I”, November) and summer 2008 (“II” January) in Caçapava do Sul, southern Brazil.	29
<b>Table II</b>	Biotic features of 38 ponds sampled in Caçapava do Sul, southern Brazil.	30
<b>Table III</b>	Species codification for eight ecomorphological variables describing the tadpole guilds.	31
<b>Table IV</b>	Table IV – Tadpole richness and abundance recorded in 38 sampled ponds in November 2007 and January 2008, at Caçapava do Sul, Brazil.	32
<b>Table V</b>	Abundance, frequency and time of occurrence of tadpoles of 21 species recorded in Caçapava do Sul, southern Brazil.	33
<b>Table VI</b>	Characterization of seven tadpole guilds (Fig. 1) delineated with basis on eight ecomorfological species features.	34

### Capítulo 2

<b>Tabela I</b>	Designação das guildas e número de poças ocupadas por girinos das 21 espécies coletados nas 38 poças, em novembro de 2007 e janeiro de 2008, no município de Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil	58
<b>Tabela II</b>	Valores de C-score observado (obs), e os valores do C-Score médio, com base em 5000 simulações, C-score (sim), obtidos a partir das nove matrizes de presença/ausência dos girinos nas 38 poças estudadas.	59
<b>Apêndice A</b>	Matriz de presença/ausência de girinos de 21 espécies em 38 poças em Caçapava do Sul em novembro de 2007 e janeiro de 2008.	63
<b>Apêndice B</b>	Matriz de presença/ausência de girinos de 18 espécies em 38 poças em Caçapava do Sul em novembro de 2007 (primavera).	64
<b>Apêndice C</b>	Matriz de presença/ausência de girinos de 15 espécies em 21 poças em Caçapava do Sul em janeiro de 2008 (verão).	65



## Índice de figuras

### Capítulo 1

<b>Figure 1</b>	Rural landscape of Caçapava do Sul, Southern Brazil.	35
<b>Figure 2</b>	Spatial representation of the 38 sampled ponds in Caçapava do Sul (between 30°57' and 31°03' S, 53°25' and 53°89' W), southern Brazil.	36
<b>Figure 3</b>	Relationship between tadpole richness and abundance of predators in 38 ponds.	36
<b>Figure 4</b>	Classification of 21 tadpole species into seven ecomorphological guilds on the basis of the variables presented in Table III.	37
<b>Figure 5</b>	Ordination triplot showing the first two axes of the Canonical Correspondence Analysis for seven tadpole guilds in 38 ponds.	38

### Capítulo 2

<b>Figura 1</b>	Padrões de co-ocorrência dos girinos de 21 espécies na primavera, no verão e independentemente do evento de coleta (total).	60
<b>Figura 2</b>	Padrões de co-ocorrência dos girinos bentônicos na primavera, no verão e independentemente do evento de coleta (total).	61
<b>Figura 3</b>	Padrões de co-ocorrência dos girinos nectônicos na primavera, no verão e independentemente do evento de coleta (total).	62

## Resumo

A estrutura de comunidades em poças tem sido explicada por competição de recursos, predação e permanência da água. No presente estudo, eu avaliei o efeito do gradiente predação-hidroperíodo sobre a riqueza de espécies e composição de guildas de girinos em poças, e também a co-ocorrência das espécies, testando a existência de padrões segregados que podem ser atribuídos as interações competitivas. O estudo foi realizado no município de Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, sul do Brasil. Eu amostrai girinos e predadores invertebrados em 38 poças, com diferentes tamanhos e graus de permanência. As coletas foram realizadas em duas estações: na primavera de 2007 (novembro) e no verão de 2008 (janeiro). Eu medi a área e a profundidade das poças em cada evento de coleta e registrei a riqueza da vegetação aquática e das margens, assim como a abundância e riqueza de predadores. Eu classifiquei as espécies em guildas baseadas em oito características eco-morfológicas. As espécies foram agrupadas através de ligação completa, usando o coeficiente de Gower. Eu analisei a relação da riqueza de girinos com as variáveis ambientais através de regressão múltipla, e usei Análise de Correspondência Canônica para relacionar a composição das guildas com os descritores ambientais. A co-ocorrência dos girinos foi analisada através de três algoritmos de modelo nulo: linhas e colunas fixas, linhas fixas e colunas proporcionais descartando-se matrizes degeneradas, linhas fixas e colunas proporcionais incluindo matrizes degeneradas. Nove matrizes de presença ausência foram testadas: ocorrências totais (primavera e verão) do conjunto total de espécies, e distinguindo as espécies em duas guildas (bentônicos e nectônicos), e ocorrências de primavera e verão para o conjunto total e as duas guildas. Das 38 poças com água na primavera, somente 22 permaneceram com água na amostragem de verão. Ao todo 10852 indivíduos de 21 espécies foram coletados. As espécies foram classificadas em sete guildas: suspensor-raspador (Sr), nectônicos (N), suspensor-filtrador (Sf), bentônicos com ninho de espuma, com e sem agregação (BI e BII), e bentônicos sem ninho de espuma com olhos dorsais ou laterais (BIII e BIV). A riqueza de

espécies cresceu com a abundância de predadores, que foi a única variável explanatória relacionada a mesma. A composição das guildas foi explicada pela abundância de predadores e a profundidade média registrada na primavera. A co-ocorrência dos girinos mostrou padrões segregados para 14 dos 25 modelos testados. A maioria dos modelos com matrizes degeneradas rejeitou a hipótese nula. Os modelos com linhas e colunas fixas, e com as linhas fixas, colunas proporcionais e sem matrizes degeneradas mostraram muitos resultados similares. A segregação também foi influenciada pela combinação de espécies e estação consideradas. Em geral, para o conjunto total de espécies a co-ocorrência foi aleatória, para os bentônicos foi segregada para as ocorrências totais e de primavera, para os nectônicos apenas no verão. Os resultados das análises de gradiente e co-ocorrência sugerem que girinos são regulados pelos predadores que filtram a composição das guildas e podem reduzir a competição. Para girinos bentônicos, que ocupam poças com baixa abundância de predadores, competição pode ser um fator de estruturação importante.

**Palavras chave:** comunidades em poças, girinos, guildas, predação, competição, modelos nulos.

## Abstract

The community structure of pond systems has been shown to be affected by resource competition, predation and permanency. Here, I evaluated the effect of the permanency-predation gradient in ponds on species richness and guild composition of tadpoles, and accessed the co-occurrence, searching segregated patterns that could be attributed to competitive interactions. The study was carried out Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul state, southern Brazil. I sampled tadpoles and invertebrate predators in 38 ponds, with distinct sizes and permanency degrees. The collections were carried out twice: in spring 2007 (November) and summer, 2008 (January). I measured area and depth at each pond in each collection event, and recorded richness of aquatic and bank vegetation, and abundance and richness of predators. I conducted a guild classification of the species pool based on eight variables related to morphological and ecological features. Species were grouped through complete linkage agglomerative clustering method, using Gower coefficient. I evaluated the relation of tadpole richness with environmental variables using multiple regression, and Canonical Correspondence Analysis for guild composition. The tadpole co-occurrence was analyzed through three null models algorithm: fixed rows and columns; fixed rows, proportional columns, discharging degenerate matrices; and fixed rows, proportional columns, including degenerate matrices. Nine presence/absence matrices were tested: total occurrences (spring and summer) of the complete species pool, and distinguishing species of two tadpole guild (benthonic and nektonic), and spring and summer occurrence of total species pool and two guilds. Of the 38 ponds with water in the spring sampling, only 22 remained with water in the following summer sampling. A total of 10,852 individuals and 21 species of tadpoles were collected in the two sampling events. The species were classified into seven guilds: suspension-rasper (Sr), nektonics (N), suspension-feeder (Sf), benthonics with foam nests with and without school behavior (BI and BII), and benthonics without foam nests with lateral and dorsal eyes (BIII and BIV). Species richness increased with abundance of

predators, which was the only explanatory variable related to it. Guild composition was explained by abundance of predators and mean depth recorded in spring, which was correlated with maximal depth. The tadpole co-occurrence showed a segregated pattern for 14 of the 25 tested models. Most models with degenerate matrices rejected the null hypothesis. The models with row and columns fixed, and row fixed, column proportional without degenerate matrices showed more similar results. Segregation was also influenced by the combination of species dataset and the season considered. In general, for the total species pool the co-occurrence was random, for benthonic species was segregated for the total and spring occurrences, and for nektonic in summer. The results of gradient and co-occurrence analysis suggest that tadpoles are regulated by predators that filter guild composition and could reduce competition. For benthonic species, which inhabit ponds with lower abundance of predators, competition can be a major structuring constraint.

**Keywords:** pond communities, tadpoles, guilds, predation, competition, null models.

## Introdução geral

Que fatores explicam a riqueza, composição e padrões espaciais de comunidades de girinos em poças? Essa pequena pergunta abriga uma gama de teorias, bem como outras perguntas dentro de si. Entender os fatores que regulam comunidades é o interesse de pesquisa de muitos ecólogos. Uma variedade de fatores bióticos e abióticos, interagindo em algum grau, pode estruturar comunidades. E, se esse sistema multi-espécies, influenciado por um universo multifatorial, torna a ecologia de comunidades complexa (Begon et al., 2006), também a torna uma instigante área de pesquisa.

Dentre os principais fatores regulando comunidades, a competição ocupou lugar de destaque por muitos anos (Begon et al., 2006; Krebs, 2009; Gotelli & Graves, 1996). A teoria de nicho, aqui definido como o conjunto de requerimentos e impactos que permite o equilíbrio entre taxas de mortalidade e natalidade (*sensu* Chase & Leibold, 2003), prevê, por exemplo, que espécies com requerimentos muito similares interagem negativamente e não podem coexistir. Interações competitivas foram observadas em muitos grupos experimentalmente e, a partir disso, muitos ecólogos se dedicaram a estimar amplitude, sobreposição e partilha de nicho de uma ou outra “dimensão” (ou recurso), na busca de evidências para competição na natureza. E foi justamente nos sistemas naturais onde o tema tornou-se controverso (Chase & Leibold, 2003; Gotelli & McCabe, 2002). Tanta controvérsia acerca da competição, acarretou inclusive na decadência do uso do termo “nichos” na literatura (Chase & Leibold, 2003).

Além das interações competitivas, o efeito dos predadores é correntemente empregado para explicar a estrutura das comunidades. Embora a influência de predadores na regulação das comunidades guarde algumas controvérsias, ela é amplamente reconhecida para muitos grupos (Krebs, 2009). Predadores, embora possam ter um efeito negativo óbvio sobre indivíduos, podem ter efeitos positivos sobre populações e comunidades, por exemplo, reduzindo competição intra ou inter-específica e promovendo coexistência (Alford, 1999). A importância de distúrbio e heterogeneidade

espacial (Connell, 1974), bem como fatores estocásticos também ganharam mais espaço no campo ecologia de comunidades (Begon, 2006).

A estruturação de comunidade de girinos em poças tem sido associada a todos os fatores supracitados por diversos estudos tanto experimentais quanto observacionais. Ou seja, competição intra e inter-específica (Toft, 1985), predação (Hero et al., 2001), heterogeneidade ambiental (Inger et al., 1986; Rossa-Feres & Jim, 1996), hidroperíodo (Heyer, 1975; Peltzer et al., 2004; Santos et al., 2007) podem influenciar essas comunidades. Alguns autores apontam uma aparente ausência de padrões gerais relacionados à estrutura dessas comunidades (Santos et al., 2007; Eterovick, 2003), que podem ser resultados de pressões que foram importantes no passado, mas não estão atuando no presente (Duellman & Trueb, 1994).

Por outro lado, essa falta de generalidade pode estar relacionada à limitação de abordagens utilizadas. Por exemplo, a grande maioria dos estudos avalia individualmente as espécies, pelo menos durante as análises, ainda que grupos funcionais sejam utilizados na discussão. A ausência da abordagem multi-espécies é esperada, visto que a biologia de girinos como um todo ganhou maior atenção recentemente (McDiarmid & Altig, 1999). Notável, porém, é que a análise na escala de grupos de espécies, como guildas ou grupos funcionais, é empregada com sucesso para descrever padrões de comunidades (Simberloff & Dayan, 1991), incluindo àquelas de muitos organismos aquáticos (Chase & Leibold, 2003). Alguns autores ressaltam que é dentro desses grupos onde alguns fatores ecológicos, como a competição, devem ser analisados (Diamond & Gilpin, 1982).

A compreensão dos fatores que afetam a riqueza e composição de comunidades é crucial frente aos problemas ambientais atuais e ela ganha ainda mais importância frente ao declínio global de anfíbios. Em algumas regiões declínios populacionais de anfíbios, em curto período de tempo, foram relatados (Blaustein & Wake, 1990; Borchelt, 1990); já em algumas outras localidades, foram constatadas flutuações populacionais naturais apenas (Pechmann et al., 1991). Porém, é consenso que

pressões ambientais de origem antrópica e não antrópica estão afetando negativamente comunidades de anfíbios.

Na América Latina, desde a década de 1980, foram registrados declínios populacionais em espécies das mais diversas famílias, sobretudo em espécies associadas a ambientes aquáticos de zonas montanhosas (Lips et al., 2005). No Brasil, que é o país com a maior diversidade de espécies de anuros conhecida (841 spp.) (SBH, 2008), 116 espécies estão na lista de espécies ameaçadas de extinção da IUCN (2008) e 16 espécies na lista oficial de espécies ameaçadas reconhecida pelo IBAMA (Haddad, 2005). Embora haja discrepância entre as listas, em virtude de diferenças nos critérios utilizados, há inúmeras espécies incluídas na categoria “pouco conhecida” em ambas, revelando o precário conhecimento existente sobre esta fauna.

A poluição e a introdução de espécies exóticas são consideradas ameaças relevantes (IUCN et al., 2008; Duellman, 1999). Atualmente, grande atenção é dedicada ao estudo de uma doença causada pelo fungo *Batrachochytrium dendrobatidis*, associada à muitos casos de declínio de populações de anfíbios por todo o planeta (Daszak et al., 2003). Contudo, o principal fator que ameaça as espécies de anfíbios é o mesmo identificado para a maioria das espécies de outros grupos taxonômicos: perda de hábitat (Duellman 1999; Heyer et. al 1994; IUCN et al., 2008; Eterovick & Sazima, 2004; Primack & Rodriguez, 2001).

Das mais de 6000 espécies de anfíbios conhecidas no planeta, a maioria delas pertence à ordem Anura (Frost, 2008). Embora exista grande diversidade de modos reprodutivos em anfíbios anuros, com algumas espécies exibindo reprodução totalmente independente de corpos d’água (Duellman, 1985; Haddad & Prado 2005), cerca de  $\frac{3}{4}$  das espécies apresentam estado larval aquático (McDiarmid & Altig, 1999). Portanto, a preservação dos anfíbios depende da disponibilidade de ambientes terrestres e aquáticos, e também da conectividade entre eles (Becker et al., 2007). Logo, é necessário compreender fatores que atuam em comunidades de girinos e adultos para tornar possível a conservação de grande parte das espécies de anfíbios.



No primeiro capítulo dessa dissertação, eu busco padrões que expliquem a riqueza e composição de girinos em poças. Para seguir tal objetivo, eu propus uma análise para a classificação de guildas baseada em características eco-morfológicas partindo das linhas gerais utilizadas por Altig & Johnston (1989). No segundo capítulo, eu exploro a estrutura da comunidade, testando se esta apresenta um padrão segregado, evidenciando influência de interações competitivas. Eu analisei a co-ocorrência das espécies através de modelos nulos, observando padrões para o conjunto total de espécies e dentro de guildas.

### **Referências Bibliográficas**

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

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

Becker, C. G., Fonseca, C. R., Haddad, C. F. B, Batista, R. F. & P. I. Prado. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318: 1775-1777.

Begon, M., Townsend, C. R., & J. L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4<sup>th</sup> ed. Blackwell Publishing, Malden/Oxford/Victoria.

Blaustein, A. R., & D. B., Wake D. B. 1990. Declining amphibian populations: A global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution* 5: 203-204.

Borchelt, R. 1990. Frogs, toads, and other amphibians in distress. National Research Council News Report 40: 2-5.

Chase, J. M., & M. Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Ltd., London.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

Daszak, P., Cunningham, A. A., & A. D. Hyatt. 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions* 9: 141-150.

Diamond, J. M., & M. E. Gilpin. 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52: 64-74.

Duellman, W. E. 1985. Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of adaptive strategies. *South African Journal of Science* 81: 174-178.

Duellman, W. E. 1999. Patterns of distribution of Amphibians: a global perspective. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Duellman, W. E., & L. Trueb. 1994. Biology of amphibians. Baltimore and London, MacGraw-Hill.

Eterovick, P. C. 2003. Distribution of anuran species among montane streams in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 219-228.

Eterovick, P. C., & I. Sazima. 2004. Anfíbios da Serra do Cipó. Amphibians from the Serra do Cipó. Minas Gerais - Brasil. Ed. PucMinas, Belo Horizonte.

Frost, D. R. 2008. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.2 (15 July, 2008). Disponível em: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Gotelli, N. J., & D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.

