



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**  
**PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA**  
**NÚCLEO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**  
**MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

**DISSERTAÇÃO DE MESTRADO**

**ECOLOGIA ESPACIAL DE ANUROS DA CAATINGA**

**SIDNEY FEITOSA GOUVEIA**

Dezembro – 2009  
São Cristóvão – Sergipe  
Brasil

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**  
**PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA**  
**NÚCLEO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**  
**MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

**ECOLOGIA ESPACIAL DE ANUROS DA CAATINGA**

**SIDNEY FEITOSA GOUVEIA**

Dissertação apresentada ao Núcleo de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal de Sergipe, como requisito a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Renato Gomes Faria

Dezembro – 2009  
São Cristóvão – Sergipe  
Brasil

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA BIBLIOTECA CENTRAL  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**

G719s Gouveia, Sidney Feitosa  
Ecologia espacial de anuros da Caatinga / Sidney Feitosa  
Gouveia. – São Cristóvão, 2009.  
73 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) – Núcleo  
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Pró-Reitoria de  
Pós-Graduação e Pesquisa, Universidade Federal de Sergipe,  
2009.

Orientador: Prof. Dr. Renato Gomes Faria

1. Anfíbios. 2. Semi-árido. 3. Ecologia de comunidade. 4.  
Unidade de conservação. I. Título.

CDU 574.2

*“O limite do saber humano em qualquer ramo científico possui um interesse maior, o qual se incrementa sob a influência da proximidade aos domínios da imaginação.”*

Charles Darwin

## AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente ao meu Orientador Dr. Renato Gomes Faria que, além da orientação, confiou no meu trabalho com muita tranquilidade, propiciando a oportunidade de enriquecê-lo com novas abordagens e, acima de tudo, pela estimada amizade.

Aos amigos Túllio Dias e Pablo Santana pela grande ajuda e companhia durante todo o trabalho de campo.

Ao Sr. Manoel Messias Nazaré, Seu Didi, e toda sua família pela acolhida durante todo o trabalho, em cujo sucesso certamente tem grande parte.

Ao grande amigo Patrício Adriano da Rocha pela ajuda com algumas análises, além de companheiro das inúmeras boas discussões ao longo de anos de trabalhos juntos.

Ao Dr. Daniel Oliveira Mesquita pelo inestimável auxílio com alguns dos métodos utilizados que certamente aprimoraram a qualidade do trabalho, além do acolhimento em João Pessoa, incluindo a praia de Coqueirinho.

Ao Dr. José Alexandre Felizola Diniz-Filho pela ajuda com algumas análises que, mesmo não sendo apresentadas, certamente me ajudaram a responder algumas das minhas indagações.

A todos os amigos do Laboratório de Herpetologia e Ictiologia, em especial Francis Luiz Caldas, Crizanto B. De-Carvalho e Rafael Alves pelas boas discussões sobre este e outros trabalhos.

Aos amigos do Laboratório de Biologia da Conservação, os professores Dr. Aduino Ribeiro e Dr. Stephen Ferrari, e ainda Patrício Adriano da Rocha, Eduardo Santos Marques Jr., Raone Beltrão Mendes, Juan Manuel Ruiz-Esparza Aguilar, todos grandes amigos que estiveram sempre ao meu lado nesse Mestrado.

Ao Dr. Aduino de Souza Ribeiro, pela batalha na criação e coordenação do Programa de Pós-Graduação.

Aos amigos da SEMARH/SBF, em especial João Pedro Souza-Alves, Elísio Marinho Neto, Fernando Dória, Mário Sárgio, Paulo César, Cristiane Barreto e especialmente à Valdineide Santana pelo apoio irrestrito, incentivo e confiança no meu trabalho.

Os agradecimentos mais especiais vão para meus pais Sidrack e Neide, pela educação, amor e incentivo cada vez maiores. Meus irmãos Cássio, Rafael e Yane pela paciência, compreensão e por acreditarem sempre em mim, e meus sobrinhos Juan e Sabrina pela alegria.

A minha querida namorada, Carine, pelo carinho, amor incondicional, incentivo nas decisões mais difíceis e principalmente pela enorme paciência!

A *Los Românticos de La Caatinga* por grandes momentos que, regados a muitas coisas, entra as quais conversas e discussões frutíferas, sem dúvida foram essenciais nessa trajetória.

Agradeço também a Fundação de Apoio à Pesquisa e Inovação Tecnológica do Estado de Sergipe – FAPITEC pelo suporte financeiro a este trabalho.

## SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS .....	i
LISTA DE TABELAS .....	iii
RESUMO GERAL .....	iv
GENERAL ABSTRACT .....	v
INTRODUÇÃO GERAL .....	6
ECOLOGIA ESPACIAL .....	6
NICHO ESPACIAL: Fatores atuais e históricos .....	7
ANFÍBIOS .....	8
AS CAATINGAS .....	10
OBJETIVOS .....	12
DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO .....	13
<b>CAPÍTULO 1. ESTRUTURA DE COMUNIDADE E A INFLUÊNCIA DA HETEROGENEIDADE DE HÁBITAT NA DIVERSIDADE DE ANUROS NA CAATINGA</b>	
RESUMO .....	16
ABSTRACT .....	17
INTRODUÇÃO .....	18
MATERIAL E MÉTODOS .....	19
RESULTADOS .....	23
DISCUSSÃO .....	30
APÊNDICE DO CAPÍTULO 1 .....	37
<b>CAPÍTULO 2. MICROHÁBITAT REPRODUTIVO E ESTRUTURA ESPACIAL EM ANUROS DA CAATINGA: CONTROLE ECOLÓGICO, FILOGENÉTICO OU ESTOCÁSTICO?</b>	
RESUMO .....	44
ABSTRACT .....	45
INTRODUÇÃO .....	46
MATERIAL E MÉTODOS .....	48
RESULTADOS .....	51
DISCUSSÃO .....	54
APÊNDICE DO CAPÍTULO 2 .....	58
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	61
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	63

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Localização do Monumento Natural Grota do Angico, Sergipe..... 13

## CAPÍTULO 1

**Figura 1.1.** Distribuição de abundâncias relativas dos anfíbios do MNGA – SE. .... 24

**Figura 1.2.** Curva de rarefação de espécies de anfíbios do MNGA – SE através dos estimadores não-paramétricos ACE, Chao 2, Jackknife 1 e Bootstrap ..... 24

**Figura 1.3.** Distribuição sazonal dos anuros em atividade, pluviosidade mensal acumulada e temperatura média mensal no MNGA – SE entre outubro de 2008 e setembro de 2009..... 26

**Figura 1.4.** Similaridade faunística (índice de Bray-Curtis) dos corpos d’água do MNGA – SE. Os sítios são acompanhado por valores de riqueza, equitabilidade e índice de diversidade  $H'$  de Shannon ..... 27

**Figura 1.5.** Diagrama de ordenação da CCA para abundância de 18 espécies de anfíbios nos 11 corpos d’água amostrados no MNGA – SE. .... 28

**Figura 1.6.** Correlograma de Mantel representando os coeficientes de autocorrelação espacial para cada classe de distância definida entre os corpos d’água do MNGA – SE ..... 29

## APÊNDICE DO CAPÍTULO 1

**Figura A.1.1.** Correlação entre abundância de indivíduos e precipitação acumulada (mm) no município de Poço Redondo – SE entre outubro de 2008 e setembro de 2009..... 37

**Figura A.1.2.** Correlação entre abundância de indivíduos e temperatura mensal média (°C) no município de Poço Redondo – SE entre outubro de 2008 e setembro de 2009..... 37

**Figura A.1.3.** Correlação entre abundância de indivíduos e umidade relativa do ar mensal média (mm) no município de Poço Redondo – SE outubro de 2008 e setembro de 2009..... 37



## IMAGENS

<b>Figura 2.</b> Riacho 1 (37°41'18"W, 9°41'21"S). Out. 2008.....	40
<b>Figura 3.</b> Riacho 2 (37°40'09"W, 9°39'59"S). Mar. 2009.....	40
<b>Figura 4.</b> Lagoa 1 (37°40'53"W, 9°41'14"S). Set. 2009.....	40
<b>Figura 5.</b> Lagoa 2 (37°40'52"W, 9°40'37"S). Maio 2009.....	40
<b>Figura 6.</b> Lagoa 3 (37°41'39"W, 9°40'00"S). Set. 2009.....	40
<b>Figura 7.</b> Lagoa 4 (37°41'14"W, 9°40'10"S). Maio 2009.....	40
<b>Figura 8.</b> Lagoa 5 (37°41'22"W, 9°39'58"S). Set. 2009.....	41
<b>Figura 9.</b> Lagoa 6 (37°40'57"W, 9°39'50"S). Maio 2009.....	41
<b>Figura 10.</b> Brejo 1 (37°41'08"W, 9°39'56"S). Out. 2008.....	41
<b>Figura 11</b> Brejo 2 (37°41'09"W, 9°39'46"S). Out. 2008.....	41
<b>Figura 12.</b> Brejo 3 (37°40'55"W, 9°39'50"S). Maio 2009.....	41
<b>Figura 13.</b> Anuros do MNGA – SE.....	42

## CAPÍTULO 2

<b>Figura 2.1.</b> Filogenia dos anfíbios do MNGA – SE usada na CPO. Adaptada de Vitt & Caldwell (2009).....	53
--	----

## APÊNDICE DO CAPÍTULO 2

<b>Figura A.2.1.</b> Distribuição percentual da ocupação horizontal de 11 corpos d'água pelas 18 espécies de anfíbios do MNGA – SE, ao longo de classes de distância de 100 cm.....	58
---	----

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

<b>Tabela 1.1.</b> Caracterização dos 11 corpos d'água estudados no MNGA – SE.....	21
<b>Tabela 1.2.</b> Anfíbios anuros do MNGA – SE e sua ocorrência nos habitats estudados. ....	25
<b>Tabela 1.3.</b> Correlações ' <i>intra-set</i> ' e coeficientes canônicos das variáveis ambientais com os três eixos da CCA para os anfíbios do MNGA – SE.....	27

### APÊNDICES DO CAPÍTULO 1

<b>Tabela A.1.1.</b> Abundância de espécies nos corpos d'água amostrados no mês com maior abundância no MNGA – SE entre 2008 e 2009. ....	38
<b>Tabela A.1.2.</b> Matriz de similaridade de Bray-Curtis baseada na abundância das espécies dos 11 corpos d'água amostrados entre 2008 e 2009 no MNGA – SE.....	38

### CAPÍTULO 2

<b>Tabela 2.1.</b> Larguras de nicho ( $I-D$ de Simpson) de microhabitat e aspectos quantitativos das posições horizontais aos corpos d'água dos anfíbios do MNGA – SE... ..	52
<b>Tabela 2.2.</b> Efeito histórico sobre o uso de microhabitat entre os anfíbios do MNGA – SE. ....	53

### APÊNDICES DO CAPÍTULO 2

<b>Tabela A.2.1.</b> Frequência de uso de microhabitat pelos anuros do MNGA – SE entre outubro de 2008 e setembro de 2009.....	59
<b>Tabela A.2.2.</b> Sobreposição de nicho ( $\Phi_{ij}$ de Pianka) entre pares de espécies em corpos d'água lênticos (lagoas e brejos) do MNGA – SE. ....	60
<b>Tabela A.2.3.</b> Sobreposição de nicho ( $\Phi_{ij}$ de Pianka) entre pares de espécies em corpos d'água lóticos (riachos) do MNGA – SE.....	60

## RESUMO GERAL

A compreensão do efeito dos componentes espaciais sobre comunidades biológicas e o padrão com que estas o exploram constituem abordagens complementares e nos aproximam do conhecimento mais amplo sobre os processos ecológicos espacialmente determinados. Anfíbios, pelas suas características, são excelentes modelos para se testar essas interações em diversos sistemas ecológicos. Pela sua conspícua dependência da água, esses organismos devem enfrentar grandes desafios à sobrevivência e à organização em ecossistemas onde esse recurso é escasso. Este trabalho foi dividido em dois capítulos com abordagens complementares de investigar como os componentes do espaço afetam uma comunidade de anuros no semi-árido brasileiro e como esses animais se relacionam com essa dimensão em escala local. Utilizando métodos multivariados e modelos de hipótese nula, foram exploradas a influência da heterogeneidade ambiental na diversidade local e a partilha de nicho microespacial nessa comunidade, buscando em fatores atuais e históricos sua influência. Foram registradas 18 espécies de 11 gêneros e seis famílias (Bufonidae, Cyclorhampidae, Hylidae, Leiuperidae, Leptodactylidae e Microhylidae), todas comuns à Caatinga. As espécies distribuem-se de forma diferenciada entre ambientes lênticos e lóticos, apresentando um padrão típico dos anuros sul-americanos, indicando uma organização consistente em nível de hábitat. A diversidade de espécies em corpos d'água respondeu positivamente à heterogeneidade de habitat, tendo a quantidade de água e a arquitetura da vegetação e das margens como principais elementos estruturais. Em nível de microhábitat, as espécies não demonstram a mesma organização observada entre hábitats, entretanto apresentam aspectos de uso de microhábitat preservados ao longo da história evolutiva das espécies. Os resultados apontam padrões de diversidade, distribuição local e interações que ajudam a compreender a ocupação da Caatinga pelos anfíbios em distintas escalas.

**Palavras-chave:** Anfíbios, semi-árido, ecologia de comunidade, unidade de conservação.

## GENERAL ABSTRACT

The comprehension of the effects of spatial components on biological communities and the pattern by which they explore it constitute complementary approaches and approximate us to a wider knowledge about ecological process spatially determined. Amphibians, due to their characteristics, are excellent models for testing these interactions in a wide array of ecological systems. Given their conspicuous dependence on water, these organisms may face major challenges to survival and organization in ecosystems where this resource is scarce. This study is divided into two chapters with complementary approaches to investigate how the spatial components affect an anuran assemblage in the Brazilian semiarid region, and how these animals relate to this dimension on a local scale. Using multivariate methods and a null model hypothesis, the influence of environmental heterogeneity on local diversity and the sharing of microspatial niches in this assemblage were explored, and evidence of recent and historical factors was sought. Eighteen species of 11 genera and six families (Bufonidae, Cyclorhampidae, Hylidae, Leiuperidae, Leptodacylidae e Microhylidae) were recorded, all common to the Caatinga. The species are distributed differently among lentic and lotic environments, showing the typical pattern of South American anurans, indicating consistent organization at the habitat level. The diversity of species in different bodies of water responded positively to habitat heterogeneity, including the amount of water and vegetation and margin architecture as key structural elements. At the microhabitat level, the species did not demonstrate the same organization observed in habitats, however they presented preserved features of microhabitat usage over the evolutionary history of species. The results point to diversity patterns, local distribution and interactions that help us to understand the occupancy of the Caatinga by amphibians at distinct scales.

**Key-words:** Amphibians, semiarid, community ecology, conservation unity.

## INTRODUÇÃO GERAL

### ECOLOGIA ESPACIAL

Quais fatores determinam a distribuição da diversidade biológica na Terra esta entre as questões mais seminais e amplamente debatidas na ecologia (Andrewartha & Birch, 1964). Nessa discussão o espaço geográfico é o cenário onde atuam inúmeros processos tais como sucessão, estabilidade, padrões de diversidade, coexistência e interações, catástrofes e invasões e diversos padrões de ocupação dos ambientes (Legendre & Fortin, 1989; Tilman & Kareiva, 1997). Contudo, além de cenário, o espaço desempenha um papel fundamental, interagindo com os demais elementos e estruturando as forças atuantes nos processos ecológicos (Legendre & Legendre, 1998).

Entretanto, a maioria dos estudos ecológicos quantitativos do século XIX e início do XX assumia uma distribuição uniforme dos organismos (ex. Darwin, 1881; Hensen, 1884 *apud* Legendre & Fortin, 1989) ou simplesmente ignoravam a dimensão espacial dos fenômenos estudados (por exemplo, os modelos de predação e competição de Lotka-Volterra). Gause, estudando a dinâmica predador-presa entre protistas ciliados (gênero *Paramecium*), elaborou um dos primeiros trabalhos a evocar a diferenciação de hábitat para explicar a coexistência de espécies (Whittaker, 1975). A partir da década de 1950 muitas abordagens têm sido desenvolvidas e modificadas para detectar e caracterizar padrões espaciais (ex. Huffaker 1958; Gittins, 1968; Cochran, 1977). Dentre elas, a Teoria de Biogeografia de Ilhas de MacArthur & Wilson (1967) veio como um dos grandes avanços da compreensão da dimensão espacial nos processos ecológicos, tendo exercido grande influência na ecologia, sobretudo na biologia da conservação.

Atualmente, a *Hipótese da Heterogeneidade de Habitat* (MacArthur & MacArthur, 1961) se estabeleceu como uma das pedras angulares da ecologia (Lack, 1969), tendo sido responsável pelo reconhecimento da heterogeneidade como chave para a compreensão da complexidade da natureza (Tews et al. 2004). O reconhecimento da influência da dimensão espacial nos fenômenos ecológicos é hoje apontado como um novo paradigma da ecologia (Pinto et al, 2003), cujo tema central envolve a compreensão da influência dos padrões espaciais do ambiente sobre os processos biológicos, em distintas escalas (Legendre, 1993).

Localmente, a heterogeneidade ambiental pode ser entendida como a expressão de atributos estruturais do ambiente, incluindo componentes horizontais, verticais e qualitativos que oferecem microhábitats diferenciados (Pianka, 1966; Tews et al, 2004). Essa heterogeneidade é explorada pelas espécies como a dimensão espacial do nicho, e tem sido apontada como um fator que influencia positivamente a composição e diversidade de espécies em seus respectivos hábitats (Pinto et al., 2003; Tews et al. 2004). Além disso, a heterogeneidade ambiental também atua nas interações entre as espécies numa comunidade, influenciando a partilha dos recursos disponíveis e moldando a estrutura das comunidades (Chesson & Huntly, 1997).

### **O NICHO ESPACIAL: Fatores atuais e históricos**

O nicho se destaca como um conceito central na ecologia, tendo em Hutchinson (1957) sua aceção mais ampla e influente: o conjunto de condições bióticas e abióticas nas quais as espécies podem persistir e manter tamanhos populacionais estáveis. Ainda segundo Hutchinson (1957), o nicho ecológico pode ser dividido em ‘fundamental’, que diz respeito às condições abióticas nas quais as espécies são capazes de persistir, e nicho ‘realizado’, condições em que as espécies efetivamente vivem na presença de outras espécies. Um dos conceitos que emergem da definição do autor é o do ‘*hipervolume n-dimensional*’, que traduz a combinação das diversas dimensões do nicho relacionadas a uma dada espécie (Pianka, 1978). De modo geral, o conceito de nicho tem sido uma ferramenta importante na compreensão dos fenômenos ecológicos e evolutivos, como os fatores que determinam a coexistência das espécies, sua distribuição geográfica e os mecanismos que governam a especiação e a evolução dos ecossistemas (Alley, 1982; Chase & Leibold, 2003).

Nesse sentido, o componente espacial é tido como uma das mais importantes dimensões do nicho de uma espécie (Pianka, 1978). As interações em uma comunidade acerca desse recurso respondem em grande parte pelos padrões de diversidade e a organização da comunidade em escalas locais e regionais (Kneitel & Chase, 2004). A *Hipótese de Sobreposição de Nicho* (Pianka, 1974), por exemplo, propõe que a sobreposição total de nicho da comunidade deve relacionar-se inversamente com a riqueza de espécies e com a intensidade

de competição. Glasser & Price (1988) sugerem, entretanto, que uma alta sobreposição de nicho pode significar intensa competição por recursos compartilhados em uma comunidade em processo de estruturação. Todas essas alternativas demonstram a complexidade das interações que cercam o nicho espacial, a diversidade local e a coexistência das espécies (Kneitel & Chase, 2004).

Além das interações ecológicas atuais (ex. competição), o fator histórico (filogenético) tem sido cada vez mais utilizado para explicar padrões de distribuição e interações entre espécies numa comunidade (Brooks & McLennan, 1991). Graças aos avanços nas técnicas moleculares de caracterização filogenética, e também ao desenvolvimento de procedimentos analíticos (estatísticos) adequados, hoje é possível explorar essas informações para diversos campos da ecologia. Na ecologia de comunidade, os estudos têm se apoderado dessa abordagem para (i) analisar a estrutura filogenética da comunidade, (ii) adicionar o contexto de comunidade na biogeografia e evolução de caracteres e (iii) buscar as bases filogenéticas da diferenciação (ou conservação) dos nichos numa comunidade (Webb et al. 2002).

A filogenia das espécies determina, em algum grau, suas preferências ecológicas. Certas características são retidas ao longo da sua história evolutiva, através do que se conhece por Conservatismo de Nicho (Peterson et al., 1999). O conservatismo de nicho determina quais condições ambientais os membros de um clado podem tolerar, para quais regiões eles podem dispersar e que fatores estabelecem barreiras ecológicas a sua dispersão (Wiens & Donoghue, 2004). Embora tenha sido utilizado para explicar padrões de distribuição em larga escala (Ricklefs & Latham, 1992; Wiens, 2004) o conservatismo de nicho atua ultimamente no nicho realizado de cada espécie e, portanto, na organização local das comunidades (Ackerly, 2003)

## **ANFÍBIOS**

A influência do espaço geográfico sobre os anfíbios repercute na origem do grupo, durante o Triássico inicial, na Era Paleozóica, há 220 milhões de anos. O registro fóssil indica que com a divisão da Pangea, as salamandras, representantes da ordem Caudata, permaneceram distribuídas basicamente no continente Laurasiano, enquanto as cecílias, ordem Gymnophiona,

e as rãs, ordem Anura, mantiveram-se mais relacionadas à Gondwana (Savage, 1973; Duellman & Trueb, 1986; Roelants et al., 2007).