Gotelli, N. J., & G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.

Haddad, C. F. B. 2005. Anfíbios. In: Bampi, M. I., Machado, A., & O., Mielk (coord.), *Lista da fauna brasileira ameaçada de extinção: incluindo espécies quase ameaçadas e deficientes em dados*. Ed. Biodiversitas.

Haddad, C. F. B., & C. P. A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience* 55: 207-217.

Hero, J., Magnusson, W. E., Rocha, C. F. D., & C. P. Caterall. 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the Central Amazon Rain Forest. *Biotropica* 33: 131-141.

Heyer, W. R., McDiarmid, R. W. & Weigmann, D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7: 100-111.

Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. C., & M. S. Foster. 1994. *Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.

Inger, R. F., Voris, H. K., & K. J. Frogner. 1986. Organization of a community of tadpoles in rain forest streams in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 2:193-205.

IUCN. 2008. *IUCN Red List of Threatened Species*. Disponível em: [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org), acessado em 03/02/2009.

IUCN, Conservation International, and NatureServe. 2008. An Analysis of Amphibians on the 2008 IUCN Red List. Disponível em: [www.iucnredlist.org/amphibians](http://www.iucnredlist.org/amphibians), acessado em: 03/02/2009.

Krebs, C.J. 2009. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco.

Lips, K. B., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J. D., Alford, R. A., Voyles, J., Carey, C., Livo, L., Pessier, A. P., & J. P. Collins. 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 3165-3170.

McDiarmid, R. W., & R. Altig. 1999. Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press.

Pechmann, J. H. K., Scott, D. E., Semlitsch, R. D., Caldwell, J. P., Vitt, J., & J. W. Gibbons. 1991. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253: 892-895.

Peltzer, P. M., & R. C. Lajmanovich. 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 13: 1833-1842.

Primack, R. B., & E. Rodrigues. 2001. *Biologia da conservação*. Ed. Planta, Londrina.

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.

Santos, T. G., Rossa-Feres, D. C., & L. Casatti. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia Série Zoologia* 97: 37-49.

Simberloff, D., & T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.

Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1: 1-21.

## Capítulo 1

---

*Relating abundance of predators and water depth to species richness and guild composition of subtropical tadpole communities*

## **Relating abundance of predators and water depth to species richness and guild composition of subtropical tadpole communities**

Communities of lakes and ponds are good study models of community structure and in many instances large portions of the total variability can be explained by simple factors. The community structure of such systems has been shown to be affected by resource competition, predation and period of water permanency or hydroperiod (Chase & Leibold, 2003). While the role of competition in natural communities, not only in ponds, is a controversy issue in ecology (Gotelli & McCabe, 2002), the role of permanency and predators has been widely recognized by experimental and observational studies (e.g. Leibold, 1999; Wilbur, 1987).

In an extensive review of ecology from pond systems Wellborn et al. (1996) pointed out that permanency gradient structures communities of many taxonomic groups in ponds. In a theoretical model, they identify two main environmental filters driving the occupancy of ponds ranging in permanency degree: dry, at most ephemeral ponds and fish predators, in most permanent habitats. In the model, ponds with intermediate permanency are less susceptible to dry, than the small ephemeral ones, and shelter invertebrate predators, but not fish. Within this scenario, where the entrance in a given pond is ruled by such filters, distinct species traits to deal with water permanency periods and predators are expected (Richter-Boix et al., 2007), and have been documented for many groups.

Larval amphibians are important components of ponds, playing a variety of ecological roles, such as consumers, preys and ecosystem engineers (McDiarmid & Altig, 1999; Flecker et al., 1999). They show great morphological diversity and are found in a wide variety of microhabitats (Altig & Johnston, 1989). In spite of its high importance in terms of biomass and function in such systems, tadpole ecology has been poorly studied when compared to other freshwater organisms (e.g., fishes and macroinvertebrates) (Altig et al., 2007).

The current knowledge about tadpole ecology is mostly based on laboratorial and mesocosmos experiments using species of temperate regions (e.g., Wilbur, 1987; Harris & Wilbur, 1988; Skelly, 1996; Kiesecker, 1996), and observational studies conducted in tropical and temperate zones (e.g., for tropical region: Conte & Rossa-Feres, 2006; Eterovick & Sazima, 2000; Gascon, 1991, Parris, 1999; e.g., temperate region: Richter-Boix & Llorente, 2001; Smeltish et al., 1996; Wild, 1996). If some contrasting results are found, many studies point out common patterns and processes, as the evidence for the permanency-predation gradient structuring tadpole communities. The role of such gradient for tadpole communities was proposed by Heyer et al. (1975), and also recognized in more recent extensive reviews by Wilbur (1997) and Alford (1999), besides Wellborn et al. (1996).

Tradeoffs of some tadpole species toward permanency-predation gradient were also reported. Good examples are the rapid larval development of some species that occupy temporary ponds (Skelly, 1996), and unpalatability of some species that coexist with predatory fishes (Hero et al., 2001). Also behavioral changes and other phenotypic plasticity are related with these environmental constraints (Kopp et al., 2006; Richter-Boix et al., 2007). Given the presence of adaptative traits, one should expect an effect of the permanency-predation gradient on the distribution of whole guilds of tadpoles in ponds. However, this hypothesis remains mostly untested. It is not unexpected as much of the tadpole research, including the determination of guilds, was only developed in the last years (McDiarmid & Altig, 1999) and we poorly known since what tadpoles eat (Altig et al., 2007). When defining guilds, together with morphological features, some authors did it based in presumed food consumption or behavioral features (e.g. Inger, 1986; McDiarmid & Altig, 1999).

In the present study, I evaluated the effect of the permanency-predation gradient on species richness of tadpoles in ponds. Also, I investigated the influence of additional potential variables on tadpole assemblages such as area, depth and heterogeneity of ponds (bank types and vegetation). Accordingly to previous studies, my expectation was that species richness would be well explained



by the permanency-predation gradient. Additionally, I hypothesized that the permanency-predation gradient should also explain tadpole guild composition in ponds. Guilds were determined using a classification analysis based mostly on the guidelines of Altig & Johnston (1989). Both morphological and ecological traits were used to define guilds.

## **Materials and methods**

### **Study area**

The study was carried out in the municipality of Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, Serra do Sudeste, southern Brazil (between 30°57' and 31°03' S, 53°25' and 53°89' W). The vegetation is composed by grassland with scattered trees or small forest patches. Large forest patches are present in hilly sites and valleys (Fig. 1A). The major land use is cattle and sheep grazing (Fig. 1B). The climate is classified as Temperate Humid (Te Um), with annual mean temperature of 16.8 °C and a total annual precipitation of about 1588 mm (Maluf, 2000).

### **Sampling**

I selected 38 ponds, distant between 300 m and 80 km from each other (Fig. 2). Ponds varied in terms of size and permanency. Tadpoles and potential predators were sampled in the end of the austral spring (November 2007) and summer (January 2008), in each pond. Each sampling event consisted of five-seven consecutive days. I opted to sample ponds in summer and spring because they are the periods of higher anuran species richness in subtropical climate (see Both et al., 2008; Canavero et al., 2008).

I swept all around the ponds, once only, using a dip net (0.4 x 0.3 m, 0.5 mm mesh), to collect tadpoles and potential predators. Specimens collected were immediately fixed and stored in 10% formalin. Tadpoles were identified to species level, and potential predators to families. The

specimens are housed at the Herpetological Collection of the Universidade Federal de Santa Maria (ZUFMS).

### **Variables**

I measured physical and biotic variables of ponds (Table I and Table II, respectively). I measured area and depth at each pond in each collection event. For depth, I took between three and six measures in each pond depending on their size. In the analysis I used the mean depth in each collection event and maximal depth observed, independent of the sample event. For area, I took distinct measures depending on pond format (eg. elliptical, rectangular, triangular, circular, trapezoidal) with a type meter. I used the ratio between the flooded areas of the two sample events (summer area/spring area) as a measure of pond permanency (Table I).

I recorded the hydrophyte richness in the pond and vegetation types present on the pond banks (grassy low, grassy high, shrubs, arboreal). The hydrophytes considered were floating and emergent macrophytes. I calculated the richness and abundance of potential predatory families of aquatic insects (Odonata, Coleoptera, Heteroptera, and Hemiptera) and fishes (Table II) (see Wilbur, 1997). I included leeches in a single category (Hirudinea). In the remaining text, invertebrate richness refers to number of potential predator families.

### **Statistical analyses**

#### **Spatial structure**

It has been well demonstrated that the spatial autocorrelation, both from environmental constraints or community process, violates statistical assumption of independence and could increase the probability of Type I error (Legendre et al., 2004). Prior to the analysis related with main goals, I measured the spatial autocorrelation of data. I tested through Mantel test the spatial autocorrelation

of pond richness and the spatial structure of species composition comparing such matrices with the geographical distance matrix of ponds. The distance matrix of richness was obtained using Euclidean distances, and that for species composition using the Bray-Curtis index. The description of the use of Mantel test for spatial analysis approach is available in Dale et al. (2002). Neither the pond richness, nor the species composition showed correlation with geographical distances ( $r = 0.09$ ,  $P = 0.97$ ;  $r = 0.04$ ,  $P = 0.17$ , respectively). Therefore I conducted the subsequent analysis considering sampled ponds as independent sample unities.

### **Richness along environmental gradients**

I evaluated the relation of tadpole richness with environmental variables using Multiple Regression and a backward stepwise procedure (Zar, 1999). Fish occurrence was not included in the analysis because they were present in only four ponds, and only one of them was a predator (Characidae). The richness values used in models were obtained through individual-based rarefaction curves (Gotelli & Colwell, 2001). Richness values were standardized to 32 individuals. I chose this cut in order to avoid underestimation of the diversity of ponds with high abundance. It excludes ten ponds from the analysis. The rarefaction curves were constructed using EcoSim 7.72 software (Gotelli & Entsminger, 2007) and the regression model analysis was carried out in STATISTICA software (Statsoft, 2000).

### **Delineation of guilds**

I took as start point for guild delineation the work of Altig & Johnston (1989), revised by McDiarmid and Altig (1999). These guilds were based on developmental features, morphology and known or presumed feeding behavior and ecology of the tadpoles. All larvae of species pool present exotrophic development and were from lentic waterbodies. Following these works, I found tadpoles belonging to four guilds: benthic, nektonic, suspension-feeder type I and suspension-rasper.

I conducted a guild classification of the species pool based on eight variables related to morphological and ecological features, discarding criteria related with presumed food consumption. The morphological variables included were: eye position (dorsal/lateral), oral position (terminal, subterminal, ventral), spiracle position (lateral, terminal, ventral), dorsal and ventral tail fins height (higher than the tail muscle in the body tail juncture, or lower), and body height/width ratio (equal or higher than one, or lower than one). The ecological variables utilized were place of clutch deposition (directly in water, arboreal, or in foam nests), and presence/absence of school behavior. The terminology of oral position (terminal, ventral, anteroventral, subterminal, etc.) is highly variable in the literature (Altig & McDiarmid, 1999). Faivovich (2002) defined it based on an imaginary line that separates the oral disc from the body. A perpendicular line to the main body axis, corresponds to a terminal oral disc; acute angle to a subterminal; and a parallel line, to ventral oral disc. The author remarks that such definition does not work perfectly. Here, I recognized the three categories of oral position as a degree observed in the species pool, in a way quite compatible with Faivovich (2002). I opted to use body height-width ratio, instead of the terminology compressed, depressed, or slightly depressed, because it is variant in descriptions, and the ratio can be easily measured for all species. The species codification is presented in Table III. The classification of species into ecological guilds was conducted by Complete Linkage agglomerative clustering, grouping method that increase contrast between groups, using the Gower coefficient of similarity, suitable to multi-state categorical data (Legendre & Legendre, 1998).

### **Guild composition in ponds**

I evaluated the guild composition of ponds with environmental variables through Canonical Correspondence Analysis (CCA) (ter Braak, 1986). I compiled a table with the abundance of the guilds in each pond, obtained by summing abundances of species belonging to the same guild, independent of sample event. Guild abundance data were standardized dividing observed values by

marginal totals of corresponding lines (total abundance of each guild) and columns (total abundance of each pond) of matrix. I employed a forward procedure and selected manually environmental descriptors based on additional explained variation, in order to remove correlated variables. The significance of each variable was tested by the Monte Carlo permutation test (with 999 permutations). The variables tested were: i) area in spring and ii) in summer, iii) mean depths in spring and iv) in summer, v) maximal depth, vi) degree of permanency, vii) predator abundance, viii) predator richness, ix) hydrophyte richness and x) number of vegetation types in the pond banks. Because the occurrence of rare species tends to obscure community patterns by introducing a large number of zeros, and can increase the total inertia of the species data set (ter Braak & Smilauer, 1998). I used a Monte Carlo permutation test (with 999 permutations) to test the significance of the overall significance of the ordination axes. The ordination and permutation tests were performed using CANOCO 4.0 for Windows software (ter Braak & Smilauer, 1998).

## **Results**

### **Species richness**

Of the 38 ponds with water in the spring sampling, only 22 retained water in the following summer sampling. The permanency degree of ponds ranged from zero, observed in 17 ponds that fully dried, to 1.0, observed in a single pond. Fishes were sampled in only four ponds, while macroinvertebrate predators were present in all of them. Tadpole richness and abundance of each pond are presented in Table IV. A total of 10,852 individuals and tadpoles of 21 species was collected in the two sampling events. Tadpoles belonged to families Cycloramphidae (1), Hylidae (7), Leiuperidae (5), Leptodactylidae (6) and Microhylidae (1). The species list, total abundance, frequencies of occurrence in ponds and presence in spring and summer collection are given in Table V.

Pond richness ranged from 1 to 8 species (mean = 4.3, sd = 2.4). Pond abundances ranged from 1 to 1921 individuals (mean = 285.6, sd = 471.4). The most abundant species was *Scinax granulatus* (n = 1904), followed by *Leptodactylus ocellatus* (1754), *S. fuscovarius* (n = 1713), *Elachistocleis bicolor* (n = 1639) and *Physalaemus biligonigerus* (n = 1292) (Table V). The most frequent species was *Physalaemus gracilis* (60% of the ponds), followed by *Dendropsophus minutus* (42%), and *E. bicolor* (40%). *Limnomedusa macroglossa* and species of the *Leptodactylus* genus, except *L. ocellatus*, occurred in less than 10% of samples.

Abundance of predators was the single variable explaining tadpole richness ( $R^2 = 0.23$ ,  $F_{1,26} = 8.88$ ,  $P < 0.016$ , Fig. 3). Pond permanency was the last variable removed from the model, with a  $p$ -value close to significance ( $P = 0.06$ ).

### **Guild classification**

Tadpoles belonging from the same genus were usually classified together, excepted by species of the genus *Leptodactylus* (Fig. 4). The species *L. ocellatus* and *L. chaquensis*, belonging to the *L. ocellatus* group, were segregated from the other *Leptodactylus* species, which belongs to the *L. fuscus* group, by the presence of school behavior. The group I include only species of Hylidae and was characterized by tadpoles with the body height-width ratio near or higher than one, what includes nektonic and the suspension-rasper guilds. The group II includes tadpoles of five families. The group included species characterized by body height-width ratio lower than one. With about 50% of similarity we have four groups, corresponding to Altig & Johnston (1989) guild classification. The final classification revealed seven guilds: suspension-rasper (Sr), nektonics (N), suspension-feeder (Sf), benthonics with foam nests with and without school behavior (BI and BII), and benthonics without foam nests with lateral and dorsal eyes (BIII and BIV) (Fig. 4). The characterization of the guilds is presented in Table VI. Because the guild nomination was made looking for matching with previous classifications, I maintained suspension-rasper and suspension-

feeder, nomination related with food consumption, in spite of such feature had been not included in the present study.

### **Guild composition**

The CCA analysis revealed that guild composition of ponds was best explained by abundance predators and pond depth (Fig. 5). The inertia explained by the first axis and the overall ordination were significantly higher than expected by chance ( $F = 2.36$ ,  $P = 0.06$  and  $F = 1.92$ ,  $P = 0.02$ , respectively). The first four axes explained 47.3% of the total variation. The first axis alone explained 10.6% of the total inertia, and the second 5.9% additional. The first axis was positively related to abundance of predators ( $r = 0.67$ ) and spring mean depth ( $r = 0.65$ ). The second axis was positively related with mean depth in spring ( $r = 0.34$ ) and negatively with abundance of predators ( $r = -0.32$ ).

Most ponds that completely dried in summer were grouped at triplot and were distinct from such ones that kept water (Fig. 5). The distribution of guilds in the biplot shows that most benthonic guilds were associated to shallow ponds and low abundance of predators (guilds BII, BIII and BIV). These guilds were also associated to ponds that completely dried. The exception was guild BI, which forms tadpole schools, that was positively related with abundance of predators. Nektonic tadpoles were positively related with the spring depth. *Elachistocleis bicolor*, the only suspension-feeder, appeared near the origins of both axes. *Phyllomedusa iheringii*, suspension-rasper, was positively associated with the first axis, in opposition to BII, that was the guild most negatively related with such axis.