No período Jurássico, há 160 milhões de anos, os anuros já haviam se dispersado por todo o mundo, o que não ocorreu com as demais ordens. Atualmente as salamandras distribuem-se majoritariamente no hemisfério norte, com apenas uma família moderna estendendo-se até a América do Sul, enquanto as cecílias ocorrem basicamente na faixa intertropical. Os anuros, por sua vez, distribuem-se globalmente, excetuando-se o continente antártico, ilhas oceânicas e desertos extremamente secos (Duellman & Trueb 1986). Reflexo desse potencial adaptativo é a maior diversidade do grupo, com mais de 5.600 espécies conhecidas, perfazendo quase 90% da classe Amphibia (Frost, 2009).

Tradicionalmente os fatores históricos são usados para explicar os padrões de diversificação dos anfíbios em grande-escala, em especial nos trópicos, em termos de eventos de colonização e extinção e processos biogeográficos (Buckley & Jetz, 2007; Roelants et al., 2007; Wiens, 2007). Por outro lado a diversidade e as interações entre espécies em escala regional e local têm sido explicadas, sobretudo, pelos componentes ecológicos que cercam as comunidades (ex. Lynch, 1979; Dayton & Fitzgerald, 2005; Kopp & Eterovick, 2006). Poucos trabalhos (ex. Zimmerman & Simberloff, 1996; Navas, 2006; Eterovick et al., 2008) têm buscado na filogenia os padrões de uso de hábitat e distribuição local das espécies.

Anfíbios são animais fisiologicamente dependentes da água (Feder & Burggren, 1992) e por isso sua maior diversidade, em especial de anuros, ocorre em florestas intertropicais úmidas (Duellman, 1999). Obedecendo ao padrão amplamente reconhecido de aumento da riqueza de espécies com a diminuição da latitude (Roelants et al., 2007; Wiens, 2007) somado à forte associação dos anfíbios com ambientes úmidos, as florestas ombrófilas equatoriais detêm os valores de riqueza mais expressivos (Buckley & Jetz, 2007). Em decorrência dessa forte predição da riqueza das espécies pelas variáveis ambientais, em particular a disponibilidade de água, regiões áridas e semi-áridas apresentam índices mais modestos de riqueza de anfíbios (Sasa & Bolaños, 2004). Contudo, a despeito da menor riqueza, os anfíbios de formações xéricas exibem características ecológicas e comportamentais típicas, tais como forte associação com áreas onde há maior disponibilidade de água, longos períodos de estivação durante a seca e



predominância de espécies que desovam em ninhos de espuma (Dayton, 2005; Sasa & Bolaños, 2004).

Além da água, Dayton & Fitzgerald (2006) apontam outros elementos do ecossistema como importantes na composição e abundância das espécies em regiões áridas, como tipo de estrutura da vegetação, substrato, topografia, entre outros. Na Caatinga, Viera et al. (2007) sugerem um padrão semelhante, tendo o tamanho dos corpos d'água, o hidroperíodo e a estrutura da vegetação como variáveis importantes, embora essa relação indicada não foi efetivamente testada. Além disso, como defendido por Heyer (1988) e Rodrigues (2005), o conhecimento dos anfíbios da Caatinga ainda é bastante deficiente, demandando mais estudos para uma maior compreensão dos aspectos ecológicos do grupo na região.

## AS CAATINGAS

O domínio morfoclimático das Caatingas (*sensu* Ab'Saber, 1974) estende-se por uma área de 84.445.300 ha entre as coordenadas 2°54' e 17°21'S, abrangendo cerca de 70% da região Nordeste e 13% do território brasileiro entre os estados do Nordeste e norte de Minas Gerais (IBGE, 2004). Sustentada por solos rasos e pedregosos, com frequentes afloramentos rochosos de origem pré-cambriana (Ab'Saber, 1974), a vegetação das Caatingas divide-se em diferentes fisionomias e caracteriza-se por um porte em geral arbustivo-arbóreo de espécies caducifólias, espinhosas e com folhas reduzidas, dando assim o aspecto xerofítico da paisagem (Andrade-Lima, 1981).

O clima das Caatingas é tipicamente semi-árido, apresentando altos valores de radiação solar, de temperaturas médias anuais e de evapotranspiração potencial, contrapondo-se aos baixos índices de umidade relativa e, sobretudo, de precipitações (Reis, 1976). Além de escassas, estas se distribuem irregularmente, sendo responsável pelo aspecto mais emblemático da região das Caatingas: suas secas periódicas, cuja duração variável entre três meses em brejos úmidos até 11 meses nas regiões mais áridas como o Raso da Catarina (Nimer, 1972), determinam as estratégias de sobrevivência da flora, da fauna e do homem sertanejo.

Um dos reflexos desses extremos climáticos observados nas Caatingas, e que deve repercutir nas estratégias de sobrevivência dos anfíbios da região é a intermitência dos corpos d'água, sejam estes lênticos ou lóticos. Apenas os grandes rios conservam sua perenidade, como o Parnaíba e o São Francisco. Pequenos rios e riachos são passíveis de cheias apenas quando da ocorrência de chuvas concentradas em períodos curtos, de modo que seus leitos permanecem secos durante maior parte do ano (Ab'Saber, 1959). Ambientes lênticos, via de regra lagoas temporárias, sofrem grandes flutuações no nível da água devido a altas taxas de evaporação, temperaturas elevadas e irregularidade de precipitação, causando impactos e determinando as estratégias de sobrevivência das espécies presentes (Williams, 1987).

## **OBJETIVOS**

### **GERAL**

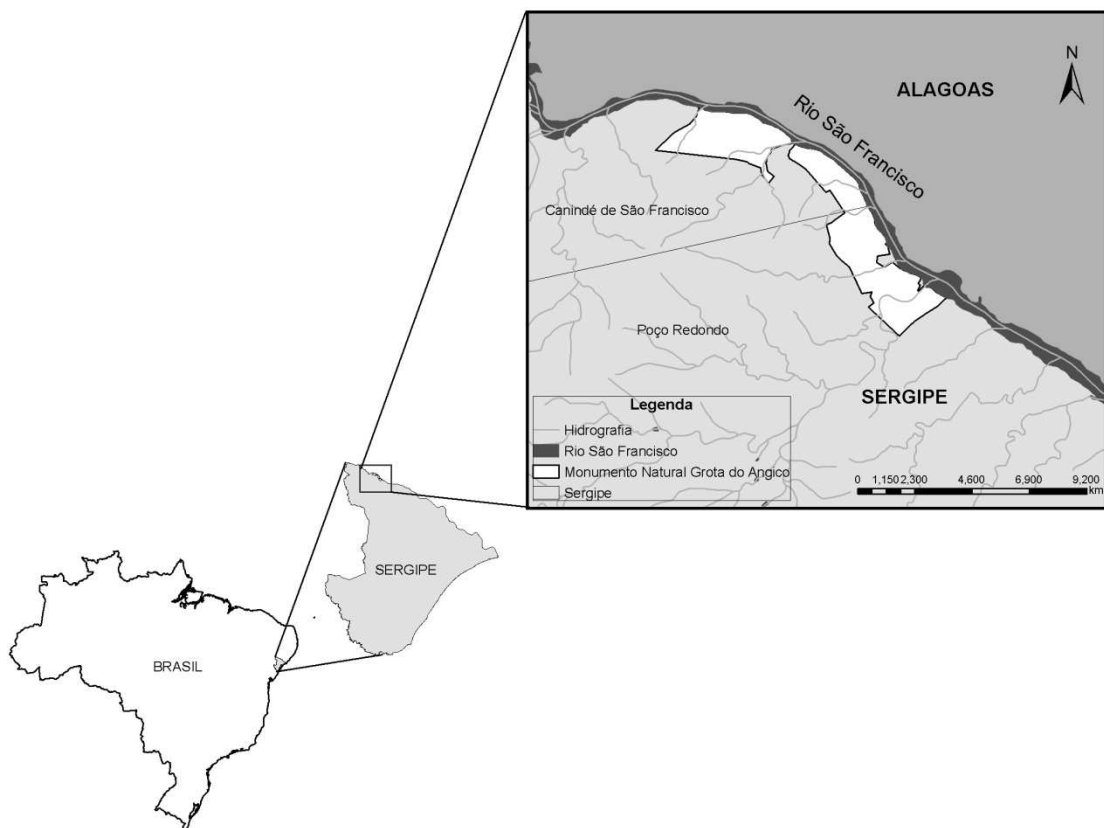
Este trabalho teve por objetivo estudar os fatores que podem contribuir para a estruturação de uma comunidade de anfíbios da Caatinga em Sergipe em termos de diversidade local e uso do nicho espacial em torno dos ambientes reprodutivos.

### **ESPECÍFICOS**

- i. Caracterizar a estrutura da comunidade quanto à diversidade e distribuição local das espécies;
- ii. Testar se a heterogeneidade ambiental influencia a diversidade de espécies em habitats reprodutivos, e identificar quais são as variáveis preditoras (Hipótese da Heterogeneidade de Hábitat);
- iii. Testar se há estrutura de uso de microhábitat na comunidade (modelo de hipótese nula de sobreposição de nicho);
- iv. Testar se há presença de sinal filogenético na utilização de microhábitat pelas espécies (Hipótese do Conservatismo de Nicho).

## DESCRIÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na unidade de conservação estadual Monumento Natural Grotas do Angico (MNGA), Sergipe (37°40'W; 09°39'S). Com área de 2.138 ha, a unidade está inserida no domínio morfoclimático da Caatinga (*sensu* Ab'Saber, 1974), entre os municípios de Poço Redondo e Canindé de São Francisco, alto sertão sergipano, às margens do Rio São Francisco (Figura 1).



**Figura 1.** Localização do Monumento Natural Grotas do Angico, Sergipe, Brasil.

As condições climatológicas locais são definidas por temperaturas elevadas durante o verão, em torno de 30°C, com amplitude térmica acentuada. As médias pluviométricas históricas em torno de 500 mm, as precipitações irregulares e a ocorrência de oito meses secos e quatro sub-úmidos permitiram Santos & Andrade (1992) classificarem o clima da região como árido, limitando-se com espaços semi-áridos, (classe BShw de Köppen). O regime pluviométrico é marcado por um período seco no verão e um período de chuvas concentrado, em geral, entre abril e agosto, coincidindo com o outono-inverno. As condições climáticas

locais assinalam uma elevada evapotranspiração e a presença quase exclusiva de rios temporários (excetuando-se o São Francisco) e acúmulos de água de tamanho e duração variáveis.