### **Discussion**

#### **Guild classification**

The guild delineation/classification was not specifically the focus of this study; however it was a necessary step for further analysis where I accessed guild composition. The guild delineation was mostly congruent with previous studies (Altig & Johnston, 1989; McDiarmid & Altig, 1999). Species were initially segregated by hydrodynamic traits such as body height/width ratio and compressed/depressed forms. Further divisions resulted in the Altig & Johnston (1989) guild classification. The benthonic group defined was further separated in four guilds.

Benthonic species were initially separated in two groups based mostly on the presence of foam nests (BI-BII, BIII-BIV, Fig. 4). Foam nests protect embryos against drying and thus allow species to exploit unpredictable ephemeral habitats (Heyer, 1969; Vasconcelos & Rossa-Feres, 2005). This foam-building group (BI-BII) was composed by species *Leptodactylus* and *Physalaemus* and was further separated in guilds presenting (BI) or not (BII) school behavior. Guild BI was composed by species of the *Leptodactylus ocellatus* group. Considering that guilds are composed by species that use resources in a similar way (Root, 1964), it seems logical that the first group, which forms schools and occupy ponds larger than other *Leptodactylus* species, would belong to a distinct category. The benthonic species that lay eggs directly in water (BIII-BIV) was further separated according to eye position. The two species of *Hypsiboas* (BIII) present lateral eyes, while *Limnomedusa macroglossa* and *Pseudopaludicola falcipes* have eyes located dorsally.

The classification obtained was not congruent with McDiarmid & Altig (1999) for *Hypsiboas* species, formerly *Hyla*. Reviewing the work of Altig & Johnston (1989), they placed most *Hyla* species in nektonic guild. Since a recent phylogenetic review of Hylidae, many species of *Hyla* were transferred to other genera (Faivovich et al., 2005, see also Frost et al., 2006). The morphology of *Hypsiboas pulchellus* and *Hypsiboas albobunctatus*, excepting by lateral eyes, was more compatible with benthonic forms, and both species were recorded in shallow ponds. *Dendropsophus minutus*, the new name for old *Hyla minuta*, in our classification remains in nektonic guild, together with *Scinax* species and *Pseudis minuta*. The last species was also included in Hylidae by Faivovich et al. (2005),



but according with previous classifications our nektonic guild would be composed by Pseudidae and Hylidae. The commented examples agree to McDiarmid & Altig (1999) expectation: the delineation of tadpole guilds would improve with the increase about knowledge regarding tadpole functional morphology and phylogeny. I did not test how much of guild classification was related to phylogeny, but it is expected that species sharing high similarity in evolutionary constraints would have high probability of sharing the same guild (Simberloff & Dayan, 1991). Indeed, some guilds of this study seem to reflect it. Extensive research, including more ecomorphological features and new phylogenetic hypothesis, is needed to clarify this point (McDiarmid & Altig, 1999).

### **Tadpole richness and guilds across environmental gradients**

Pond studied were widely distributed in a heterogeneous landscape and showed great variation in physical and biotic features. Abundance of predators explained alone tadpole richness and, together with water depth, also guild composition. Permanency degree was not associated with richness or composition, contrasting with the initial hypothesis. The exclusion of ponds with abundances lower than 32 individuals in the analysis could have influenced the removal of permanency degree from richness model, because most ponds excluded were those ephemeral where only few species were recorded. Alternatively, macroinvertebrates could shelter much of the explicability related with permanency, because themselves are affected by such gradient (Wellborn et al., 1996; Stenert & Maltchik, 2007).

Predators could affect communities in a variety of ways, as by direct predation pressure reducing survival; by elimination of superior competitors that gives space to weaker ones; by differential predation size directed (Begon et al., 2006). Examples of all these situations are known for tadpole communities. Fish predators, suggested by Wellborn et al. (1996) as a filter in pond systems, could have strong negative impact upon tadpoles density (Kats et al., 1988); but some species, mostly unpalatable, can live with them (Hero et al., 2001). Wilbur (1987) showed that the

result of competitive interactions between tadpole species changes depending on the presence or the absence of predators that, by consuming tadpoles of the strong competitor, prevent the mortality of the weaker species. Predation mediating coexistence was also suggested in many studies in which predators are predominantly macroinvertebrates (e.g. Richter-Boix et al., 2007; Both et al., *in press*). The predation pressure exerted by macroinvertebrates seems to be attenuated by their size-limitation, that reduces initial densities and allow survivors grow faster (Wilbur, 1997). In sum, invertebrate predators could promote coexistence by reducing or preventing intraespecific (tadpoles of same species but distinct cohorts) and interespecific competition (Alford, 1999). This hypothesis is plausible to explain the higher species richness associated with higher abundance of predators observed in this study.

In spite of the richness increasing with predator abundance, not all species were able to inhabit a system with high abundance of predators. Some groups were associated with ponds where low predator abundance was recorded, while others were positively associated with abundance of predators. If species with rapid larval development need high activity levels that increases predation risk (Skelly & Werner, 1990), it seems logical that they will use ponds with lower predator abundance. In this study the guild BII composed by species with short larval periods, was negatively related with abundance of predators and also appears more near to ephemeral ponds. The guild BI, the most positively associated with abundance of predators (Fig. 5), has also short larval period and high activity, but it was characterized by presence of schools, an aggregative behavior that could reduce predation (Heyer, 1969). In another way, species with lower developmental rates, as most Hylidae, could co-exist with predators by changing and/or reducing activity, consequently reducing predation risk (Alford, 1999).

The mean depth observed in spring was also related with guild composition. It was strongly correlated with the maximal depth observed. The position in water column was not used for guild delineation but, following Altig & Johnston (1989), the distinct guilds are intrinsically related with

the position in water column used and/or swimming abilities. Species with very high tail fins and compressed, as example, would be more restricted in shallow ponds than species with low tail fins and depressed body. Other studies also related species or species groups with depth gradient. Eterovick & Fernandes (2001) studied microhabitats used by tadpoles in streams and found that position in water column and water depth were relevant characters to differentiate tadpole species. Rossa-Feres & Jim (1996) showed the relation with some tadpole species with deeper and shallower portions of ponds.

The theoretical model proposed by Wellborn et al. (1996) elect fish presence and drought as main filters across permanency-predation gradient. In ponds sampled in this study, few of them presented fish and only one housed a predatory species. Therefore, beginning and intermediate positions of the gradient were accessed, and the change would be directed by drought and invertebrate predators. The results pointed the role of predators, and not permanency. But ephemeral ponds are those with fewer predators and the permanency filter could not be discharged. The guild composition changed across the gradient, depending on ability to lead with predators and body hydrodynamic of groups. Such conclusions make possible predictions about structure of tadpole communities in ponds in a multispecies approach, which have been widely employed by aquatic ecologists in order to access patterns of other freshwater organisms (Chase & Leibold, 2003).

## **References**

- Alford, R. A. 1999. Ecology: resource use, competition and predation. In McDiarmid, R. W. & R. Altig (eds), *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London: 240-278.
- Altig, R., & Johnston, G. F. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 81-109.

Altig, R., Whiles, M. R., & Taylor, C. L. 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater Biology* 52: 386-395.

Begon, M., Harper, J. L., & C. R. Townsend. 2006 *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4<sup>th</sup> ed. Blackwell Publishing, Malden/Oxford/Victoria.

Both, C., Solé, M., Santos, T. G., & Cechin, S. Z. *In press*. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologia*.

Both, C., Kaefer, I. L, Santos, T. G., & S. Z. Cechin. 2008. An austral anuran assemblage in the Neotropics: seasonal occurrence correlated with photoperiod. *Journal of Natural History* 42: 205-222.

ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.

ter Braak, C. J. F., & P. Smilauer. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for windows: software for canonical community ordination, version 4*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.

Canavero, A., Arim, M., Naya, D. E., Camargo, A., Rosa, I., & R. Maneyro. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology* 4: 29-41.

Chase, J. M., & M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago/London.

Conte, C. E., & D. C. Rossa-Feres. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 162-175.

Dale, M., Dixon, P., Fortin, M. J., Legendre, P., Myers, D., & M. Rosenberg. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography* 25: 558-577.

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. Sazima. 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat and predation. *Amphibia-Reptilia* 21: 439-461.

Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics* 18:367-393.

Faivovich, J., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A., & W. C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to the Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1-240.

Flecker, A. S., Feifarek, B. P., & B. W. Taylor. 1999. Ecosystem engineering by a tropical tadpole: density-dependent effects on habitat structure and larval growth rates. *Copeia* 2: 495-500.

Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sa, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. C., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P. Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green, D. M., & W. C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Natural History Museum* 297: 1-370.

Gascon, C. 1991. Population- and community-level analyses of species occurrences of central Amazonian rain forest tadpoles. *Ecology* 72: 1731-1746.

Gotelli, N. J., & G. L. Entsminger. 2007. EcoSim: Null models software for ecology (version 7). Acquired Intelligence Inc. & Kesy-Bear, Jericho. Available on: <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.

Gotelli, N. J., & D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.

Gotelli, N. J., & R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.

Hero, J., Magnusson W. E., Rocha, C. F. D., & C. P. Caterall. 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the Central Amazon Rain Forest. *Biotropica* 33: 131-141.

Heyer, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 421-428.

Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & D. L. Weigmann. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7: 100-111.

Inger, R. F., Voris, H. K., & K. J. Frogner. 1986. Organization of a community of tadpoles in rain forest streams in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 2:193-205.

Kats, L. B., Petranka, J. W., & A. Sih. 1988. Antipredator defenses and the persistence of amphibian larvae with fishes. *Ecology* 69: 1865-1870.

- Kiesecker, J. 1996. pH-mediated predator-prey interactions between *Ambystoma tigrinum* and *Pseudacris triseriata*. *Ecological Applications* 6: 1325-1331.
- Kopp, K., Wachievski, M., & P. C. Eterovick. 2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology* 84: 136-140.
- Legendre, P., & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M., Casgrain, P., & J. Gurevitch. 2004. Effects of spatial structures on the results of field experiments. *Ecology* 85(12): 3202-3214.
- Leibold, M. A. 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evolutionary Ecology Research* 1999: 73-95.
- Maluf, J. R. T. 2000. Nova classificação climática do Estado do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Agrometeorologia* 8: 141-150.
- McDiarmid, R. W., & R. Altig. 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Parris, K. M., & M. A. McCarthy. 1999. What influences the structure of frog assemblages at forest streams? *Australian Journal of Ecology* 24: 495-502.
- Richter-Boix, A., & G. A. Llorente. 2007. A comparative study of predator-induced phenotype in tadpoles across a pond permanence gradient. *Hydrobiologia* 583: 43-56.
- Root, R. B. 1964. Ecological interactions of the chestnut-backed chickadee following a range extension. *Condor* 66:229-238.

Rossa-Feres, D. C., & J. Jim. 1996. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 309-316.

Santos, T. G., Rossa-Feres, D. C., & L. Casatti. 2007. Diversidade e distribuição espaço temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia Série Zoologia* 97: 37-49.

Semlitsch, R. D., Scott, D. E., Pechmann, J. H. K., & J. W. Gibbons. 1996. Structure and dynamics of an amphibian community: evidence from a 16-year study of a natural pond. In Cody, M. L., & J. Smallwood (eds), *Long-term studies of vertebrate communities*. Academic Press, Orlando: 217-248.

Simberloff, D., & T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.

Skelly, D. K. 1996. Pond drying, predators, and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. *Copeia* 1996: 599-605.

Skelly, D. K., & E. E. Werner. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology* 71: 2313-2312.

Snodgrass, J. W., Komoroski, M. J., Bryan, A. L., & J. Burger. 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology* 14: 414-419.

StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. Available at: [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

Stenert, C. & L. Maltchik. 2007. Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. *Marine and Freshwater Research* 58: 993-1001.



Vasconcelos, T. S., & D. C. Rossa-Feres. 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 5: BN0175022005.

Wellborn, G. A., Skelly, D. K., & E. E. Werner. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337-363.

Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 143-1452.

Wilbur, H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279-2302.

Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Table I – Physical features of 38 sampled ponds measured in spring 2007 (“I”, November) and summer 2008 (“II” January) in Caçapava do Sul, southern Brazil.

<b>Pond</b>	<b>Latitude (grad)</b>	<b>longitude (grad)</b>	<b>area I (m<sup>2</sup>)</b>	<b>area II (m<sup>2</sup>)</b>	<b>mean depth I (cm)</b>	<b>mean depth II (cm)</b>	<b>maximal depth (cm)</b>	<b>permanency degree</b>
<b>P1</b>	30.79	53.25	23.3	12.9	14	9	20	0.6
<b>P2</b>	30.76	53.27	29.4	-	18	-	28	0.0
<b>P3</b>	30.83	53.48	14.8	-	5	-	8	0.0
<b>P4</b>	30.87	53.30	109.3	-	8	-	12	0.0
<b>P5</b>	31.00	53.39	42.1	-	18	-	27	0.0
<b>P6</b>	30.87	53.40	216.3	-	19	-	27	0.0
<b>P7</b>	31.01	53.50	72.3	63.5	18	12	23	0.9
<b>P8</b>	30.61	53.65	30.7	6.1	33	7	64	0.2
<b>P9</b>	30.77	53.62	6.8	-	9	-	17	0.0
<b>P10</b>	30.57	53.64	11.8	8.6	23	10	36	0.7
<b>P11</b>	30.63	53.66	37.6	13.5	24	12	38	0.4
<b>P12</b>	30.72	53.70	3.1	-	9	-	11	0.0
<b>P13</b>	30.57	53.73	10.7	-	14	-	25	0.0
<b>P14</b>	30.68	53.75	95.4	80.9	14	9	16	0.8
<b>P15</b>	30.65	53.52	117.3	104.6	15	13	30	0.9
<b>P16</b>	30.66	53.57	50.7	28.1	20	9	36	0.6
<b>P17</b>	30.83	53.38	7.0	-	8	-	12	0.0
<b>P18</b>	30.86	53.58	49.1	-	7	-	10	0.0
<b>P19</b>	30.76	53.47	88.6	32.5	14	8	25	0.4
<b>P20</b>	30.71	53.48	8.6	-	15	-	29	0.6
<b>P21</b>	30.83	53.46	37.8	31.2	9	7	13	0.8
<b>P22</b>	30.85	53.52	1294.0	1213.7	21	19	42	0.9
<b>P23</b>	30.91	53.55	76.9	47.6	12	8	16	0.6
<b>P24</b>	30.64	53.78	19.4	-	8	-	10	0.0
<b>P25</b>	30.66	53.74	10.2	-	8	-	22	0.8
<b>P26</b>	30.77	53.72	115.1	4.6	16	13	35	0.0
<b>P27</b>	30.85	53.75	168.8	-	12	-	26	0.7
<b>P28</b>	30.68	53.89	2.8	-	9	-	8	0.0
<b>P29</b>	30.97	53.67	249.7	37.1	13	4	21	0.1
<b>P30</b>	30.96	53.75	116.6	90.8	10	10	15	0.8
<b>P31</b>	30.90	53.53	227.5	226.7	16	13	21	1.0
<b>P32</b>	31.02	53.67	100.4	-	13	-	23	0.0
<b>P33</b>	31.03	53.74	441.0	337.6	19	16	33	0.8
<b>P34</b>	30.90	53.54	66.4	49.4	22	11	35	0.7
<b>P35</b>	30.89	53.52	51.4	47.4	24	12	35	0.9
<b>P36</b>	30.77	53.68	36.6	-	7	-	10	0.0
<b>P37</b>	30.94	53.50	2.5	-	3	-	5	0.0
<b>P38</b>	30.68	53.67	36.7	-	12	-	17	0.0

Table II – Biotic features of 38 ponds sampled in Caçapava do Sul, southern Brazil.

Pond	marginal vevation types	Hydrophite richness	predators abundance	predators richness	fish presence
P1	2	4	88	10	0
P2	3	6	13	6	0
P3	1	3	30	9	0
P4	3	4	164	10	0
P5	1	5	91	12	0
P6	3	7	104	14	0
P7	2	4	118	8	0
P8	2	2	55	12	0
P9	1	4	14	5	0
P10	2	4	49	10	1
P11	2	6	99	9	0
P12	1	2	60	7	0
P13	1	4	11	4	0
P14	1	3	56	8	0
P15	4	4	14	4	0
P16	4	7	217	12	0
P17	1	2	12	5	0
P18	1	4	28	6	0
P19	2	6	68	8	0
P20	1	0	92	7	1
P21	2	3	19	7	0
P22	1	4	163	10	0
P23	1	3	99	5	0
P24	2	0	2	2	0
P25	3	3	25	7	0
P26	4	3	87	7	0
P27	1	5	104	10	0
P28	2	4	16	6	0
P29	3	2	141	8	0
P30	2	0	61	9	0
P31	2	5	128	13	0
P32	3	6	29	5	0
P33	3	5	429	9	1
P34	3	2	72	8	0
P35	4	5	32	10	0
P36	2	7	39	10	0
P37	2	0	8	4	0
P38	2	11	11	6	0

The number of marginal vegetation types considered were based in general forms: grassy low, grassy high, shrubs, arboreal. The hydrophite richness refers to number of floating and emergent macrophytes species, and predator richness to number of predator families.

Table III – Species codification for eight ecomorphological features describing the tadpole guilds.

Species	eye position	oral position	dorsal fin	ventral fin	spiracle position	body ratio (height/width)	school behavior	Clutch
<b>Cycloramphidae</b>								
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	1	3	0	0	1	2	0	1
<b>Hylidae</b>								
<i>Dendropsophus minutus</i>	0	2	1	1	1	1	0	1
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	0	3	0	0	1	2	0	1
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	0	3	0	0	1	2	0	1
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	0	1	0	1	2	1	0	2
<i>Pseudis minuta</i>	0	2	1	1	1	1	0	1
<i>Scinax fuscovarius</i>	0	2	1	1	1	1	0	1
<i>Scinax granulatus</i>	0	2	1	1	1	1	0	1
<i>Scinax sp.</i>	0	2	1	1	1	1	0	1
<b>Leiuperidae</b>								
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Physalaemus cuvieri</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Physalaemus gracilis</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Physalaemus riograndensis</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	1	3	0	0	1	2	0	1
<b>Leptodactylidae</b>								
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	1	3	0	0	1	2	1	3
<i>Leptodactylus fuscus</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Leptodactylus gracilis</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Leptodactylus latinasus</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	1	3	0	0	1	2	0	3
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	1	3	0	0	1	2	1	3
<b>Microhylidae</b>								
<i>Elachistocleis bicolor</i>	0	1	0	0	3	2	0	1

Legend: eye position = 1, dorsal / 0, lateral; oral position = 1, terminal / 2, subterminal / 3, ventral; spiracle position = 1, lateral / 2, ventral / 3, terminal; dorsal and ventral fins height = 1, higher than the tail muscle in the body tail juncture / 2, lower than the tail muscle in the body tail juncture; body height / width ratio = 1, equal or higher than one / 2, lower than one; clutch deposition = 1, directly in water / 2, arboreal / 3, with foam nests; school behavior = 1, present / 0, absent.

Table IV – Tadpole richness and abundance recorded in 38 sampled ponds in November 2007 and January 2008, at Caçapava do Sul, Brazil.

<b>Pond</b>	<b>Richness</b>	<b>Abundance</b>
P1	7	804
P2	1	4*
P3	4	423
P4	8	430
P5	7	818
P6	6	189
P7	6	82
P8	5	239
P9	1	5*
P10	3	24*
P11	7	359
P12	2	6*
P13	3	16*
P14	5	35
P15	5	36
P16	7	101
P17	3	47
P18	3	59
P19	7	1921
P20	1	7*
P21	6	354
P22	4	65
P23	8	64
P24	1	1*
P25	1	7*
P26	8	1538
P27	1	7*
P28	2	172
P29	8	1690
P30	8	343
P31	5	117
P32	3	104
P33	8	265
P34	3	137
P35	3	170
P36	3	158
P37	2	10*
P38	3	32

Legend: (\*) follows ponds with less than 32 individuals.

Table V – Abundance, frequency and period of occurrence of tadpoles of 21 species recorded in Caçapava do Sul, southern Brazil.

Species	abundance	frequency	spring	summer
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	15	3	*	
<i>Dendropsophus minutus</i>	372	16	*	*
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	15	4	*	
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	417	10	*	
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	163	5	*	*
<i>Pseudis minuta</i>	26	7	*	*
<i>Scinax fuscovarius</i>	1713	12	*	*
<i>Scinax granulatus</i>	1904	11	*	*
<i>Scinax</i> sp.	652	10	*	*
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	1292	12		*
<i>Physalaemus cuvieri</i>	99	11		*
<i>Physalaemus gracilis</i>	462	23	*	*
<i>Physalaemus riograndensis</i>	23	4	*	
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	38	7	*	*
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	3	2		*
<i>Leptodactylus fuscus</i>	5	1	*	
<i>Leptodactylus gracilis</i>	6	3	*	
<i>Leptodactylus latinasus</i>	23	3	*	*
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	231	2	*	*
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	1754	5	*	*
<i>Elachistocleis bicolor</i>	1639	15	*	*

Table VI – Characterization of seven tadpole guilds (Fig. 1) delineated with basis on eight ecomorfological species features.

Guild		Characteristics
Sr	Suspension-rasper	Body higher than width, lateral eyes and oral disc terminal. Superior dorsal fin low and ventral high. Distinct from all other guilds by the ventral spiracle and arboreal clutch.
N	Necktonic	Body higher than width, lateral eyes, lateral spiracle and subterminal oral disc. Eggs directly in water. Distinct from all other guilds by the higher tail fins (dorsal and ventral).
Sf	Suspension-feeder	Body lower than width, lateral eyes, and terminal oral disc. Low tail fins. Eggs directly in water. Distinct from all other guilds by terminal spiracle.
BI	Bentonic I	Body lower than width, dorsal eyes, lateral spiracle, ventral oral disc and low tail fins. Presence of foam nest. Distinct from all other guilds by the presence of school behavior.
BII	Bentonic II	Body lower than width, dorsal eyes, lateral spiracle, ventral oral disc and low tail fins. Presence of foam nest and absence of school behavior.
BIII	Bentonic III	Body lower than width, lateral spiracle, ventral oral disc and low tail fins. Eggs directly in water. Distinct from all other benthonic by lateral eyes.
BIV	Bentonic IV	Body lower than width, lateral spiracle, ventral oral disc, low tail fins. Eggs directly in water. The only benthonic form with dorsal eyes and egg deposition directly in water.

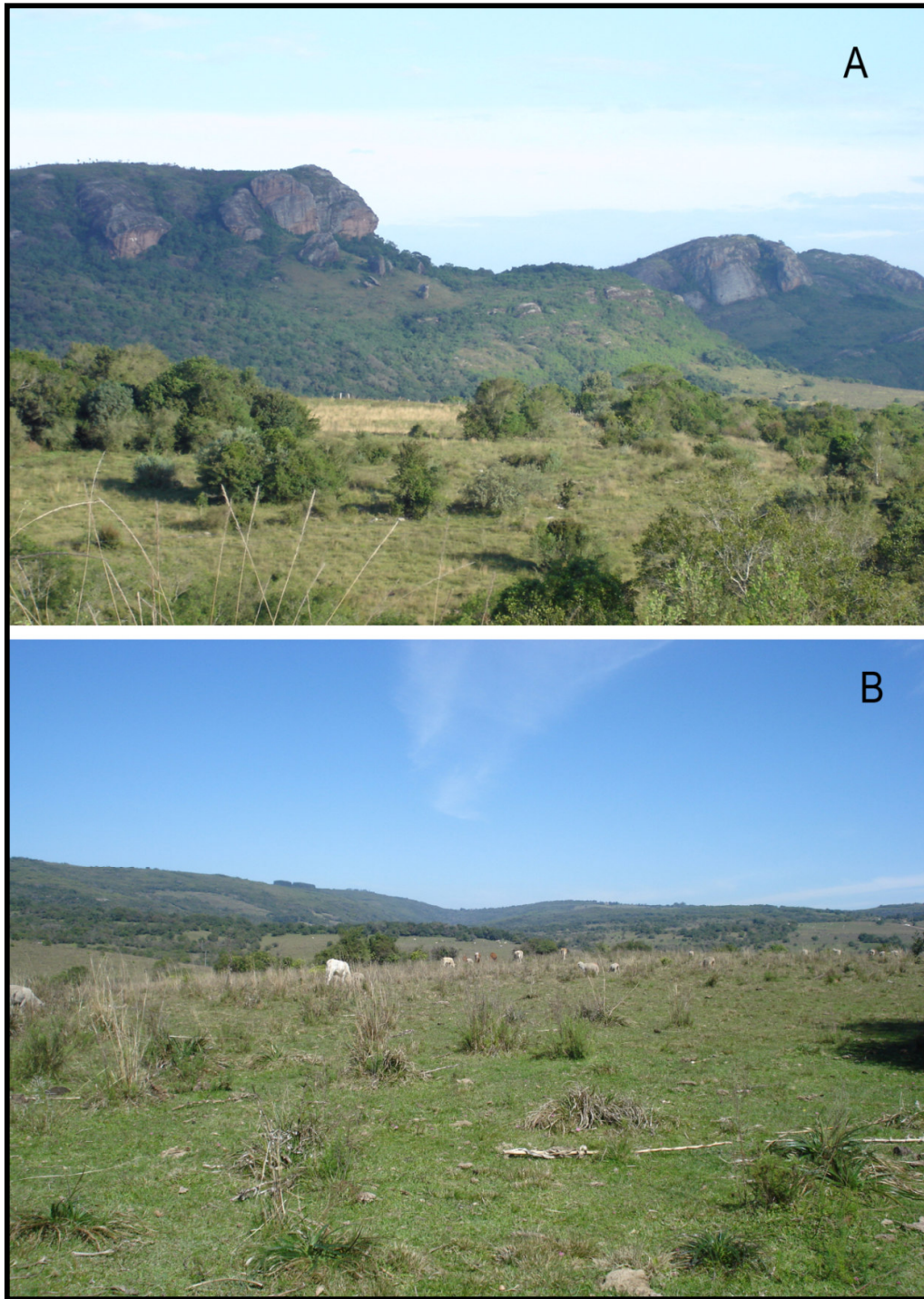


Figure 1 – Rural landscape of Caçapava do Sul, Southern Brazil. In A, a general view of vegetation mosaic formed by grasslands with scattered trees or small forest patches, and large forest patches in hilly sites and valleys. In B, cattle and sheep grazing, the major land use.



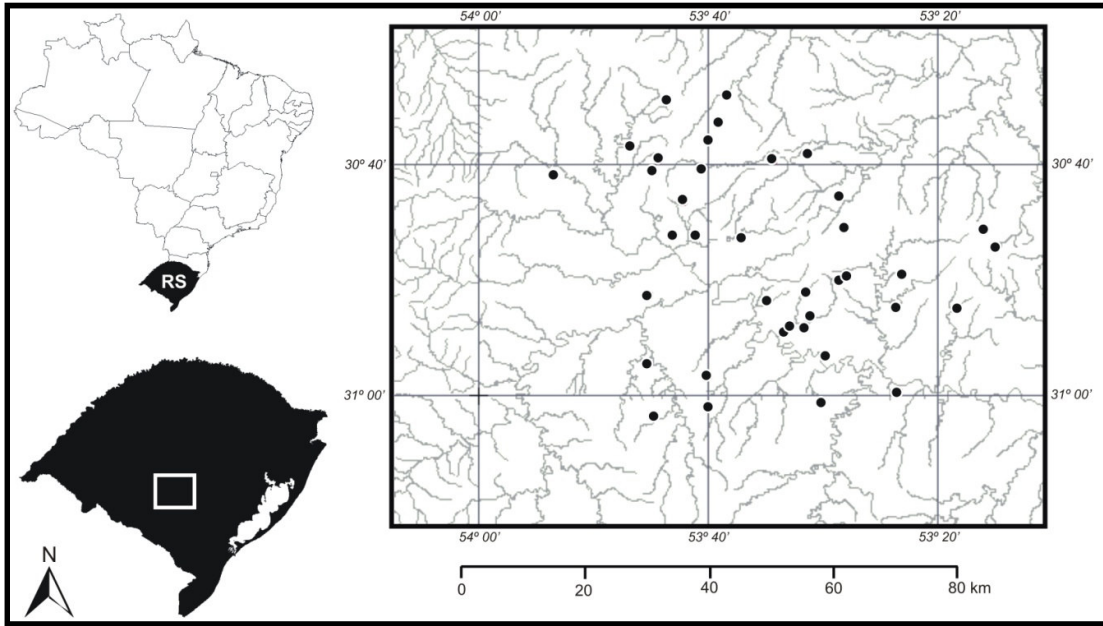


Figure 2 – Spatial representation of the 38 sampled ponds in Caçapava do Sul (between 30°57' and 31°03' S, 53°25' and 53°89' W), southern Brazil.

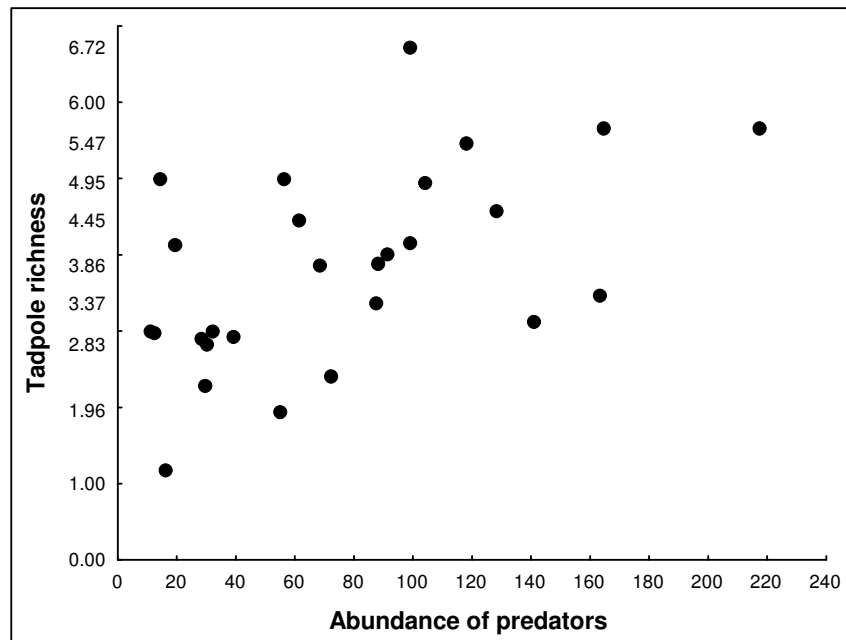


Figure 3 – Relationship between tadpole richness and abundance of predators observed in 38 ponds

$$(R^2 = 0.23, F_{1,26} = 8.88, P < 0.01).$$

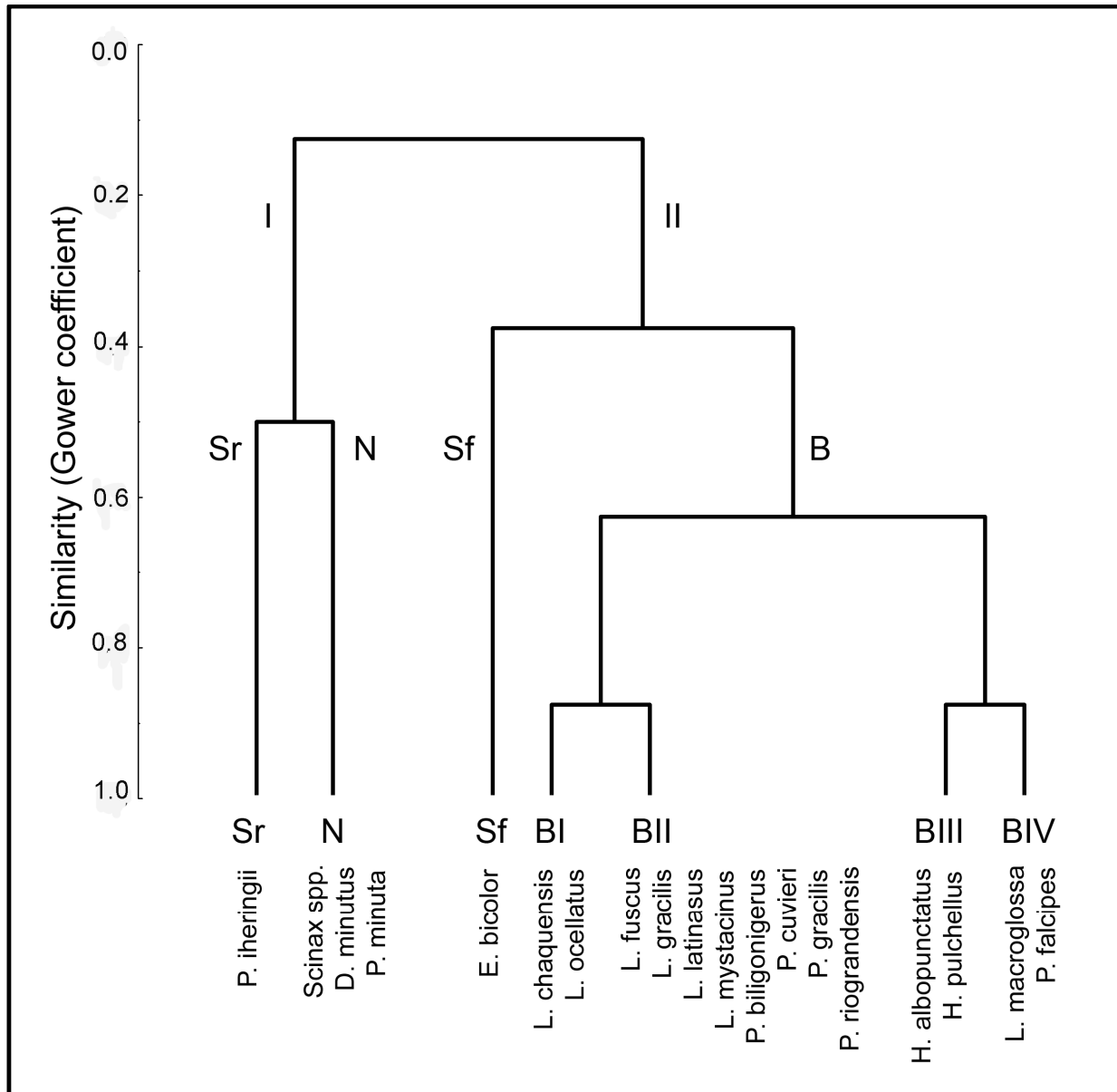


Figure 4 – Classification of 21 tadpole species into seven ecomorphological guilds on the basis of the variables presented in Table III. Species were classified through Complete Linkage, using Gower similarity index. Legend: Sr – suspension rasper; N – Nektonic; Sf – suspension-filter; BI -IV – benthonic of type I-IV.