Os fatores climáticos locais permitem classificar a Caatinga da região como hiperxerófila. A vegetação é composta basicamente por três estratos em uma formação arbustiva-arbórea do tipo *Caesalpinia* – *Aspidosperma* – *Jatropha* (catingueira – pereiro – pinhão-bravo) com árvores de maior porte distribuídas de modo esparsa, coincidindo com a fisionomia prevista por Prado (2005) para a região do vale do Rio São Francisco (Unidade VI-7). A proximidade do Rio São Francisco, uma das poucas fontes seguras de água do nordeste semi-árido, explica o fato de no local terem sido intensas as práticas agrícolas durante séculos, tendo cessado há cerca de 30 anos (Santos & Andrade, 1992). Atualmente a região é caracterizada por um mosaico de áreas ora mais ora menos perturbadas, estas em um estágio avançado de sucessão secundária com déficit de espécies arbóreas de maior valor madeireiro. A altitude média da região é de 100 m.

O estudo foi conduzido em 11 corpos d'água com diferentes conformações e graus de complexidade estrutural (Tabela 1.1, Capítulo 1; Figuras A.1.1–A.1.3, Imagens). Nove destes eram ambientes lênticos (seis lagoas e três brejos), apresentando dimensões, estratificação vegetal e características de margens variáveis. Dois corpos d'água eram lóticos, ambos afluentes do São Francisco e conhecidos como Riacho do Cajueiro e Riacho Angico. Ambos possuem largura variável entre dois e quatro metros e intermitência associada às chuvas anuais, podendo ou não apresentar fluxo contínuo em períodos chuvosos ao longo do ano. Em anos com baixos índices pluviométricos e ao final da estação chuvosa, apenas pequenos acúmulos de água se formam entre as depressões do solo ou das rochas.

**Capítulo 1.**

Estrutura de comunidade e a influência da heterogeneidade de hábitat na diversidade de anuros na Caatinga

*“Assemblage structure and the influence of habitat heterogeneity on anuran diversity in the Caatinga”*

## **Estrutura de comunidade e a influência da heterogeneidade de hábitat na diversidade de anuros na Caatinga**

**Resumo.** Como comunidades estão organizadas e quais fatores influenciam os padrões encontrados são questões essenciais na ecologia de comunidade. Entre anfíbios esses estudos têm se tornado cada vez mais frequentes, mas o Nordeste brasileiro continua pobremente conhecido a esse respeito, sobretudo em sua porção semi-árida. Este estudo buscou descrever a diversidade e a distribuição local de uma comunidade de anfíbios e verificar como as variáveis ambientais afetam esses parâmetros descritos. Os dados foram obtidos durante um ano, através de busca ativa em 11 corpos d'água com diferentes graus de heterogeneidade ambiental. Foram registradas 18 espécies e a atividade reprodutiva restringiu-se à estação chuvosa. A distribuição local das espécies diferenciou ambientes lóticos de lênticos e a diversidade de espécies foi significativamente correlacionada à heterogeneidade dos hábitats, tendo tamanho dos corpos d'água e estrutura da vegetação das margens como principais variáveis preditoras. Não houve autocorrelação espacial. Os resultados indicam que a exploração de hábitats reprodutivos pelos anuros da Caatinga não se dá de forma desordenada, mas as espécies selecionam hábitats para as quais são mais bem adaptadas. Com isso discute-se brevemente o potencial efeito da filogenia e história de colonização da Caatinga pelos anfíbios na geração desse padrão.

**Palavras-chave.** Anfíbios, semi-árido, complexidade ambiental, distribuição espacial, análise multivariada

**Assemblage structure and the influence of habitat heterogeneity on anuran diversity in the Caatinga**

**Abstract.** How communities are organized and which factors influence observed patterns are fundamental questions in community ecology. In amphibians these studies have become more and more frequent, but the Brazilian Northeastern remains poorly known in this respect, especially in its semiarid portion. This study aimed to describe the diversity and local distribution of an amphibian assemblage and to verify how environmental variables affect the described parameters. Data were obtained during a year, through active search in 11 bodies of water with different degrees of environmental heterogeneity. We registered 18 species and the breeding activity was restricted to the rainy season. The local distribution of species distinguished lotic and lentic environments, and the diversity of species was significantly correlated with habitat heterogeneity, involving size of bodies of water and vegetation structure of the margins as principal predictor variables. There was no spatial autocorrelation. The results indicate that the exploitation of breeding habitats by Caatinga anurans does not take place in an unordered fashion, but species select habitats for which they are finely adapted. We briefly discuss the potential effects of phylogeny and the history of colonization of the Caatinga by amphibians in generating this pattern.

**Key-words.** Amphibians, semi-arid, environmental complexity, spatial distribution, multivariate analysis



## INTRODUÇÃO

A influência das variáveis ambientais sobre a distribuição e organização da diversidade é uma das questões centrais da ecologia (Whittaker, 1975). Em nível de comunidade, o arranjo dessas variáveis no espaço e tempo determina a formação de padrões locais de distribuição e diversidade de espécies, exploração de recursos e interações intra e interespecíficas que definem sua organização (Giller, 1984). De acordo com a Hipótese de Heterogeneidade de Hábitat (Macarthur & Macarthur, 1961), ambientes estruturalmente mais complexos devem oferecer uma maior variedade de recursos exploráveis e assim manter maior diversidade de espécies. Esse atributo tem sido usado para explicar padrões globais de distribuição, como o gradiente latitudinal de diversidade (Pianka, 1966; Rohde, 1992), mas é em escala local que os seus efeitos são mais evidentes (Giller, 1984).

Entre anfíbios não há um consenso sobre o efeito da complexidade ambiental sobre a diversidade local. Alguns estudos apontam para ausência de influência significativa (ex. Vasconcelos & Rossa-Feres, 2005; Afonso & Eterovick, 2007; Santos et al., 2007), enquanto outros atribuem a pelo menos um fator de heterogeneidade local as diferenças de riqueza de espécies (ex. Atauri & Lucio, 2001; Burskirk, 2005; Prado & Pombal, 2005). Nestes, a quantidade de água (tamanho e profundidade) e cobertura e estrutura da vegetação são as variáveis mais frequentemente apontadas. Contudo, essa falta de consenso sugere uma maior complexidade nas interações entre as espécies e as variáveis circundantes, em que a região estudada e história de vida das espécies presentes e seu padrão de colonização devem responder de distintas formas a condições e recursos disponíveis (Atauri & Lucio, 2001; Tews et al., 2004; Brook & McLennan, 1991).

Estudos que buscam compreender relações entre anfíbios e variáveis estruturais do ambiente se concentram em regiões úmidas, onde há maior diversidade de espécies (Sullivan, 1989), enquanto comunidades de regiões áridas e semi-áridas têm sido negligenciadas (Dayton et al., 2004). Nesses ambientes, comunidades de anfíbios compartilham características em comum, como alta proporção de espécies que reproduzem em ninhos de espuma, forte associação com ambientes inundados e espécies com longos períodos de estivação (Sasa & Bolaños, 2004). Entretanto, como as espécies respondem à heterogeneidade dos habitats diante da breve disponibilidade de sítios reprodutivos, poucos estudos buscaram entender (Woodward

& Mitchell, 1991). Na Caatinga, Vieira et al. (2007) sugerem a influência do tamanho, hidroperíodo e da estrutura da vegetação dos corpos d'água, mas a contribuição efetiva desses e de outros possíveis fatores não é conhecida. Neste contexto, além de (i) buscar descrever uma comunidade de anuros para uma área de Caatinga em termos de diversidade e distribuição local, o presente trabalho tem como objetivo principal (ii) testar se variáveis estruturais espaciais em habitats reprodutivos influenciam a diversidade de espécies e (iii) verificar quais são e qual a contribuição dessas variáveis. Além disso, através de uma análise comparativa com os poucos trabalhos realizados na região, buscou-se também identificar padrões gerais de distribuição e uso de recursos espaciais dos anfíbios na Caatinga.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Coleta de dados*

Foram realizadas visitas mensais com duração de um a três dias, entre outubro de 2008 e setembro de 2009. As buscas foram concentradas no período noturno, entre 18:00 h e 00:00 h, envolvendo três pessoas, totalizando um esforço de coleta de 42 horas/pessoa para toda a área de estudo. Foram amostrados 11 corpos d'água temporários (riachos, lagoas e brejos) localizados no interior e entorno do MNGA (ver Descrição da Área de Estudo), com sequência aleatória de visitas de cada ambiente durante cada noite, porém sem repetição da mesma área no mesmo mês. Em lagoas e brejos, foi realizada uma volta completa em cada corpo d'água, enquanto em riachos o trecho pré-determinado foi percorrido uma vez em cada margem. Ao longo do percurso, diferentes microhabitats foram vistoriados cuidadosamente para o registro das espécies, as quais foram identificadas e quantificadas. Considerando que o tempo gasto em cada sítio variou conforme seu tamanho, representando um esforço de coleta maior para ambientes maiores, a abundância total de cada espécie foi corrigida pela área estudada dos sítios reprodutivos. Visitas diurnas também foram realizadas para possíveis registros de atividade reprodutiva e para coletas complementares de girinos, porém sem esforço de coleta padronizado. Cada ambiente estudado foi classificado quanto sua heterogeneidade de habitat com base nas seguintes características de cada corpo d'água (ver Tabela 1.1):

- i. Tamanho do corpo d'água (área em m<sup>2</sup>);

- ii. Número de tipos de estratos vegetais nas margens: (nenhum, herbáceas rasteiras; herbáceas eretas, arbustos e árvores).
- iii. Porcentagem da superfície coberta por vegetação aquática flutuante: 0 – 100%;
- iv. Porcentagem da superfície com vegetação emergente ereta: 0 – 100%;
- v. Número de tipos de margem (solo seco, úmido e alagado);
- vi. Profundidade máxima (em cm);
- vii. Número de tipos de perfil de margem (plana, inclinada e em barranco).