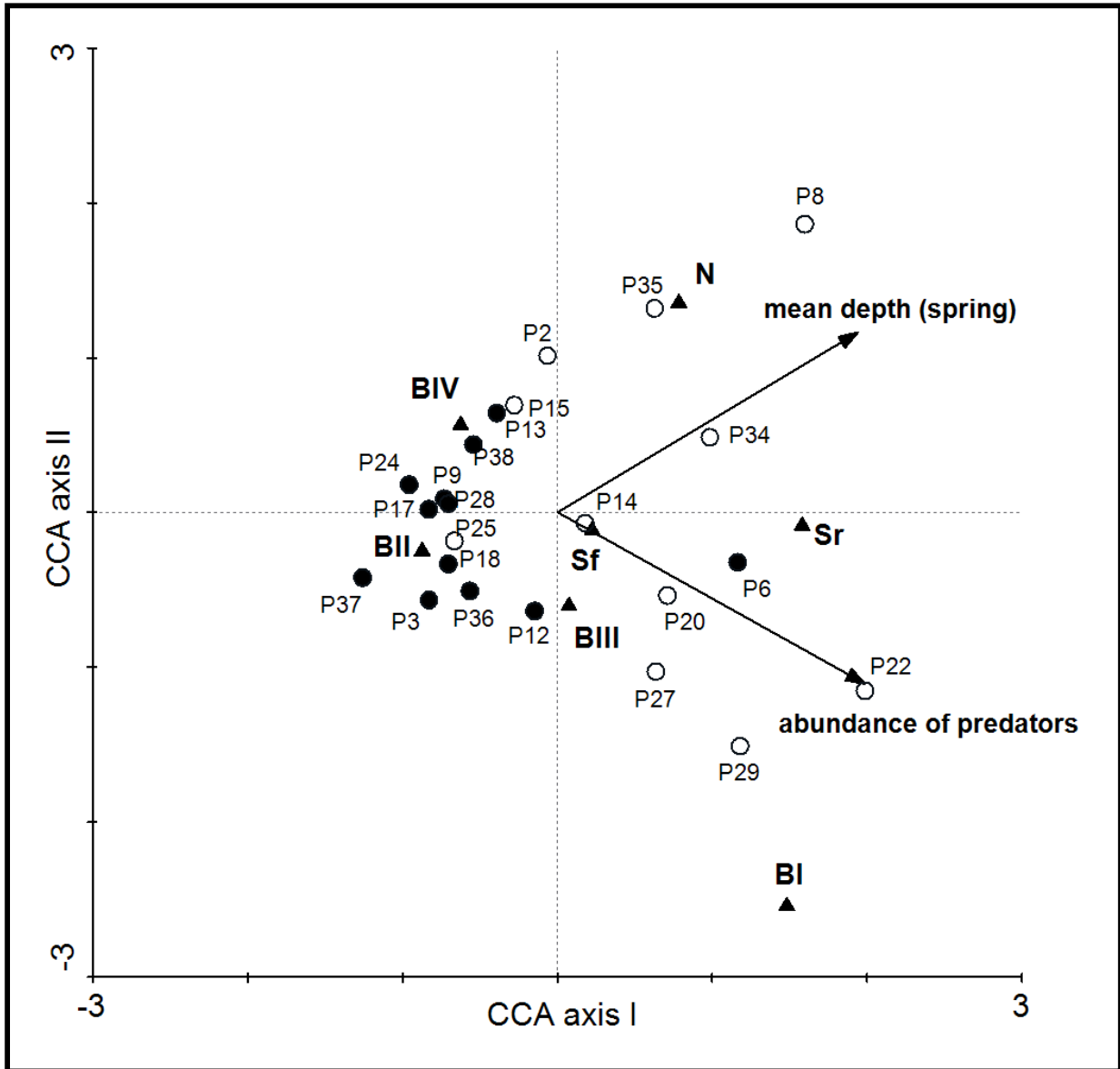


Figure 5 – Ordination triplot showing the first two axes of the Canonical Correspondence Analysis for seven tadpole guilds in 38 ponds. Lines indicate the environmental descriptors, triangles indicate guilds, and circles represent ponds. Ponds that dried in summer are illustrated with black circles, the white circles represent ponds that kept water in summer. Legend: Sr = suspension-rasper; Sf = suspension-filter; N = nektonic; B = benthonics, types I – IV.

## Capítulo 2

---

*Co-ocorrência de girinos em poças: quando guildas e regras de modelos  
nulos importam?*

## **Co-ocorrência de girinos em poças: quando guildas, estação e regras de modelos nulos importam?**

Compreender a relevância das regras de montagem para a estruturação das comunidades tem sido uma dos maiores desafios dos ecólogos. Por que algumas espécies nunca são encontradas em uma mesma comunidade? Por que outras são? Interações competitivas estão ditando o número máximo de espécies coexistentes? Estes são exemplos de perguntas recorrentes na literatura. O debate sobre a prevalência das regras de montagem teve como marco histórico o trabalho de Diamond (1975) que interpretou o padrão de distribuição de aves no arquipélago de Bismark como resultado de competição interespecífica e sintetizou suas observações em sete regras de montagem básicas. Connor & Simberloff (1979) re-analisaram os dados de Diamond através de modelo nulo e constataram que o padrão de distribuição encontrado não diferia significativamente do esperado ao acaso. Entretanto, o modelo nulo proposto foi criticado por ser muito restritivo, chegando a ser considerado tautológico por alguns autores (Gotelli & Graves, 1996). Passados trinta anos desde o trabalho de Diamond (1975), muitas propriedades estatísticas dos modelos nulos foram melhor compreendidas, particularmente devido a facilidades de simulações em computadores. Entretanto, alguns aspectos ainda são fontes de debates. Apesar de já antigo, o assunto vem recebendo crescente atenção nos últimos anos, particularmente na avaliação da generalidade das regras de montagem propostas por Diamond (1975) (Gotelli & McCabe, 2002).

A pesquisa corrente acerca de regras de montagem inclui aninhamento de espécies, distribuições em manchas e relação entre características das espécies e o ambiente. Entretanto, grande atenção ainda é dada aos padrões de co-ocorrência como resultado de interações competitivas (Gotelli & McCabe, 2002). Diversos estudos de padrões de co-ocorrência enfocam a coexistência de espécies pertencentes a uma mesma guilda, ou grupo taxonômico (e.g. Albrecht & Gotelli, 2002; Sfenthourakis et al., 2005; Ulrich & Zalewski, 2006). Nessa abordagem, procura-se testar se o

padrão de co-ocorrência é maior ou menor do que aquele que seria esperado ao acaso, seguindo a proposição analítica de Connor & Simberloff (1979).

Em recente meta-análise de 96 matrizes de presença-ausência, Gotelli & McCabe (2002) avaliaram padrões de co-ocorrência de diversos grupos taxonômicos e encontraram evidência de estruturação de comunidades para diversos organismos, principalmente dentro de grupos homeotérmicos. Eles não encontraram evidências de estrutura em comunidades de peixes, anfíbios, répteis e muitos invertebrados, exceto em comunidades de formigas. Com base nessa diferença entre grupos, foi sugerido que a estrutura de comunidades animais estaria ordenada em um contínuo ecológico (Gotelli & Rohde, 2002). Dessa forma, animais pequenos, com menor mobilidade e em pequenas populações seriam menos sujeitos às pressões de estruturação e portanto o padrão de co-ocorrência entre espécies deveria ser semelhante ao esperado ao acaso. Por outro lado, animais com maior mobilidade e/ou maiores, em maiores populações, tenderiam a não co-ocorrer (Gotelli & Rohde, 2002). Entretanto, a ausência de estrutura em alguns grupos pode ser atribuída à análise de grupos heterogêneos (Gotelli & Rohde, 2002) quanto ao uso de recurso. Nestes, o efeito de competição seria diluído e, portanto, não tenderiam a co-ocorrer em frequência menor do que o acaso (Diamond & Gilpin, 1982).

Não é esperado que todas as espécies apresentem interações competitivas entre si, mas apenas aquelas que utilizam recursos de uma maneira similar (Simberloff & Dayan, 1991). Portanto, a caracterização e designação de guildas ecológicas, embora totalmente independente das análises de co-ocorrência, é um passo fundamental para avaliação de interações competitivas (Gotelli & Entsminger, 2007). Por exemplo, estudos avaliando estruturação de comunidades de anfíbios e répteis levando em consideração alguma medida de similaridade entre as espécies incorporada nos modelos encontraram padrões não aleatórios (Hofer et al., 2004).

Comunidades de girinos em poças constituem uma boa oportunidade de estudo de regras de montagem. Poças apresentam limites facilmente reconhecíveis, semelhantes às ilhas oceânicas onde

historicamente têm se desenvolvido a pesquisa no tema (Chase & Leibold, 2003). Entretanto, a transitoriedade dessas comunidades (Wilbur, 1987), segregação temporal (Toft, 1985) e interface com a história natural dos adultos (Werner, 1986) constituem importantes fatores a serem considerados na construção e/ou interpretação de modelos de co-ocorrência.

A presença de girinos em uma poça depende, em primeira instância, de sua escolha por adultos para a deposição dos ovos. O tipo de ambiente escolhido tem grande influência sobre o desenvolvimento de muitas espécies (Alford, 1999; Ryan & Winne, 2001). Girinos que se desenvolvem em ambientes permanentes estão menos sujeitos a estresse hídrico, embora geralmente estejam expostos a maior variedade de potenciais competidores e predadores (Alford, 1999). Assim, diferentes adaptações são necessárias para ocupar ambientes em diferentes posições do gradiente de permanência. Mudanças na composição de espécies relacionadas à permanência de poças têm sido documentadas (Snodgrass et al., 2000; Wellborn et al., 1996; Richter-Boix et al., 2007). No primeiro capítulo da presente dissertação, diferentes guildas eco-morfológicas mostraram-se associadas com diferentes tipos de poças e abundância de predadores. Guildas bentônicas foram associadas às poças mais efêmeras e com menor abundância de predadores. Guildas nectônicas foram encontradas predominantemente em poças permanentes e com mais predadores.

Estudos experimentais e observacionais explorando padrões de segregação de espécies de girinos apresentaram resultados divergentes quanto à importância das interações competitivas. Os experimentos, conduzidos principalmente em laboratório e mesocosmos, têm demonstrado que a competição por recursos é um fator importante para comunidades de girinos (e.g. Parris & Semlitsch, 1998; Morin, 1987; Morin & Johnson, 1988). Já os estudos observacionais avaliando segregação de habitats são menos contundentes em atribuir importância a interações competitivas (e.g. Heyer, 1973; Heyer, 1976; Eterovick & Barros, 2003; Rossa-Feres & Jim, 1996; Wild, 1996). De fato, alguns autores questionaram a prevalência de competição em situações naturais (Chase & Leibold,

2003) e hipotetizaram que a heterogeneidade ambiental, sazonalidade e predação poderiam atenuar e/ou prevenir a competição (Morin, 1983; Lower & Morin, 1993; Glasser, 1989).

No presente trabalho, eu estudei padrões de co-ocorrência de girinos em poças de duas formas: considerando todas as espécies como equivalentes e separando-as em guildas eco-morfológicas. Eu usei modelos nulos para avaliar se as espécies co-ocorrem mais ou menos do que o esperado ao acaso. Dadas as diferentes pressões ambientais à que estão sujeitas as diferentes guildas, eu hipotetizo que: i) exista menor frequência de co-ocorrência do que o esperado ao acaso para espécies pertencentes à guildas que ocupam poças menores e/ou mais efêmeras, onde os recursos seriam mais limitados, ii) para guildas associadas à poças mais permanentes o padrão de co-ocorrência seja semelhante ao acaso, visto a maior abundância de predadores e outras interações que poderiam prevenir a ocorrência de competição, e iii) quando as espécies forem analisadas em conjunto a co-ocorrência não reflita um padrão segregado, pois nem todas as espécies seriam potenciais competidoras.

## **Materiais & Métodos**

### **Área de estudo e amostragens**

Eu coletei girinos em 38 poças localizadas no município de Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil (entre 30°57' e 31°03' S, 53°25' e 53°89' W). A vegetação da região é composta de campos intercalados com pequenas manchas de vegetação arbórea, sendo a última mais conspícua em terrenos com maior declividade e em matas de galeria. A principal atividade econômica na região é a criação de gado e ovelhas. As poças foram amostradas duas vezes, durante novembro de 2007 (primavera) e janeiro de 2008 (verão). Girinos foram coletados usando um puçá de rede fina (dimensões 0,4 x 0,3 m; malha 0,5 mm), passado uma única vez ao longo da poça, e imediatamente fixados em formalina 10%. Os espécimes estão depositados na Coleção Herpetológica da



Universidade Federal de Santa Maria (ZUFISM). A descrição detalhada das características ambientais das poças e o mapa ilustrando sua distribuição estão disponíveis no primeiro capítulo desta dissertação.

### **Matrizes de presença/ausência e designação das guildas**

Eu compilei três matrizes de presença/ausência: i) matriz de ocorrência de espécies total, correspondendo a ocorrência de espécies nas 38 poças, independente do evento de coleta (Apêndice A), ii) matriz de ocorrência de espécies na primavera, contendo dados relativos às 38 poças amostradas nesse evento de coleta (Apêndice B), e iii) matriz de ocorrência de espécies no verão, com os dados relativos às 21 poças que mantiveram-se com água nesse evento (Apêndice C). O uso das três matrizes deve-se a particularidade dos organismos de estudo. Girinos de muitas espécies se desenvolvem em poças ao longo de um ano. Entretanto, dependendo do período reprodutivo, alguns pares de espécies que ocupam uma dada poça podem não co-ocorrer. Por exemplo, pode-se ter duas espécies, A e B, com girinos de rápido desenvolvimento, (dois meses de ovo à imago), e C com longo período de desenvolvimento (quatro meses). As espécies A e B ocorrem na primavera e no verão, respectivamente, enquanto C ocorre nas duas épocas. Na primavera teríamos a co-ocorrência do par A-C e no verão do par B-C. A não detecção de B no primeiro evento de coleta poderia ser justificada pela amostragem insuficiente, hipótese plausível para muitos organismos. Entretanto, considerando apenas a matriz total, com as presenças somadas, eu estaria ignorando a segregação temporal relacionada com o ciclo reprodutivo dos adultos e o desenvolvimento dos girinos (ver Toft, 1985; Duellman & Trueb, 1986; McDiarmid & Altig, 1999), que preveniria a co-ocorrência do par A-B no exemplo dado.

As 21 espécies encontradas foram distinguidas em duas guildas eco-morfológicas: bentônicos e nectônicos. A designação das duas guildas ecomorfológicas segue os resultados do primeiro capítulo da presente dissertação, e é congruente com a caracterização proposta por Altig & Johnston

(1989). A classificação adotada segue uma similaridade de aproximadamente 50% entre espécies, e visou um balanço entre similaridade eco-morfológica e número de espécies em cada grupo. *Phyllomedusa iheringii* e *Elachistocleis bicolor* pertencem a duas guildas distintas, suspensores-raspadores e filtradores, e foram as únicas espécies excluídas das análises de co-ocorrência. A lista completa das espécies e designação das guildas é dada na Tabela I. A partir das matrizes de presença/ausência totais (Apêndices A-C), foram construídas matrizes de presença/ausência para cada guilda.

### **Análise de dados**

Eu testei se o padrão de co-ocorrência para o conjunto total de espécies e também dentro de cada guilda diferia daquele esperado ao acaso comparando o resultado obtido a partir das matrizes originais com àqueles obtidos a partir de 5000 matrizes aleatórias. Eu usei o índice C-Score proposto por Stone & 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 & Entsminger, 2007). 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 a soma das ocorrências da espécie  $j$ , e  $S$  corresponde ao número de sítios onde ambas espécies co-ocorrem. Em uma comunidade estruturada por interações competitivas, o valor de C-Score observado deve ser significativamente maior que o esperado ao acaso.