O tamanho de cada corpo d'água foi estimado conforme seu formato, utilizando cálculos de área para circunferência, elipse e triângulo para lagoas e brejos e retângulo para riachos. O número de estratos vegetais foi considerado como a quantidade de tipos combinados, por exemplo, solo nu e gramíneas herbáceas, dois estratos; solo nu, gramíneas herbáceas e gramíneas eretas, três estratos; e assim sucessivamente. Foi considerado estrato adicional o indivíduo ou agrupamento de indivíduos que corresponderam a pelo menos a 10% do perímetro da margem. As porcentagens de vegetação aquática flutuante e emergente foram estimadas visualmente com base na superfície coberta de cada corpo d'água. O número de tipos de margem seguiu o mesmo utilizado para estratos vegetais, com base na umidade do solo em contato com a borda da água. Conforme o tipo e cobertura de solo, poderia haver margens seca, úmida, alagada ou a combinação de dois ou dos três tipos. O mesmo método foi aplicado para número de perfis de margem. A profundidade foi mensurada no ponto mais profundo com o auxílio de um bastão seco e trena. Para as variáveis que envolveram quantidade de tipos (estratos vegetais, tipos e perfis de margem) foi adotada apenas a soma de tipos disponíveis, não se atribuindo peso a extensões relativas de cada tipo, uma vez que não se conhece a importância de cada um deles para as espécies.

Para efeito de análise, e considerando a maior extensão dos riachos e impossibilidade de amostrá-los em sua totalidade, foi-lhes atribuída uma área de 1.000 m<sup>2</sup>, portanto maior que os demais corpos d'água. Embora não represente sua medida real, ela coincide com a área vistoriada em cada um deles e lhes confere maior importância nas análises realizadas. Na Caatinga, cada variável sofre grande flutuação durante um ano. Por exemplo, a área inundada por uma lagoa aumenta no início das chuvas e regride ao final da estação. Assim, a fim de evitar sequências excessivamente complexas de análises, foi atribuída a maior complexidade de cada variável apresentada pelos corpos d'água durante todo o período de estudo.

As variáveis climáticas: temperatura média mensal, umidade relativa do ar e precipitação mensal acumulada foram tomadas na Plataforma de Coleta de Dados Climatológicos – PCD Poço Redondo (CPTEC-INPE), localizada a aproximadamente 15 km da área de estudo.

**Tabela 1.1.** Caracterização dos 11 corpos d’água estudados no MNGA – SE. R = Riacho; L = Lagoa; B = Brejo; Estratos de vegetação: N = nenhum; HR = herbáceas rasteiras; HE = herbáceas eretas; Ab = arbustos; Av = árvores. Perfis de Margem: P = plana; I = inclinada; B = barranco. Tipos de margem: S = seca; U = úmida; A = alagada.

Corpo d’água	Tamanho (m <sup>2</sup> )	Estratos de vegetação	Perfis de margem	Tipos de margem	vegetação aquática (%)	plantas emergente (%)	Profundidade (cm)
R1	> 1.000	N, HR, HE, Ab, Av	P, I, B	S, U, A	0	30	100
R2	> 1.000	N, HR, HE, Ab, Av	P, I, B	S, U	0	0	70
L1	813	HR, HE	P, I	S, U	80	10	150
L2	402	N HR, HE	P, I, B	S, U, A	0	10	60
L3	154	N, HR, HE	P, I	U, A	50	40	60
L4	40	HR, Ab	P	S, U, A	0	10	60
L5	100	HR, HE, Av	P, I, B	U, A	0	10	70
L6	64	HR, HE, Ab, Av	P, I	U, A	50	10	60
B1	120	HR, HE	P	S, U	0	100	30
B2	113	HR, HE	P	S	0	100	20
B3	38	N, HR, HE, Ab, Av	P	S, U	0	100	10

### *Análises dos dados*

A eficiência da amostragem foi analisada através de curvas de rarefação de espécies. A construção das curvas seguiu o recomendado por Gotelli & Cowell (2001), comparando a acumulação de espécies pela abundância de indivíduos registrada. Para tanto, foram utilizados os valores de abundância dos meses com a maior abundância registrada para cada espécie (*sensu* Bertoluci & Rodrigues, 2002). Esse procedimento foi adotado, em detrimento da soma de indivíduos registrados de cada espécie, a fim de evitar a superestimação daquelas mais abundantes via recontagem de indivíduos em meses consecutivos. Foram conjugados os índices não-paramétricos ACE (Chao & Lee, 1992), Chao 2 (Chao & Lee, 1992) Jackknife 1 (Burnham & Overton, 1978) e Bootstrap (Smith & van Belle, 1984). A diversidade de espécies total e de cada corpo d’água foi estimada pelo índice de Shannon ( $H'$ ) (Magurran, 1988). As análises foram executadas no programa EstimateS 8.0 (Cowell, 2006).

A influência dos parâmetros climáticos sobre a abundância total das espécies foi avaliada através do Coeficiente de Correlação de Spearman (Legendre & Legendre, 1998) com

base nos valores de temperatura média, umidade relativa do ar e montantes mensais de precipitação.

A distribuição espacial das espécies foi explorada através da similaridade faunística entre os corpos d'água, utilizando o índice de similaridade quantitativo de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957), como recomendado por Bloom (1981). Posteriormente os índices foram agrupados pelo método de média não-ponderada (UPGMA – *Unweighted Pair Group Method with arithmetic Average*), onde foram considerados como alta similaridade arranjos maior que 70%. Essas etapas foram realizadas no programa BioDiversity Pro 2 (McAleece et al., 1997).

Para testar a influência da heterogeneidade espacial sobre a composição de espécies foi empregada uma Análise de Correspondência Canônica – CCA (ter Braak, 1986) com teste de hipótese nula através de 9999 permutações de Monte Carlo. A CCA é uma técnica multivariada de ordenação que estabelece uma relação entre a comunidade (composição ou abundância de espécies) e variáveis conhecidas no ambiente, permitindo inferências das relações entre variáveis e espécies individualmente (ter Braak, 1986). Na análise foram utilizados os dados de riqueza e abundância das espécies e os valores dos descritores ambientais obtidos nos sítios amostrais (Tabela 1.1). Todos os dados sofreram transformação logarítmica. A análise foi executada no programa PC-ORD 5.17 (McCune & Mefford, 2006).

Para testar a presença de autocorrelação espacial foi aplicado o teste de Mantel (Mantel, 1967). A autocorrelação espacial expressa a influência das distâncias geográficas entre os corpos d'água na composição de espécies. Seu efeito pode levar a determinados sítios amostrais apresentarem composição de espécies “contagiada” pelo sítio vizinho, e não apenas influenciada pelos descritores ambientais mensurados. O teste de Mantel é um método multivariado que busca estimar a estrutura espacial de um conjunto de variáveis através de uma relação ecológica linear entre estas e o espaço geográfico. Para isso foram utilizadas duas matrizes, sendo uma de distâncias geográficas entre pares de corpos d'água e outra de similaridade faunística (utilizando o índice  $J$  de Jaccard), entre os mesmos pares. O objetivo da análise é testar se a distância entre as áreas influencia as variáveis bióticas (neste caso, a composição de espécies) (Legendre & Fortin, 1989; Fortin et al., 2002). Segundo Diniz-Filho & Bini (1996), o teste de Mantel é, em termos de análise multivariada, o método mais indicado

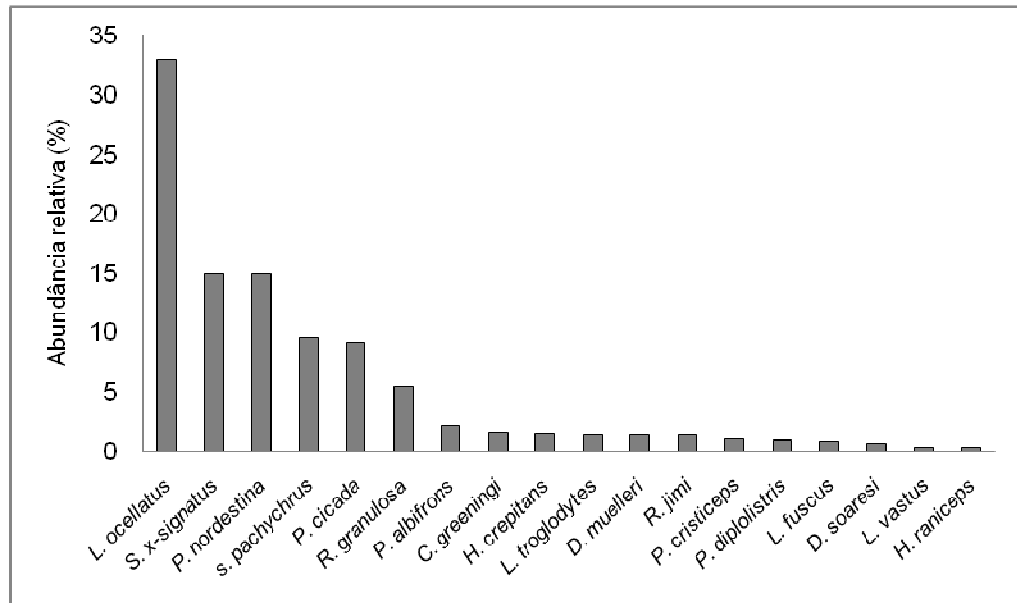
para se investigar a existência de autocorrelação espacial entre comunidade e variáveis ambientais.

Para ilustrar o efeito das distâncias sobre a composição de espécies entre os corpos d'água foi construído um correlograma de Mantel (Oden & Sokal, 1986). O correlograma é um gráfico onde os coeficientes de autocorrelação de classes de distância pré-definidas são lançados contra as distâncias entre as localidades (Legendre & Fortin, 1989). Em correlogramas podem-se obter resultados de testes de significância associados a cada coeficiente de correlação (para cada classe de distância), cuja hipótese nula é de que este não é significativamente diferente de zero (Legendre & Fortin, 1989). Para a análise, o conjunto de distâncias foi dividido em cinco classes, das quais a maior delas (contendo apenas o par de amostras mais distantes entre si) foi excluída. Os coeficientes  $r$  de Mantel foram testados para cada classe de distância, utilizando 999 permutações de Monte Carlo. Enquanto o teste de Mantel fornece uma medida de autocorrelação espacial de todo o universo amostral, o correlograma de Mantel mede a autocorrelação para classes de distância, entre as quais podem ser verificados os pares de sítios amostrais individualmente. Ambas as análises foram executados no programa PASSAGE Beta 2.0 (Rosenberg, 2009). Para todas as análises foi adotado um nível de significância  $\alpha = 0,05$ .

## RESULTADOS

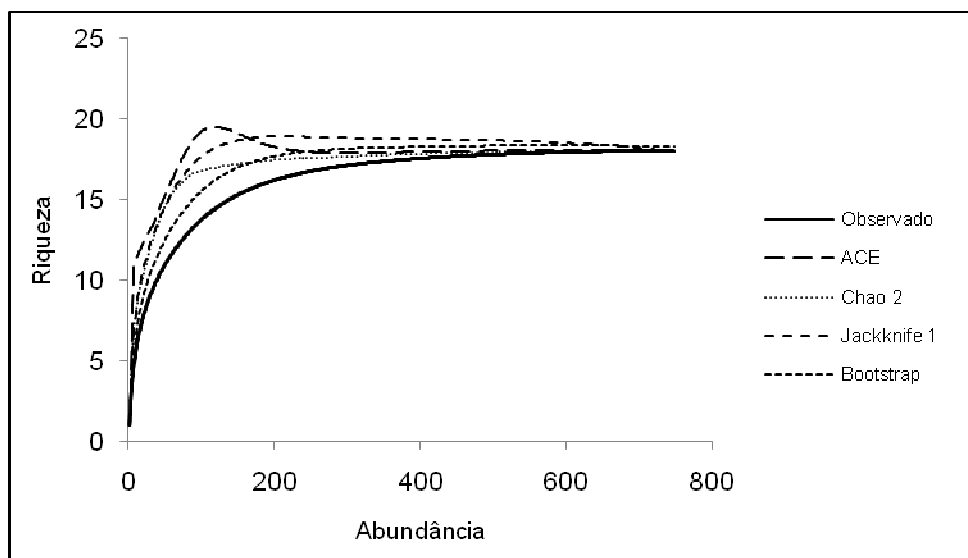
### *Riqueza de espécies e abundância*

Foram feitos 1.303 registros de 18 espécies, distribuídas em 11 gêneros e seis famílias (Tabela 1.2). Hylidae foi a família com maior riqueza de espécies, com sete, seguida de Leptodactylidae, com quatro. A Figura 1.1 ilustra a distribuição de abundâncias das espécies. A mais abundante foi *Leptodactylus ocellatus*, com aproximadamente um terço dos registros, seguida igualmente por *Scinax x-signatus* e *Phyllomedusa nordestina*. *Hypsiboas raniceps* foi a espécie mais rara, com apenas um indivíduo registrado e um girino coletado (Tabela A.1.2).



**Figura 1.1.** Distribuição de abundâncias relativas dos anfíbios do MNGA – SE.

*Phyllomedusa nordestina* ocorreu em todos os habitats, sendo a espécie mais disseminada localmente, seguida por *L. ocellatus* e *Physalaemus cicada*, ambas encontradas em 10 áreas. Por outro lado, três espécies foram encontradas apenas em riachos, *Proceratophrys cristiceps*, *Corythomantis greeningi* e *Leptodactylus vastus*, sendo a última encontrada em apenas um deles (R1) (Tabela 1.2).



**Figura 1.2.** Curva de rarefação de espécies através dos estimadores não-paramétricos ACE, Chao 2, Jackknife 1 e Bootstrap; baseada na abundância de indivíduos registrada.

A riqueza de espécies encontrada em toda a área de estudo foi igual àquelas obtidas pelos estimadores de riqueza utilizados (ACE, Chao 2, Jackknife 1 e Bootstrap; Figura 1.2), indicando esforço de coleta satisfatório para a área de estudo. A diversidade total da área de estudo foi  $H' = 2,113$ .

**Tabela 1.2.** Anfíbios anuros do MNGA – SE e sua ocorrência nos habitats estudados. R = Riacho; L = Lagoa e; B = Brejo. \* Registro da espécie apenas por girinos.

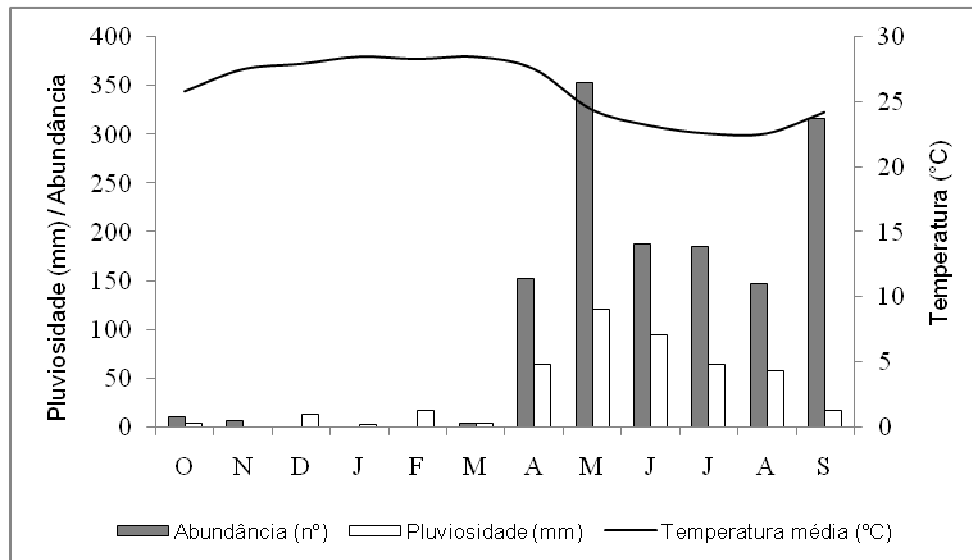
FAMÍLIA/ESPÉCIE	HÁBITAT
<b>Bufonidae</b>	
<i>Rhinella jimi</i> Stevaux, 2002	R1, R2, L1, L2, L3
<i>Rhinella granulosa</i> Spix, 1824	R1, R2, L1, L2, L3, L4, L5, L6
<b>Cyclorhamphidae</b>	
<i>Proceratophrys cristiceps</i> Müller, 1883	R1, R2
<b>Hylidae</b>	
<i>Corythomantis greeningi</i> Boulenger, 1896	R1, R2
<i>Dendropsophus soaresi</i> Caramaschi & Jim, 1983	L1, L2*, B1, B2
<i>Hypsiboas crepitans</i> Wied-Neuwied, 1824	R1, R2, L1
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	R2, L1*
<i>Phyllomedusa nordestina</i> Caramaschi, 2006	R1, R2, L1, L2, L3, L4, L5, L6, B1, B2, B3
<i>Scinax pachychrus</i> Miranda-Ribeiro, 1937	R1, R2, L1, L2, L3, L5, L6, B3
<i>Scinax x-signatus</i> Spix, 1824	R1, R2, L1, L2, L3, L5, L6, B1
<b>Leptodactylidae</b>	
<i>Leptodactylus fuscus</i> Schneider, 1799	L1, L3, L5, B3
<i>Leptodactylus ocellatus</i> Linnaeus, 1758	R1, R2, L1, L2, L3, L4, L5, L6, B1, B2
<i>Leptodactylus troglodytes</i> Lutz, 1926	R1, L1, L3, L4, B2, B3
<i>Leptodactylus vastus</i> Lutz, 1930	R1
<b>Leiuperidae</b>	
<i>Physalaemus cicada</i> Bokermann, 1966	R1, R2, L1, L2, L3, L4, L5, L6, B1, B2
<i>Physalaemus albifrons</i> Spix, 1924	R1, R2, L1, L2, L3, L4, L6, B1
<i>Pleurodema diplolistris</i> Peters, 1870	R1, L1, L2, L4, B2, R2
<b>Microhylidae</b>	
<i>Dermatonotus muelleri</i> Boettger, 1885	R1, L1, L2*, L3*, L4*, L5*, L6, B2*

#### *Período de atividade reprodutiva*

A atividade reprodutiva dos anfíbios coincidiu com a presença de indivíduos nos ambientes estudados. Essa atividade demonstrou estar associada ao período chuvoso do ano, entre abril e setembro, quando também se observou a redução das temperaturas médias (Figura 1.3). Dentre os parâmetros climáticos avaliados, a maior correlação com a abundância foi dada pela umidade relativa,  $r_{umid} = 0,838$ ;  $p = 0,0007$ , embora a precipitação acumulada e a temperatura também tenham sido significativamente correlacionadas com a abundância de



indivíduos,  $r_{precip.} = 0,760$ ;  $p = 0,004$ ;  $r_{temp} = -0,762$ ;  $p = 0,004$  (Figuras A.1.1 a A.1.2 em Apêndices).

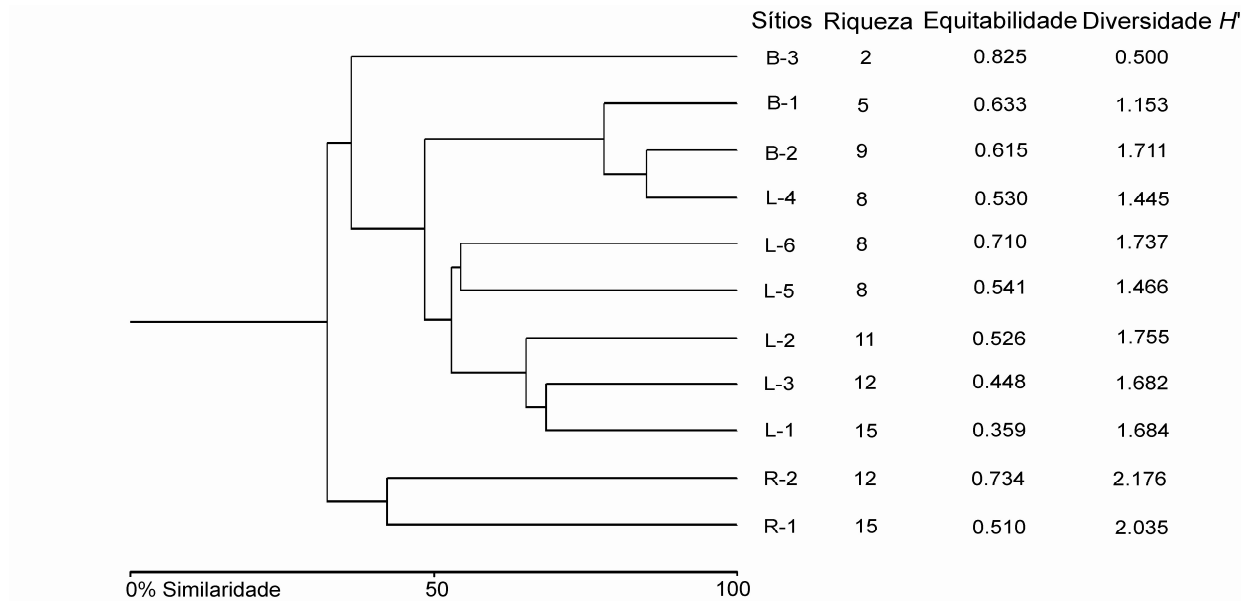


**Figura 1.3.** Distribuição sazonal dos anuros em atividade (barras cinzas); pluviosidade mensal acumulada (barras brancas) e temperatura média mensal (linha) no MNGA – SE entre outubro de 2008 e setembro de 2009.

### *Distribuição espacial*

A análise de agrupamentos baseada na similaridade faunística dos 11 corpos d'água diferenciou inicialmente ambientes lóticos de lênticos em dois grupos principais (Figura 1.4). Entre os ambientes lênticos, a fraca similaridade permitiu distinguir as lagoas maiores e com maior riqueza de espécie, daquelas menores e brejos. Os únicos grupos válidos, segundo o critério estabelecido ( $BC \geq 70\%$ ), foram B2 + L4 e B1 + B2/L4. Embora tenham se formado poucos arranjos válidos de similaridade, a separação entre riachos e os demais corpos d'água é consistente em termos de dissimilaridade.