Eu usei três modelos nulos para geração das matrizes aleatórias: i) mantendo a soma das linhas e das colunas fixas, ii) mantendo a soma das linhas fixa, e a soma das colunas proporcional, descartando matrizes degeneradas e iii) mantendo a soma das linhas fixa, a soma das colunas proporcional e incluindo matrizes degeneradas. As comunidades nulas foram construídas a partir de substituição seqüencial, “sequential swap” (Gotelli & Entsminger, 2007; Gotelli & Entsminger, 2003). Mantendo-se a soma das linhas fixa, o número de ocorrências de cada espécie é mantido nas

comunidades nulas. Mantendo-se a soma das colunas fixa, cada poça da matriz aleatorizada continua com o mesmo número de espécies. Quando a soma das colunas é proporcional àquela da matriz original, as colunas (poças) das comunidades nulas irão variar, mas terão, em média, o mesmo número de espécies da matriz original. O modelo com as colunas proporcionais pode gerar matrizes degeneradas, onde aparecerão poças sem nenhuma ocorrência. Matrizes degeneradas podem levar ao erro Tipo I (Connor & Simberloff, 1979; Gotelli 2000), e em muitos casos recomenda-se descartá-las. Por outro lado, a ocorrência de sítios sem nenhuma espécie pode ocorrer na natureza (Gotelli, 2000), e foi o caso de algumas poças amostradas nesse estudo no verão. Em matrizes de comunidades com sítios vazios, é lógico permitir que eles ocorram nas simulações (Gotelli & Entsminger, 2007). O uso dos três modelos descritos acima permite comparar os resultados obtidos a partir do modelo mais conservador, fixo-fixo, com àqueles de modelos que permitem uma variação do número de espécies por sítio, permitindo ou não sítios vazios. Eu adotei o valor de  $\alpha$  de 0,1. As análises foram realizadas no programa EcoSim 7.72 (Gotelli & Entsminger, 2007).

## **Resultados**

A co-ocorrência de girinos, não considerando a separação em guildas, foi aleatória para o modelo nulo com os marginais totais fixos tanto no conjunto total de dados ( $P_{\text{total}} = 0,242$ ; Tab. II, Fig. 1), quanto nas matrizes de primavera e verão separadamente ( $P_{\text{primavera}} = 0,621$ ;  $P_{\text{verão}} = 0,506$ ). O modelo fixo-proporcional sem a inclusão de matrizes degeneradas também não detectou estrutura nas matrizes do conjunto total de dados e de primavera ( $P_{\text{total}} = 0,271$ ;  $P_{\text{primavera}} = 0,431$ ). Não foi possível construir as 5000 comunidades nulas com o modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas a partir da matriz do verão, que apresenta duas poças vazias (com água e sem girinos, Apêndice III). Para o modelo nulo com a soma das linhas fixa, soma das colunas proporcional e com

matrizes degeneradas a co-ocorrência foi menor do que o esperado ao acaso nas três matrizes analisadas ( $P_{\text{total}} = 0,088$ ;  $P_{\text{primavera}} = 0,080$ ;  $P_{\text{verão}} = 0,057$ ; Fig. 1).

A co-ocorrência de girinos bentônicos foi menor do que a esperada ao acaso, considerando-se os dados totais e os dados de primavera, no modelo com restrição fixa para os marginais totais ( $P_{\text{total}} = 0,016$ ;  $P_{\text{primavera}} = 0,062$ ; Fig. 2), e no modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas ( $P_{\text{total}} < 0,001$ ;  $P_{\text{primavera}} < 0,001$ ). A co-ocorrência da guilda, analisada segundo o modelo fixo-proporcional e sem matrizes degeneradas, também foi menor que o esperado ao acaso nos dados totais ( $P_{\text{total}} = 0,03$ ). Entretanto, não foi possível construir o modelo sem as matrizes degeneradas para a matriz da primavera, que apresenta muitos zeros. Quando apenas as espécies de girinos bentônicos e respectivas ocorrências no verão foram consideradas, a co-ocorrência foi considerada aleatória para os três modelos testados (Tab. II, Fig. 2).

Os girinos nectônicos apresentaram co-ocorrência aleatória tanto quando considerados os dados totais, quanto quando considerados os dados de primavera, com ambos os marginais totais dos modelos nulos fixos ( $P_{\text{total}} = 0,224$ ;  $P_{\text{primavera}} = 0,374$ ; Tab. II e Fig. 3), e os dados de primavera, também com o modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas ( $P_{\text{primavera}} = 0,272$ ). O conjunto total, analisado via modelo fixo proporcional descartando-se matrizes degeneradas, revelou menor co-ocorrência que o esperado ao acaso ( $P_{\text{total}} = 0,053$ ). As matrizes de co-ocorrência total e da primavera, analisadas através do modelo nulo com as colunas proporcionais e inclusão de matrizes degeneradas, apresentaram menor co-ocorrência do que o esperado ao acaso ( $P_{\text{total}} = 0,002$ ;  $P_{\text{primavera}} = 0,008$ ; Tab. II, Fig. 3). Para os nectônicos presentes no verão foram evidenciados padrões segregados nos modelos nulos construídos com os três diferentes algoritmos (Fig. 3).

## Discussão

A estruturação de comunidades de girinos em poças tem sido atribuída principalmente à predação, competição e permanência. Em um experimento fatorial manipulando os três fatores citados Wilbur

(1987) mostrou que a importância de cada um deles depende tanto das espécies envolvidas, quanto do ambiente. Heyer et al. (1975) hipotetizaram que a permanência do ambiente seja o principal fator determinante da composição de espécies em poças efêmeras, enquanto competição e outras interações bióticas predominem em ambientes mais permanentes. Os resultados de Wilbur (1987) o levaram a sugerir um cenário distinto, em que competição dominaria nos habitats simples e de curta duração, enquanto que nos ambientes mais permanentes a presença de predadores iria atenuar os efeitos da competição. Os resultados do presente estudo, baseados nos dados de ambos os eventos de coleta e modelo nulo com marginais totais fixos, concordam com Wilbur (1987) e com as duas primeiras hipóteses iniciais. Espécies bentônicas associadas às poças mais temporárias apresentaram um padrão segregado, hipótese (i), enquanto que as espécies nectônicas, associadas às poças com maior permanência não, hipótese (ii).

Na análise baseada em todas as espécies, desconsiderando-se guildas, a co-ocorrência não diferiu do esperado ao acaso para o modelo com os marginais totais fixos e, também, para o modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas, exceto para a matriz de ocorrências do verão. Esse resultado também está de acordo com o esperado, hipótese (iii), que previa a não detecção de estrutura para o conjunto total das espécies pois neste estariam pares de espécies não competidoras. A comparação desses resultados com aqueles obtidos para cada guilda reforça a importância de se considerar a similaridade funcional entre as espécies nas análises de co-ocorrência, conforme sugerido previamente (e.g. Diamond & Gilpin, 1982; Simberloff & Dayan, 1991; Gotelli & McCabe, 2002). Espécies que só usam poças profundas, como *Phyllomedusa iheringi*, e espécies que só usam poças efêmeras, como algumas espécies de *Leptodactylus*, não irão co-ocorrer na natureza. Portanto a análise de co-ocorrência intra guildas é mais realista tanto por considerar a similaridade funcional das espécies (Diamond & Gilpin, 1982; Kelt & Brown, 1999), quanto por avaliar o uso de habitats realmente utilizados pelas espécies (Gotelli & Graves, 1996). A co-ocorrência de todas as espécies no verão não pôde ser avaliada através do modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas

porque é muito difícil variar o número de espécies nas poças e não formar matrizes degeneradas, em um conjunto de dados com muitos zeros (Gotelli & Entsminger, 2007), utilizando-se a substituição seqüencial. Pelo mesmo motivo, o modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas não foi possível, também, para a matriz dos girinos bentônicos na primavera. O único modelo que garante a formação de matrizes não degeneradas é o fixo-fixo (Gotelli & Entsminger, 2007).

O modelo fixo-proporcional incluindo matrizes degeneradas revelou menos co-ocorrência que o esperado ao acaso para as três matrizes de presença/ausência contendo todas as espécies. O modelo nulo com os marginais totais fixos é o mais conservador e menos sujeito ao erro Tipo I, do que aquele baseado na soma das linhas fixa e das colunas proporcional (Gotelli, 2000). Ainda, a formação das matrizes degeneradas aumenta a chance de erro Tipo I (Gotelli & Graves, 1996; Gotelli & Entsminger, 2007), e uma rápida análise da Tabela II revela o quanto matrizes degeneradas influenciaram a significância dos resultados no presente estudo. Há, pelo menos, duas boas justificativas para a inclusão de matrizes degeneradas: a primeira é que é esperado que elas sejam geradas ao acaso em uma comunidade nula (Gotelli & Entsminger, 2007), a segunda é que elas seriam equivalentes às poças sem ocorrência de espécies, situação encontrada na natureza (Gotelli, 2000), e verificada neste estudo. Contudo, considerando-se que os dados foram baseados em amostragens e não em uma lista completa e precisa das espécies, e que a rejeição da hipótese nula foi influenciada pela inclusão das matrizes degeneradas em alguns casos, eu considerarei mais apropriado interpretar os resultados obtidos a partir do modelo nulo com os marginais totais fixos, o qual obteve resultados bastante congruentes com o modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas.

Os resultados dos modelos avaliando a co-ocorrência para espécies dentro de cada guilda, em cada evento de amostragem, foram distintos entre primavera e verão. Essa diferença era esperada, vista a sazonalidade reprodutiva bem documentada para comunidades de anfíbios em regiões temperadas (Toft, 1985). No modelo com os marginais fixos, os bentônicos apresentaram um padrão segregado na primavera e aleatório no verão, enquanto que os nectônicos apresentaram o padrão

oposto, ou seja, aleatório na primavera e segregado no verão. Menos co-ocorrência que o esperado ao acaso para os bentônicos na primavera concorda com o resultado obtido a partir dos dados totais, porém o padrão aleatório no verão é difícil de ser diretamente interpretado. As poças efêmeras, ocupadas pelos bentônicos na primavera, estavam secas no verão, ao passo que as poças maiores sofreram redução de volume e eram as únicas disponíveis. É possível que poças com menores profundidades presentes no verão, que são bem exploradas pelos girinos bentônicos (ver primeiro capítulo da presente dissertação), entretanto com maior área que àquelas efêmeras, tenham possibilitado a coexistência de mais espécies de girinos bentônicos.

A redução de volume das poças no verão também pode ser a causa da segregação dos girinos nectônicos nessa estação, que diferiu do padrão aleatório observado para a presença/ausência total e somente na primavera. Analisando uso de microhabitats de girinos em riachos, Eterovick & Fernandes (2001) encontraram que a posição na coluna d'água e a profundidade da coluna, além do tempo de ocorrência, foram as melhores características para distinguir os microhabitats usados. A segregação das espécies na coluna d'água em poças também foi sugerida por Rossa-Feres & Jim (1996) e, no primeiro capítulo da presente dissertação, foi discutida a associação dos girinos nectônicos com maiores profundidades. Considerando-se a importância da profundidade para esse grupo, a redução da mesma tornaria mais difícil o uso diferencial da coluna d'água o que levaria as espécies a interagirem mais diretamente. Em resumo, a disponibilidade de poças com condições favoráveis para cada guilda explicaria a co-ocorrência aleatória dos nectônicos na primavera, e dos bentônicos no verão.

Embora o padrão segregado encontrado para os girinos bentônicos, matriz total e apenas primavera, e os nectônicos, matriz de ocorrências no verão apenas, possa ser o reflexo de interações competitivas, é preciso considerar hipóteses alternativas. No caso dos girinos associados às poças efêmeras o padrão segregado pode estar relacionado a uma competição indireta relacionada com a escolha de uma dada poça por adultos. É possível que poças muito pequenas, já colonizadas por uma

coorte, sejam preteridas para a deposição dos ovos pelos adultos. Dessa forma, os efeitos de uma espécie sobre a outra não seriam relacionados à depleção de recursos afetando taxas de crescimento e sobrevivência como demonstrado em diversos experimentos clássicos de competição (e.g. Tilman et al., 1981), e, sim, resultado de interferência (inibição) mediada pela prioridade na colonização das poças. Estudos têm demonstrado que anuros adultos de algumas espécies escolhem sítios de vocalização considerando a presença de predadores, competidores e sítios de ovoposição (Resetarits & Wilbur, 1991), e que a ordem de ocupação das poças pode influenciar interações competitivas (Lawler & Morin, 1991).

Processos históricos ou filogenéticos correntemente são empregados para explicar padrões de distribuição segregados, principalmente em estudos de escala regional (Browsers & Brown, 1982). Nessa escala, a especiação alopátrica poderia gerar padrões de tabuleiro de xadrez para algumas espécies. Entretanto a filogenia pode explicar padrões mesmo em pequenas escalas (Taylor & Gotelli, 1994). A relação entre as guildas e a filogenia não foi testada para girinos, e merece investigações futuras (McDiarmid & Altig, 1999), bem como o papel da filogenia em produzir os padrões segregados. No primeiro capítulo dessa dissertação, foram observados girinos do gênero *Leptodactylus* do grupo *L. ocellatus* e do grupo *L. fuscus*, com espécies bentônicas, associados a diferentes ambientes. Assim, a segregação entre espécies dos dois grupos não seria resultado das interações competitivas. Por outro lado, interações competitivas, efeitos históricos e filogenia não são mutuamente exclusivos, podendo os padrões segregados serem resultados da sua interação (Cornell & Lawton, 1992).

Este estudo mostrou estruturação em comunidades de girinos, contrapondo a hipótese de ausência de estrutura em grupos pecilotérmicos (Gotelli & McCabe, 2002; Gotelli & Rohde, 2002). Porém, os padrões não aleatórios encontrados só foram detectáveis quando a ocorrência de girinos foi analisada dentro de cada guilda, o que dá evidências à hipótese que a ausência de estrutura em alguns grupos pode estar relacionada à avaliação de matrizes de grupos heterogêneos. A co-



ocorrência em poças também foi diferente entre estações para cada guilda, e isso reforça a importância de considerar-se o componente sazonal das poças, que experimentam grande variabilidade tanto em composição de espécies, quanto em características ambientais ao longo do tempo. Dentre os três algoritmos de modelos nulos utilizados, os modelos com os marginais totais fixos, e modelos fixo-proporcionais sem degeneradas obtiveram resultados mais similares, enquanto que modelos fixo-proporcionais com matrizes degeneradas apresentaram resultados divergentes. Padrões aleatórios foram encontrados para vários conjuntos de dados nesse estudo, e estes podem ser explicados pelas flutuações espaço-temporais das poças, pela diferenciação morfológica das espécies e pelo efeito da predação (primeiro capítulo da presente dissertação).

### **Referências bibliográficas**

- Albrecht, M., & N. J. Gotelli. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141.
- Alford, R. A. 1999. Ecology: resource use, competition and predation. In McDiarmid, R. W. & R. Altig (eds), *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London: 240-278.
- Altig, R., & G. F. Johnston. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 81-109.
- Chase, J. M., & M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Connor, E. F., & D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.

- Cornell, H. V., & J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1-12.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In Cody, M. L., & J. M. Diamond (eds), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 342-444.
- Diamond, J. M., & M. E. Gilpin. 1982. Examination of the “null” model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52: 64-74.
- Duellman, W. E., & L. Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, London.
- 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. S. Barros. 2003. Niche occupancy in south-eastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. *Journal of Tropical Ecology* 19:439-448.
- Fox, B.J., & J. H. Brown. 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67: 358-370.
- Glasser, J. W. 1989. Temporal patterns in species’ abundances that imply balance between competition and predation. *The American Naturalist* 134: 120-127.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.

Gotelli, N. J., & G. L. Entsminger. 2003. Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* 84: 532-535.

Gotelli, N. J., & G. L. Entsminger. 2007. EcoSim: Null models software for ecology (version 7). Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho. Disponível em: <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.

Gotelli, N. J., & G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.

Gotelli, N. J., & K. R. Rohde. 2002. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters* 5: 86-94.

Gotelli, N. J., & D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.

Heyer, W. R. 1973. Ecological interactions of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. *Journal of Herpetology* 7: 337-361.

Heyer, W. R. 1976. Studies in larval amphibian partitioning. *Smithsonian Contributions in Zoology* 242: 1-27.

Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & D. L. Weigmann. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7: 100-111.

Hofer, U., Bersier, L., & D. Borcard. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level. *Oikos* 106: 366-376.

- Kelt, D. A., & J. H. Brown. 1999. Community structure and assembly rules: confronting conceptual and statistical issues with data on desert rodents. In Weiher, E., & P. Keddy (eds), *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreat*. Cambridge University Press, Cambridge: 75-107.
- Lawler, S. P., & P. J. Morin. 1993. Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology* 74: 174-182.
- McDiarmid, R. W., & R. Altig. 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Morin, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs* 53: 119-138.
- Morin, P. J. 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. *Ecology* 68: 675-683.
- Morin, P. J., & E. A. Johnson. 1988. Experimental studies of asymmetric competition among anurans. *Oikos* 53: 398-407.
- Parris, M. J., & R. D. Semlitsch. 1998. Asymmetric competition in larval amphibian communities: conservation implications for the northern crawfish frog, *Rana areolata circumlosa*. *Oecologia* 116: 219-226.
- Resetaritis, W. J., & H. R. Wilbur. 1991. Calling site choice by *Hyla chrysoscelis*: effect of predators, competitors and ovoposition sites. *Ecology* 72: 778-786.
- Richter-Boix, A., & G. A. Llorente. 2007. A comparative study of predator-induced phenotype in tadpoles across a pond permanence gradient. *Hydrobiologia* 583: 43-56.

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.

Ryan, T. J., & C. T. Winne. 2001. Effects of hydroperiod on metamorphosis in *Rana sphenoccephala*. *American Midland Naturalist* 145: 46-53.

Sfenthourakis, S., Evangelos, T., & S. Giokas. 2005. Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. *Global Ecology and Biogeography* 15: 39-49.

Simberloff, D., & T. Dayan. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.

Snodgrass, J. W., Komoroski, M. J., Bryan, A. L., & J. Burger. 2000. Relationships among isolated wetland size, hydroperiod, and amphibian species richness: implications for wetland regulations. *Conservation Biology* 14: 414-419.

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

Taylor, C.M., & N.J. Gotelli. 1994. The macroecology of *Cyprinella*: correlates of phylogeny, body size, and geographic range. *The American Naturalist* 144: 549-569.

Tilman, D., Mattson, M., & S. Langer. 1981. Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. *Limnology and Oceanography* 26: 1020-1033.

Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-21.

Ulrich, W., & M. Zalewski. 2006. Abundance and co-occurrence of core and satellite species of ground beetles on small lake islands. *Oikos* 114: 338-348.

Wellborn, G. A., Skelly, D. K., & E. E. Werner. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337-363.

Werner, E. E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and optimal size at transformation. *The American Naturalist* 128: 319-341.

Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology* 68: 143-1452.

Wilbur, H. M. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279-2302.

Wild, E. R. 1996. Natural history and resource use of four Amazonian tadpole assemblages. *Occasional Papers of the Natural History Museum of the University of Kansas* 176: 1-59.

Tabela I – Designação das guildas e número de poças ocupadas por girinos das 21 espécies coletados nas 38 poças, em novembro de 2007 e janeiro de 2008, no município de Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil.

<b>Espécies</b>	<b>Guilda</b>	<b>freqüência em poças</b>
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	bentônico	3
<i>Dendropsophus minutus</i>	nectônico	16
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	bentônico	4
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	bentônico	10
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	suspensor-raspador	5
<i>Pseudis minuta</i>	nectônico	7
<i>Scinax fuscovarius</i>	nectônico	12
<i>Scinax granulatus</i>	nectônico	11
<i>Scinax</i> sp.	nectônico	10
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	bentônico	12
<i>Physalaemus cuvieri</i>	bentônico	11
<i>Physalaemus gracilis</i>	bentônico	23
<i>Physalaemus riograndensis</i>	bentônico	4
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	bentônico	7
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	bentônico	2
<i>Leptodactylus fuscus</i>	bentônico	1
<i>Leptodactylus gracilis</i>	bentônico	3
<i>Leptodactylus latinasus</i>	bentônico	3
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	bentônico	2
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	bentônico	5
<i>Elachistocleis bicolor</i>	suspensor-filtrador	15

Tabela II – Valores de C-score observado (obs), e os valores do C-Score médio, com base em 5000 simulações, C-score (sim), obtidos a partir das nove matrizes de presença/ausência dos girinos nas 38 poças estudadas.

	<b>C-score(obs)</b>	<b>modelo</b>	<b>C-score(sim)</b>	<b>P (obs<sub>≥</sub>sim)</b>
Conjunto total de espécies (total)	26.87	F-F	26.69	0.242
		F-P	26.07	0.271
		F-P (d)	24.94	0.088
Conjunto total de espécies, primavera	19.90	F-F	20.03	0.621
		F-P	19.67	0.431
		F-P (d)	18.23	0.080
Conjunto total de espécies, verão	8.51	F-F	8.53	0.506
		F-P	**	**
		F-P (d)	7.42	0.052
Bentônicos (total)	20.02	F-F	18.99	0.016
		F-P	18.08	0.030
		F-P (d)	16.16	< 0.001
Bentônicos, primavera	15.67	F-F	14.73	0.062
		F-P	**	**
		F-P (d)	11.36	< 0.001
Bentônicos, verão	4.18	F-F	4.52	0.856
		F-P	4.21	0.532
		F-P (d)	3.25	0.150
Nectônicos (total)	53.20	F-F	52.63	0.224
		F-P	46.69	0.053
		F-P (d)	37.29	0.002
Nectônicos, primavera	32.90	F-F	32.71	0.374
		F-P	31.15	0.272
		F-P (d)	23.30	0.008
Nectônicos, verão	16.30	F-F	15.70	0.095
		F-P	13.50	0.003
		F-P (d)	10.12	< 0.001

Os modelos foram construídos para o conjunto total de espécies e, separadamente, para bentônicos e nectônicos. Cada matriz foi analisada através de três modelos nulos distintos: modelo fixo-fixo (F-F), modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas (F-P), e modelo fixo-proporcional incluindo matrizes degeneradas (F-P (d)). O modelo fixo-proporcional descartando matrizes degeneradas não pôde ser construído para a matriz contendo todas as espécies no verão, e também para a matriz dos girinos bentônicos na primavera.



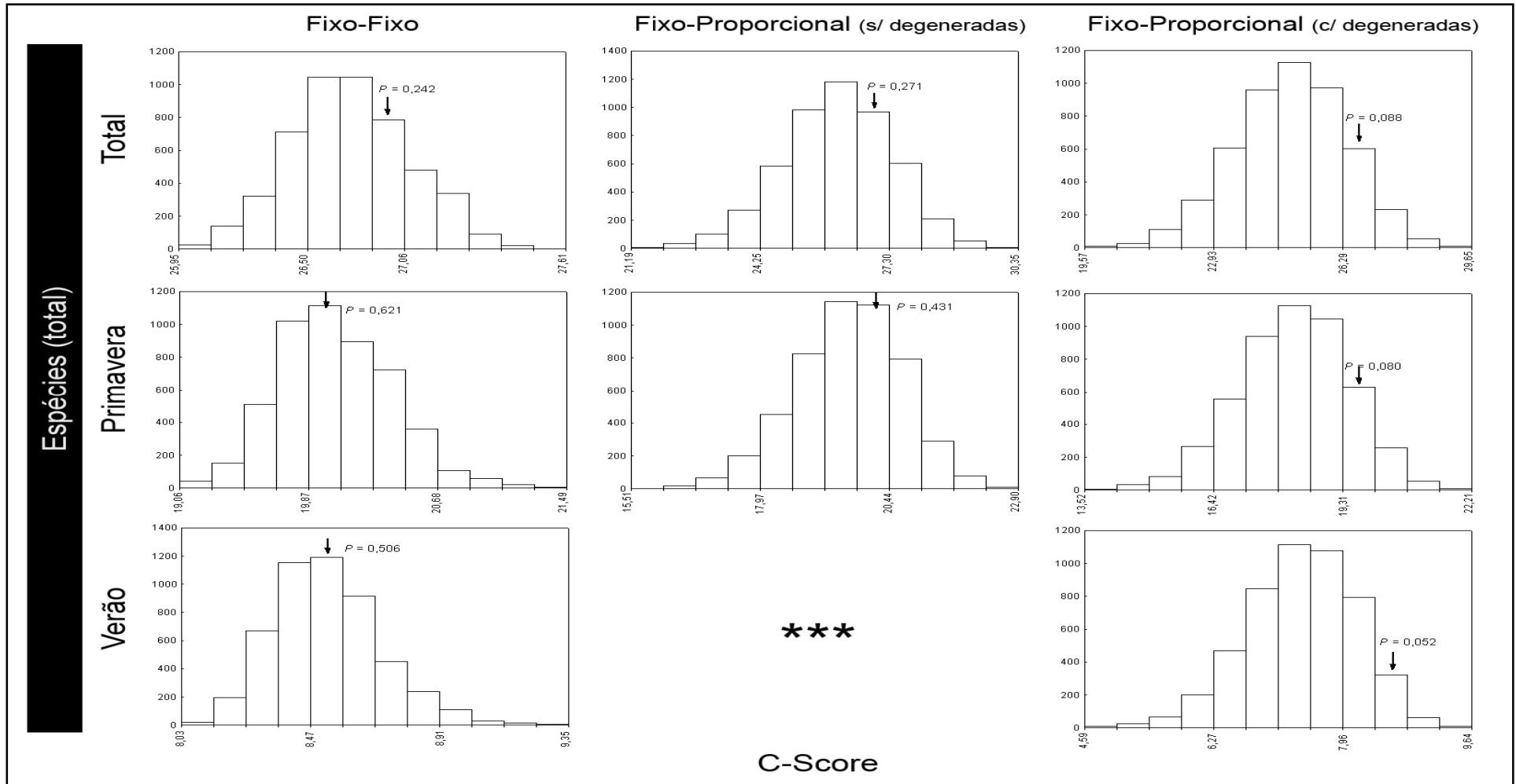


Figura 1 – Padrões de co-ocorrência dos girinos de 21 espécies na primavera, no verão e independentemente do evento de coleta (total). Os histogramas apresentam as frequências de C-score simulados para os três diferentes modelos nulos testados. Não foi possível analisar a matriz com os dados de verão apenas através do modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas (\*\*\*).

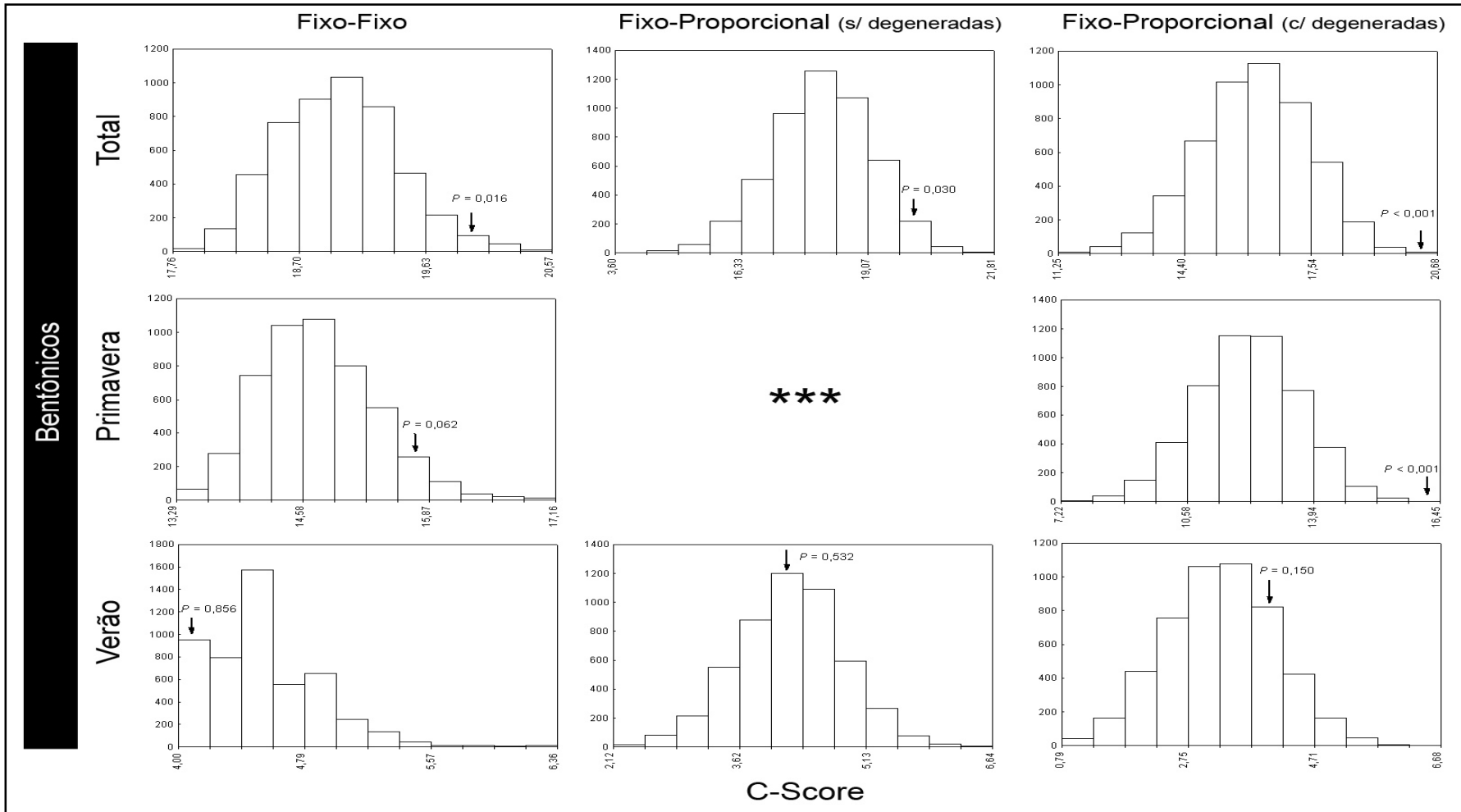


Figura 2 – Padrões de co-ocorrência dos girinos bentônicos na primavera, no verão e independentemente do evento de coleta (total). Os histogramas apresentam as frequências de C-score simulados para os três diferentes modelos nulos testados. Não foi possível analisar a matriz com os dados de primavera apenas através do modelo fixo-proporcional sem matrizes degeneradas (\*\*\*).

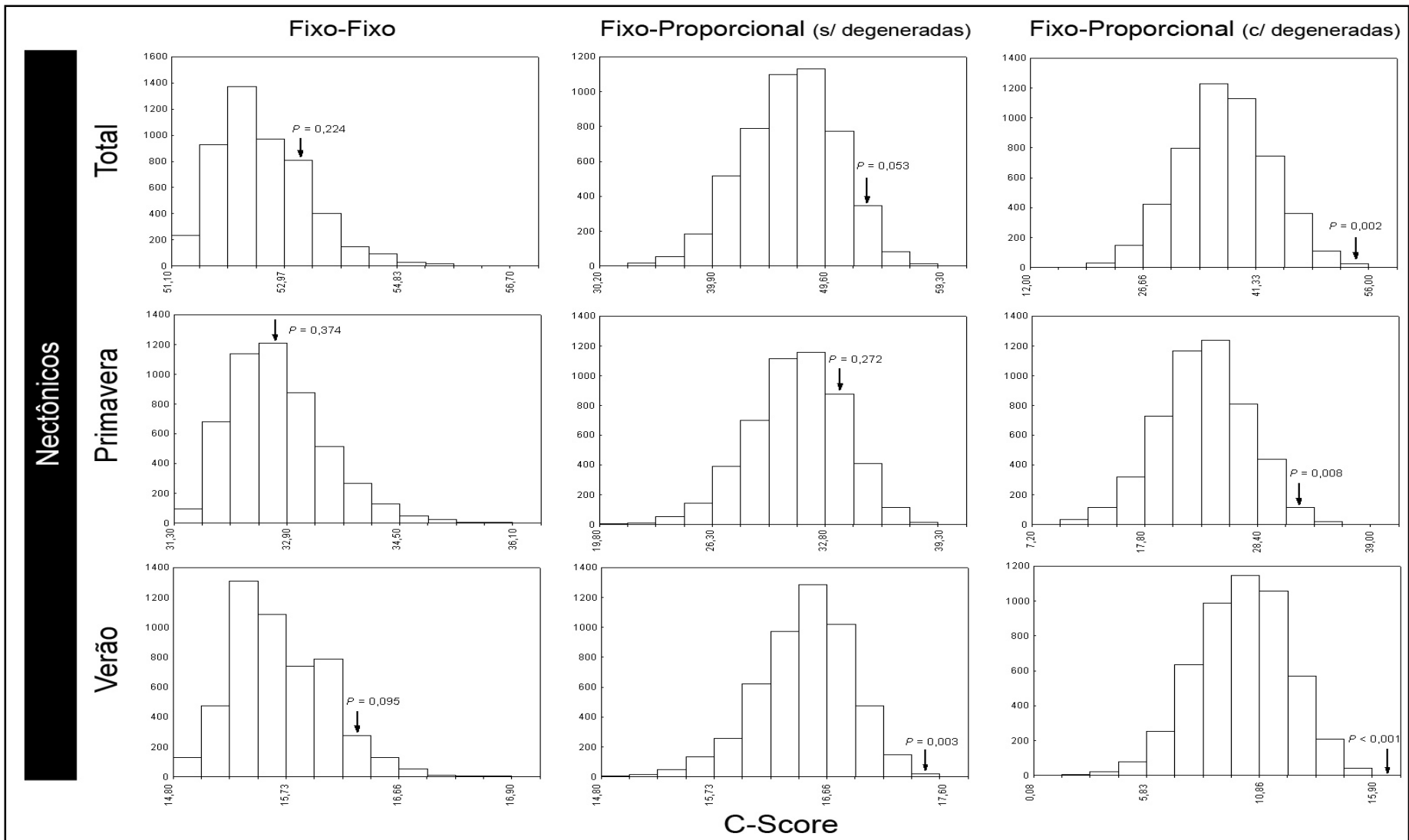


Figura 3 – Padrões de co-ocorrência dos girinos nectônicos na primavera, no verão e independentemente do evento de coleta (total). Os histogramas apresentam as frequências de C-score simulados para os três diferentes modelos nulos testados.