A Figura 1.4 sumariza os atributos de diversidade dos 11 corpos d'água. Riachos e lagoas maiores foram os habitats com maior riqueza de espécies, enquanto lagoas menores e brejos abrigaram o menor número de espécies, sendo que o Brejo 3, o menor dos ambientes, teve apenas duas espécies observadas (*P. nordestina* e *L. troglodytes*). Os maiores valores de diversidade foram obtidos pelos riachos (R1:  $H' = 2,035$ ; R2:  $H' = 2,176$ ), e a equitabilidade foi maior no Brejo 3 e Riacho 2, áreas com baixas densidades de todas as espécies presentes.



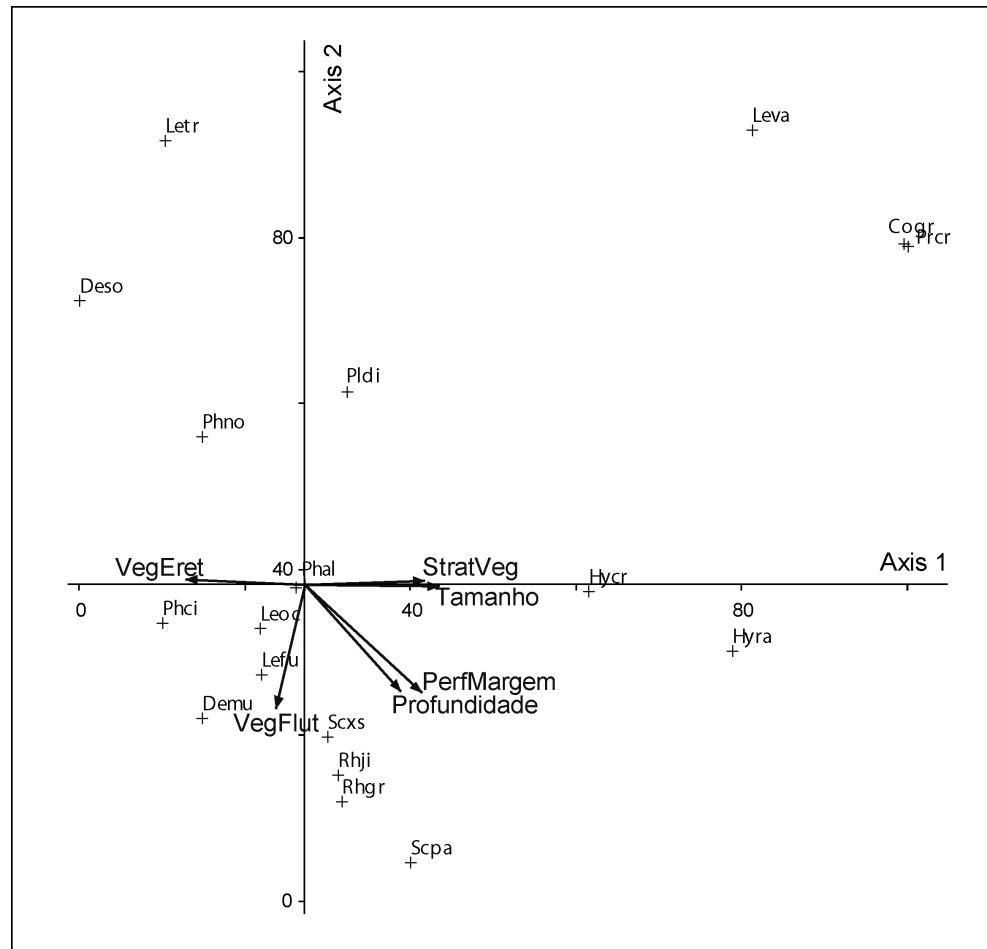
**Figura 1.4.** Similaridade faunística (índice de Bray-Curtis) dos corpos d'água do MNGA – SE. Sítios são acompanhados por valores de riqueza, equitabilidade e índice de diversidade  $H'$  de Shannon.

#### *Influência da heterogeneidade ambiental*

A heterogeneidade de hábitat influenciou significativamente a diversidade de espécies nos corpos d'água ( $p = 0,0197$  para o primeiro eixo canônico). A soma dos autovalores dos três eixos canônicos, medida que melhor expressa a associação ambiente-espécies (Jongman et al., 1995), indicou que as variáveis selecionadas explicaram 42,4% da variação na diversidade de espécies nos corpos d'água. O primeiro eixo canônico expressou basicamente um gradiente de tamanho do corpo d'água (correlação = 0,792) e complexidade estrutural da vegetação (correlação = 0,708) (Tabela 1.3).

**Tabela 1.3.** Correlações 'intra-set', coeficientes canônicos das variáveis ambientais e soma dos autovalores dos três eixos da CCA para os anfíbios do MNGA – SE. Coeficientes canônicos definem os eixos como combinações lineares das variáveis ambientais e as correlações 'intra-set', os coeficientes de correlação entre as variáveis e esses eixos (ter Braak, 1986).

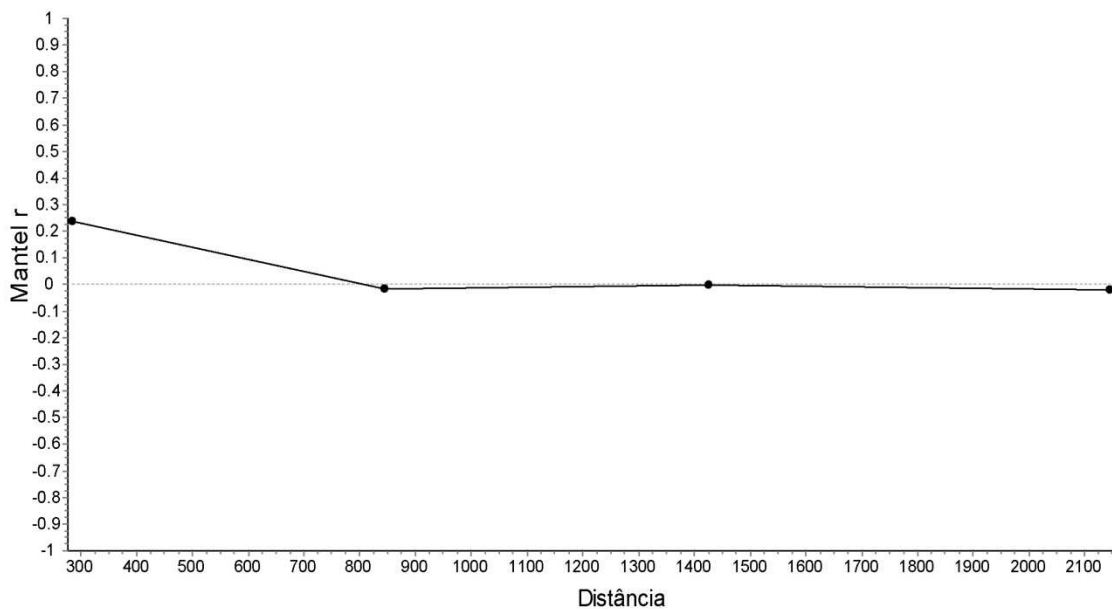
Variável	Correlações 'intra-set'			Coeficientes canônicos		
	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Tamanho	0,792	-0,004	-0,262	0,27	0,501	-0,313
Nº estratos vegetais	0,708	0,021	0,516	0,383	0,247	0,506
Nº perfis de margem	0,694	-0,546	0,175	-0,178	-0,662	0,024
Nº de tipos de margem	0,325	-0,161	0,305	-0,062	0,13	-0,077
% veget. flutuante	-0,172	-0,627	-0,265	-0,1	-0,161	-0,21
% veget. ereta	-0,713	0,027	0,419	-0,213	0,061	0,421
Profundidade	0,568	-0,54	-0,047	0,316	-0,244	0,286
Autovalores (soma)	0,226	0,112	0,086	-	-	(0,424)



**Figura 1.5.** Diagrama de ordenação da CCA para abundância de 18 espécies de anfíbios em 11 corpos d'água no MNGA – SE. As espécies (+) são assinaladas pela combinação das duas primeiras letras dos epítetos genéricos e específicos (ex. *Lefu* = *Leptodactylus fuscus*). Variáveis ambientais são representadas pela direção e comprimento das setas (Tamanho; PerfMarg = N° de perfis de margem; EstratVeg = N° de estrados vegetacionais; VegFlut = % da superfície com vegetação flutuante).

*Proceratophrys cristiceps*, *C. greeningi*, *L. vastus*, *H. crepitans* e *H. raniceps* apresentaram os maiores escores no 1° eixo canônico, estando mais relacionadas às áreas mais heterogêneas (ambos os riachos). *Rhinella jimi*, *R. granulosa*, *Scinax x-signatus* e *S. pachychnus* estiveram mais relacionadas ao 2° eixo, o qual correspondeu a um gradiente de cobertura de vegetação flutuante sobre a lâmina d'água. Outras espécies ocorreram esporadicamente em diferentes áreas (ex. *D. soaresi*) ou foram amplamente disseminadas na área de estudo (ex. *P. nordestina*, *P. cicada*, *D. muelleri*), não demonstrando forte associação com alguma variável em específico.

Não houve autocorrelação espacial significativa na área de estudo ( $r = 0,124$ ;  $p = 0,571$ ). Os testes de hipóteses do correlograma de Mantel também não evidenciaram autocorrelação espacial significativa para as classes de distância, incluindo a primeira classe, que apresentou uma pequena autocorrelação ( $r = 0,248$ ;  $p = 0,328$ ; Figura 1.6).



**Figura 1.6.** Correlograma de Mantel representando os coeficientes de autocorrelação espacial para cada classe de distância (ponto preto) definida entre os corpos d'água do MNGA – SE. Distância em metros.

## DISCUSSÃO

### *Riqueza de espécies e abundância*

A riqueza de anfíbios observada no Monumento Natural Grota do Angico (18 espécies) é semelhante à média encontrada em outros seis estudos envolvendo anfíbios em localidades da Caatinga, entre os Estados de Pernambuco, Paraíba e Ceará (Arzabe, 1999; Borges-Nojosa & Cascon, 2005; Arzabe et al., 2005; Borges-Nojosa & Santos, 2005; Vieira et al., 2007). Nessas áreas a riqueza média foi de  $17 \pm 3,1$  espécies, variando entre 12 (Maturéia – PB; Arzabe, 1999) e 21 espécies (Curimataú – PB; Arzabe et al., 2005). Apesar da ocorrência de localidades com riqueza distintamente superiores (ex. 33 espécies na região de Moxotó – PE; Gabriel Skuk, *com. pess.*), a riqueza apresentada parece ser característica do semi-árido nordestino.