Apêndice A – Matriz de presença/ausência de girinos de 21 espécies em 38 poças em Caçapava do Sul em novembro de 2007 e janeiro de 2008.

Espécies	Guilda	Poças																																											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38						
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	B	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Dendropsophus minutus</i>	N	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0				
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	B	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0			
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	B	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	SR*	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0			
<i>Pseudis minuta</i>	N	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			
<i>Scinax fuscovarius</i>	N	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1		
<i>Scinax granulatus</i>	N	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Scinax sp.</i>	N	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0		
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	B	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0		
<i>Physalaemus cuvieri</i>	B	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Physalaemus gracilis</i>	B	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1		
<i>Physalaemus riograndensis</i>	B	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	B	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	
<i>Leptodactylus fuscus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus gracilis</i>	B	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus latinasus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	B	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Elachistocleis bicolor</i>	SF*	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	

Legenda: presença, 1; ausência, 0. (B) bentônico, (N) nectônico, (SR) suspensor-raspador, (SF) suspensor-filtrador. (\*) indica guildas representadas por uma única espécie na comunidade.

Apêndice B – Matriz de presença/ausência de girinos de 18 espécies em 38 poças em Caçapava do Sul em novembro de 2007 (primavera).

Espécies	Guilda	Poças																																										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38					
<i>Limnomedusa macroglossa</i>	B	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Dendropsophus minutus</i>	N	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0			
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	B	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	B	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0				
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	SF*	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0			
<i>Pseudis minuta</i>	N	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1			
<i>Scinax fuscovarius</i>	N	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1		
<i>Scinax granulatus</i>	N	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Scinax</i> sp.	N	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0			
<i>Physalaemus gracilis</i>	B	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Physalaemus riograndensis</i>	B	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	B	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Leptodactylus fuscus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Leptodactylus gracilis</i>	B	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Leptodactylus latinasus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	B	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Elachistocleis bicolor</i>	SF*	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Legenda: presença, 1; ausência, 0. (B) bentônico, (N) nectônico, (SR) suspensor-raspador, (SF) suspensor-filtrador. (\*) indica guildas representadas por uma única espécie na comunidade.

Apêndice C – Matriz de presença/ausência de girinos de 15 espécies em 21 poças em Caçapava do Sul em janeiro de 2008 (verão).

Espécies	Guilda	Poças																				
		1	7	8	10	11	14	15	16	19	20	21	22	25	23	26	29	30	31	33	34	35
<i>Dendropsophus minutus</i>	N	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	SR*	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudis minuta</i>	N	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax fuscovarius</i>	N	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Scinax granulatus</i>	N	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax sp.</i>	N	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	B	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Physalaemus cuvieri</i>	B	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Physalaemus gracilis</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Leptodactylus latinasus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	B	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Elachistocleis bicolor</i>	SF*	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1

Legenda: presença, 1; ausência, 0. (B) bentônico, (N) nectônico, (SR) suspensor-raspador, (SF) suspensor-filtrador. (\*) indica guildas representadas por uma única espécie na comunidade.

## Considerações finais

Muitos desafios à realização do estudo eram conhecidos previamente, enquanto outros o foram sendo durante a sua realização. Por isso, nessa seção, eu me dedico às considerações sobre os principais desafios identificados, e retomo brevemente as principais contribuições do estudo abordadas nos dois capítulos anteriores.

O primeiro desafio inerente a estudos com girinos é sua identificação (Rossa-Feres & Nomura, 2006). Essa é uma tarefa que foi, e continua sendo, evitada por muitos herpetólogos historicamente (McDiarmid & Altig, 1999). Mesmo quando os girinos já foram descritos, muitas dificuldades podem surgir para a identificação, sendo muitas vezes relacionadas à simples falta de padronização das terminologias utilizadas em muitos artigos (Altig & McDiarmid, 1999). E, embora o número de descrições de girinos tenha crescido muito nos últimos anos, larvas de muitas espécies ainda são desconhecidas.

A identificação dos girinos de Caçapava do Sul foi complicada em um passo antecedente ao conhecimento da morfologia dos girinos, pois, afinal, que espécies de anfíbios anuros ocorrem no município? Eis aí uma boa pergunta. Braun & Braun (1980) citam a ocorrência de algumas espécies para o município e Candiota, cidade próxima, tem uma lista de espécies publicada (Di-Bernardo et al., 2001). Já as listas de espécies do Rio Grande do Sul mais recentes são disponíveis em escala regional e/ou dentro dos limites políticos. Para traçar uma lista potencial de espécies de anuros para área de estudo, eu utilizei o trabalho de Kwet (2001), que cita as espécies e as porções do estado onde ocorrem (central, sul, nordeste, etc.), bem como audições noturnas durante as coletas. Também busquei informações de especialistas que conhecem a região e/ou áreas próximas, principalmente A. Kwet e T. G. dos Santos. Assim, das mais de 100 espécies de anuros que ocorrem no RS, eu identifiquei a ocorrência potencial de 40 delas para a área de estudo considerada. A partir dessa compilação, eu reuni as descrições dos girinos destas espécies, as quais têm larvas conhecidas. Mas a

determinação taxonômica de alguns espécimes, como girinos de *Leptodactylus* do grupo *fuscus* e *Scinax* do grupo *rubra*, exigiu a comparação com espécimes de coleções.

Ao final do processo de identificação, eu não fui capaz de identificar precisamente uma espécie de *Scinax* do grupo *rubra*, dentre as 21 espécies coletadas nesse estudo. Além dos registros relatados, eu observei girinos de *Odontophrynus americanus*, *Scinax berthae*, *Physalaemus henselii*, *Rhinella scheneideri*, em amostragens piloto, ou para outros fins, realizadas nos invernos de 2007 e 2008. Eu também observei machos em atividade de vocalização de *Scinax uruguayus*, *Scinax nasicus*, *Leptodactylus furnarius* e *Dendropsophus sanborni*. Somando espécies coletadas e/ou observadas nos dois eventos de coleta e registros adicionais, eu encontrei 29 espécies de anfíbios no município.

Eu preferi seguir o caminho acima descrito, a utilizar a chave dicotômica para girinos do RS de Machado & Maltchik (2007) porque: i) ela foi construída apenas com base nas descrições dos girinos publicadas, e não com base na análise dos exemplares, ii) girinos de espécies não conhecidos, ou que não haviam sido descritas até o momento da publicação, podem enquadrar-se nas identificações de outras espécies conhecidas, iii) ela em muitos casos identifica apenas um grupo de espécies, como exemplo, para girinos do gênero *Leptodactylus* dos grupos *L. fuscus* e *L. ocellatus*. Entretanto, embora sejam necessárias outras fontes, a chave pode servir como auxílio inicial principalmente para herpetólogos não familiarizados com a morfologia de girinos.

Guildas eco-morfológicas foram utilizadas tanto para analisar a distribuição das espécies no gradiente ambiental, quanto para explicar os padrões de co-ocorrência. Explicar a distribuição das espécies no gradiente ambiental, classificando os girinos de acordo com Altig & Johnston (1989) revelou ser uma tarefa difícil durante as análises exploratórias. Em campo, eu observei que dentre os bentônicos, alguns ocupavam poças muito similares entre si, mas diferentes de outros; que girinos de *Hypsiboas*, foram coletados em poças similares as dos bentônicos. Ordenando as espécies de acordo com a similaridade no uso de hábitat (abundância das espécies x poças), eu encontrei que nectônicos



estavam mais próximos entre si, e bentônicos mais distantes. Eu também observei que dentre os bentônicos, os congênericos pareciam distantes entre si. Dadas essas observações, vieram alguns questionamentos: se guilda é definida como um grupo de espécies que utiliza recursos de maneira similar (Root, 1964), como esperar que girinos de *L. ocellatus*, que apresentam o comportamento de “creche” (agregação), e outros *Leptodactylus* pertencem à mesma guilda? Como espécies que têm os ovos em ninhos de espuma, estejam no mesmo grupo que outras que não têm ninho? Com essas questões em mente, eu considerei apropriado buscar um novo delineamento de guildas, que refletisse melhor a similaridade das espécies.

E, que características devem ser consideradas para delinear guildas em girinos? Altig & Johnston (1989) descreveram guildas baseadas, em primeira instância, na nutrição dos embriões (endotrófica/exotrófica); a seguir nos ambientes usados, para girinos de nutrição exotrófica; e por último as demais características eco-morfológicas. No conjunto de espécies em questão, todos os girinos são exotróficos de corpos d’água lênticos, logo a análise das características morfológicas e ecológicas apenas é justificável. Dentre as morfológicas eu selecionei àquelas que estariam relacionadas à alimentação e natação dos girinos, como, por exemplo, a posição da boca e do espiráculo. Dentre as ecológicas, eu considerei àquelas que eram as possíveis de codificar com certeza, e que tivessem uma boa justificativa para serem considerados, como exemplo o já comentado comportamento de agregação, ainda ninho de espuma e o lugar de deposição de ovos. Eu não incluí características de comportamento alimentar (e.g., suspensores, raspadores), nem dos itens de consumo presumidos (detritos, algas). Embora estudos de dieta de girinos revelem que estes ingerem muitas algas, recentes estudos que avaliaram os itens assimilados, encontraram uma discrepância entre taxas de carbono e nitrogênio esperada, indicando que a nutrição deles pode estar relacionadas à bactérias, por exemplo (Altig et al., 2007). O comportamento alimentar e de uso da coluna d’água, (detritívoro/raspador/filtrador), eu não incluí por ele estar muito relacionado às características morfológicas mensuradas: posição do disco oral, razão entre altura e largura do corpo,

posição dos olhos e posição do espiráculo. Como codificar características morfológicas é uma tarefa menos subjetiva que observar o comportamento, eu preferi o uso destas, que tornam a metodologia replicável, mesmo para girinos com a ecologia pouco conhecida. A análise conforme utilizada (Fig. 4, capítulo 1) permite que a similaridade ecomorfológica seja utilizada em vários níveis, desde girinos comprimidos e comprimidos, passando pelas guildas de Altig & Johnston (1989), até as sete guildas finais obtidas. Assim, a proposta de classificação embora distante daquela ideal, avança por propor um método replicável para outros grupos de espécies e que permite avaliar grupos formados em diferentes níveis de similaridade.

Identificados os girinos e caracterizadas as guildas, eu pude me concentrar em testar as hipóteses sobre riqueza, composição e co-ocorrência. O que explica a riqueza e composição de guildas de girinos em poças? No capítulo 1, eu descrevo que ambas estão relacionadas principalmente à abundância da predação. A riqueza aumentou com o aumento da abundância de predadores, e diferentes guildas foram relacionadas a diferentes abundâncias. Guildas distintas também foram associadas às diferentes profundidades, o que é muito razoável e esperado, pois as características morfológicas das espécies refletem seu uso da coluna d'água. Mas a principal contribuição dos resultados do primeiro capítulo é mostrar que em guildas é possível prever os padrões no gradiente.

Tendo a riqueza e composição sido explicadas em função do gradiente ambiental, eu segui analisando os padrões de co-ocorrência à luz das teorias de interações competitivas. Girinos co-ocorrem em poças de forma aleatória ou segregada? A resposta obtida foi: depende. Em primeiro lugar, depende das espécies analisadas: todas as espécies ou espécies dentro de cada guilda. A análise do conjunto total de dados não evidenciou o padrão segregado que foi identificado dentro de cada guilda. Em segundo lugar, detectar padrões segregados ou não dependeu de se considerar o uso de um mesmo espaço, no caso uma mesma poça, ou a co-ocorrência "real", ou seja, espécies co-ocorrendo no espaço e no tempo.

Um último “depende”: os resultados modificaram de acordo com as regras de modelos nulos utilizadas. Há muita discussão estatística sobre as propriedades dos modelos nulos, mas elas trazem consigo teoria ecológica. Um modelo fixo-fixo controla por um lado as diferentes probabilidades de um sítio receber espécies, mas, por outro lado, o número de espécies em uma coluna não estaria refletindo as interações específicas? Essa foi uma crítica lançada ao modelo de Connor & Simberloff (1979). Permitir a variação do modelo, mantendo uma proporcionalidade ao padrão observado pode ser o “caminho do meio” (Gotelli & Graves, 1996). Porém o “caminho do meio” pode ser mais suscetível ao erro tipo I (Gotelli, 2000). E algumas condições que podem levar ao erro tipo I, podem por outro lado ser mais justificáveis ecologicamente (Gotelli & Entsminger, 2007). Nas matrizes de presença/ausência avaliadas a chance de rejeição da hipótese nula aumentou progressivamente de um modelo fixo-fixo, para um fixo-proporcional sem matrizes degeneradas, até aquele fixo-proporcional com matrizes degeneradas. Muitos resultados obtidos dentro dos modelos fixo-fixo concordaram com os modelos fixo-proporcionais sem matrizes degeneradas, mas, em alguns casos, foram muito diferentes daqueles fixos proporcionais com degeneradas. O que foi observado é uma propriedade dos modelos observada desde a sua proposição por Connor & Simberloff (1979). Gotelli (2000) observou que, embora conservador, o modelo fixo-fixo não deixa de detectar padrões segregados. Muitos dos padrões segregados desse estudo foram evidenciados dentro dessas condições “conservadoras”, e por isso, quando da discussão, eu optei por este tipo de algoritmo.

A ecologia, como ciência, se propõe explicar a distribuição e abundância dos seres vivos. Para tal, é necessário descrever onde os organismos ocorrem (ecologia descritiva), entender como variam suas abundâncias (ecologia funcional), e explicar os porquês dos padrões observados (ecologia evolutiva) (Krebs, 2009). Na presente dissertação, eu abordei a ocorrência de girinos em poças e fatores proximais relacionados. As guildas foram importantes tanto para observar a composição no gradiente, quanto para observar os padrões de co-ocorrência, logo cabe uma

pergunta: como se deu a evolução desses grupos? Futuros estudos direcionados a essa pergunta possibilitarão um melhor entendimento da distribuição e abundância dos girinos em poças.

Eu poderia ter concluído, quase satisfatoriamente, no parágrafo acima, mas “para que serve isso”? Essa é a pergunta imediata de muitas pessoas, geralmente externas à academia, e merece uma resposta breve. A conservação de espécies é um desafio global e, na introdução geral, eu contextualizei os problemas urgentes envolvendo a classe Amphibia. As pressões econômicas atuais dispensam o valor intrínseco das espécies e, se, por um lado é preciso criar algumas unidades de conservação, a grande maioria dos indivíduos ocorre fora delas. Portanto, é importante saber que grupos de espécies serão afetados perdendo-se esse ou àquele ambiente para tomar decisões sobre empreendimentos e demais uso do espaço. Assim como, avaliar se interações competitivas são importantes para estruturação das comunidades “naturais” \_ aqui me referindo àquelas sem espécies invasoras.

### **Referências Bibliográficas**

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

Altig, R., Whiles, M. R., & Taylor, C. L. 2007. What do tadpoles really eat? Assessing the trophic status of an understudied and imperiled group of consumers in freshwater habitats. *Freshwater Biology* 52: 386-395.

Braun, P. C., & C. A. S. Braun. 1980. Lista prévia dos anfíbios do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia Série Zoologia* 56: 121-146.

Connor, E. F., & D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology* 60: 1132-1140.

- Di-Bernardo, M., Oliveira, R. B., Pontes, G. M. F., Melchior, J., Solé, M. & A. Kwet. 2004. Anfíbios anuros da região de extração e processamentos de carvão de Candiota, RS, Brasil. In: Elba Calesso Teixeira. (org.). Estudos Ambientais em Candiota: Carvão e seus impactos. 1 ed. FINEP/PDACT/CIAMB/FAPERGS/FEPAM, Porto Alegre: 163-175.
- Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli, N. J., & G. L. Entsminger. 2003. Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* 84: 532-535.
- Gotelli, N. J., & G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Krebs, C.J. 2009. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Kwet, A. 2001. Frösche im brasilianischen Araukarienwald - Anurengemeinschaft des Araukarienwaldes von Rio Grande do Sul: Diversität, Reproduktion und Ressourcenaufteilung. Natur-und-Tier-Verlag, Münster.
- Machado, I. F., & L. Maltchick. 2007. Check-list da diversidade de anuros no Rio Grande do Sul (Brasil) e proposta de classificação para as formas larvais. *Neotropical Biology and Conservation* 2: 101-116.
- McDiarmid, R. W., & R. Altig. 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press, Chicago/London.
- Root, R. B. 1964. Ecological interactions of the chestnut-backed chickadee following a range extension. *Condor* 66: 229-238.

Rossa-Feres, D. C., & Nomura, F. 2006. Caracterização e chave taxonômica para girinos (Amphibia: Anura) da região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 6: 1-26.