Todas as espécies registradas são conhecidas na Caatinga. Algumas delas são de ampla distribuição na América do Sul (ex. *D. muelleri*, *R. granulosa* e *L. fuscus*), enquanto outras estão mais associadas ao bioma, como *C. greeningi*, *P. cicada*, *P. cristiceps* e *S. pachychrus*. Apesar do alto ajuste obtido entre a riqueza observada e aquelas estimadas por quatro diferentes métodos (ACE, Chao 2, Jackknife 1 e Bootstrap), é esperado que haja pelo menos mais uma espécie na área. *Ceratophrys joazeirensis* foi registrada em Xingó (CHESF, 2005), município de Canindé de São Francisco e na Serra da Guia, Poço Redondo (Caldas et al., 2009), localidades próximas ao MNGA, indicando que ela deve ocorrer na área de estudo. Segundo Vieira et al. (2006), a espécie é naturalmente de difícil detecção.

A distribuição de abundâncias relativas das espécies do MNGA diferiu ligeiramente do observado por Vieira et al. (2007) em São João do Cariri e Boa Vista – PB, em especial pela elevada abundância de *P. diplolistris* naquele estudo. No MNGA a espécie correspondeu a apenas 1% dos indivíduos encontrados. Entretanto, algumas semelhanças reforçam que se trata de comunidades similares, como a dominância de *L. ocellatus* e a relativa raridade de *H. raniceps*, o equilíbrio entre *P. nodestina* e *S. x-signatus* e a maior proporção de *Physalaemus cicada* em relação a *P. albifrons* e de *Rhinela granulosa* em relação a *R. jimi*. Segundo Borges-Nojosa e Arzabe (2005), a composição das espécies da herpetofauna de diferentes localidades da Caatinga difere com o aumento da distância entre elas. O mesmo princípio deve ser esperado para as abundâncias relativas. Segundo Brown (1984), a abundância das espécies varia ao longo de sua distribuição geográfica, sendo maior no centro. Portanto, considerando que cada espécie tem área de distribuição específica, espera-se que sejam encontradas distintas combinações de riqueza e densidades relativas ao longo do bioma

#### *Estação Reprodutiva*

A forte associação da atividade reprodutiva com as variáveis climáticas, sobretudo a umidade relativa do ar era esperada, já que essa é uma característica típica de anfíbios de regiões áridas e semi-áridas (Bentley, 1966; Arzabe, 1999; Sasa & Bolaños, 2004; Dayton, 2005). Arzabe (1999) detalha essa interação entre a distribuição irregular das precipitações e a fenologia dos anfíbios de duas localidades no Estado da Paraíba (Maturéia e São José do Bonfim), e Vieira et al. (2007) também demonstra essa dependência em São João do Cariri – PB. A atividade dos anfíbios associada à ocorrência de precipitações entre dezembro e maio nessas localidades, quando comparadas com a observada neste estudo, entre abril e setembro,

evidencia a flexibilidade ecológica das espécies diante da imprevisibilidade das chuvas na região. Esse padrão de resposta dos anfíbios da Caatinga às condições climáticas (Figuras A.1.1 – A.1.3) se ajusta ao proposto pela Teoria de Pulsação de Recurso (*sensu* Chesson et al., 2004). Elaborada inicialmente para explicar a fenologia de plantas em regiões áridas e semi-áridas, essa teoria propõe que a atividade reprodutiva deve responder a pulsos de condições ou recursos favoráveis, mantendo-se residual durante a fase de entre-pulso. Esse modelo de interação já foi documentado para comunidade de anfíbios na região mediterrânea (Richter-Boix et al., 2006).

### *Distribuição Espacial*

Apesar da maioria das espécies ser amplamente distribuída na área de estudo, a análise de similaridade faunística mostrou algumas diferenças entre os habitats em termos de diversidade. Ambos os riachos proporcionaram a maior variação em todos os aspectos: tamanho, perfis de margem e especialmente estrutura da vegetação no entorno, sendo que R1 apresentou volume de água maior que R2 e também maior riqueza de espécies (15). Apesar de terem sido registradas 12 espécies, o Riacho Angico (R2) contou com baixas densidades de todas elas, o que é evidenciado pela alta equitabilidade. As razões para as baixas densidades não são definitivas, mas podem estar relacionada à visível eutrofização da água, provavelmente devido à criação de gado no entorno e algumas áreas do interior da unidade (*obs. pess.*).

As lagoas que formaram um dos subgrupos maiores do agrupamento (L1, L2, L3, L5 e L6) não eram propriamente similares em termos estruturais (o que nota-se pela baixa similaridade), mas eram ou maiores (L1, L2 e L3) ou possuíam a maior complexidade de margem (L5) ou de vegetação (L6), tendo apresentado riquezas de espécies superiores aos brejos e L4. Entre as lagoas destaca-se L1, utilizada por todas as 15 espécies registradas em ambientes lênticos. Essa era a maior dentre esses corpos d'água e a vegetação do entorno era composta apenas por herbáceas rasteiras e eretas e algumas árvores esparsas a pelo menos oito metros de distância.

Os corpos d'água definidos como brejos neste estudo eram lagoas até pelo menos dois anos atrás (*obs. pess.*), quando a precipitação anual acumulada foi maior. A pequena coluna d'água que se formou em 2009 não foi suficiente para impedir o crescimento de herbáceas anuais vigorosas (que no final das chuvas atingiram dois metros de altura nas áreas B1 e B2)

em todo seu leito (ex. Figura A.11). Essa condição provavelmente restringiu a presença de algumas espécies e favoreceu a maior abundância de *P. nordestina* em todas elas. Em um rápido levantamento realizado em 2007 (Gouveia et al., 2007), foi possível registrar nesses ambientes uma riqueza de espécies maior que a atualmente observada, evidenciando um efeito negativo da redução da superfície inundada e proliferação de vegetação emergente.

Dentre as diferenças entre corpos d'água lóticos e lênticos, destaca-se a presença de espécies exclusivas nos diferentes habitats, como *C. greeningi*, *P. cristiceps* e *L. vastus* em riachos e *L. fuscus* e *D. soaresi* em lagoas ou brejos. A presença de *C. greeningi* deve representar uma preferência característica da espécie por ambientes lóticos, onde são abundantes afloramentos rochosos utilizados pelos adultos como abrigo em fendas de rochas (Jared et al., 1999). Seus girinos também são adaptados a esse ambiente, dispondo de disco oral com várias fileiras de dentículos, usado pra fixação em rochas sujeitas a correnteza (Juncá et al., 2008). Entretanto *P. cristiceps* e *L. vastus* não são propriamente típicos de ambientes lóticos. Contudo, *P. cristiceps* foi observado majoritariamente em áreas com serrapilheira abundante, onde os indivíduos permanecem camuflados. Essa característica exigiu ambientes mais estáveis e estruturados em termos de cobertura florestal, o que era visto principalmente nos riachos, onde a vegetação é mais robusta e diversificada. Isso pode indicar que *P. cristiceps* seja uma espécie sensível a alterações ambientais. Quanto a *Leptodactylus vastus*, sua baixa densidade e ocorrência em apenas um dos riachos (R1) devem estar relacionadas a fatores exógenos, como o hábito de captura da espécie para alimentação humana na região. Trata-se de uma espécie de grande porte, podendo atingir quase 20 cm de comprimento rostro-cloacal (Heyer, 2005), sendo muito apreciada como alimento no Nordeste. Uma vez que esta não se trata de uma espécie naturalmente rara, é possível que a população de *L. vastus* na região esteja em declínio. Já a ocorrência exclusiva de *Leptodactylus fuscus* em ambientes lênticos, também foi verificado por Vieira et al. (2007) na Paraíba.

Considerando que muitas espécies foram amplamente disseminadas em diferentes habitats, e que as razões da presença de algumas espécies exclusivas de um tipo particular de habitat não permitem conclusões definitivas, a dissimilaridade entre riachos e demais corpos d'água lênticos não foi expressiva em termos de composição de espécies. Porém, a análise de distribuição espacial em diferentes habitats baseada apenas na composição oculta um padrão mais estruturado de uso diferencial desses ambientes. Como a análise de similaridade baseou-se

em dados quantitativos, verificou-se que as diferenças nas abundâncias das espécies foram importantes na distinção entre esses habitats. Algumas espécies foram determinantes nesse sentido. *Leptodactylus ocellatus*, por exemplo, apresentou pequena abundância nos riachos e elevada em lagoas. Numa delas (L1) foram registrados 101 indivíduos durante uma única noite no mês de setembro. Diferença semelhante foi notada para as duas espécies de *Physalaemus* (*P. cicada* e *P. albifrons*), que também preferiram lagoas para a reprodução. Por outro lado, *Scinax pachychnus* e *H. crepitans* foram mais abundantes nos riachos.

A dissimilaridade entre ambientes lênticos e lóticos em termos de composição e abundância relativa expressa um padrão de organização na distribuição local da anurofauna que provavelmente resulta do processo histórico de ocupação da Caatinga pelos anfíbios. Segundo Brooks & McLennan (1991), preferências ecológicas são mantidas ao longo da história evolutiva de um clado, através do que se conhece por conservatismo filogenético de nicho (Peterson et al., 1999). Seu efeito sobre a preferência de habitats entre anuros foi documentado por Zimmerman & Simberloff (1996) na Amazônia, de onde a anurofauna foi comparada com outra localizada em Bornéu, sudeste da Ásia. Na Amazônia a proporção desigual de espécies que preferiam lagoas temporárias em detrimento daquelas que utilizavam riachos refletia a herança ancestral comum à maioria das espécies atuais, a partir dos clados que colonizaram historicamente a América do Sul. Embora a história filogeográfica dos anfíbios da Caatinga não seja conhecida (Carnaval, 2002), o padrão observado por Zimmerman & Simberloff (1996) se repete aqui, onde a abundância das espécies foi maior em lagoas ou brejos. Embora difiram em alguns detalhes, os resultados apresentados por Vieira et al. (2007) concordam com a maior utilização de ambientes lênticos na Caatinga. Isso pode indicar que a composição atualmente existente na região provavelmente represente espécies mais tolerantes à aridez e imprevisibilidade nas precipitações, mas que mantiveram suas preferências de associação de habitat nessas condições. Estudos adicionais sobre os padrões de colonização no Nordeste por anfíbios conjugados com a história da própria Caatinga são necessários para respostas mais conclusivas.

#### *Influência da heterogeneidade ambiental*

A relação positiva das variáveis ambientais com a diversidade nos corpos d'água confirma o previsto por Vieira et al. (2007) para a Caatinga, especialmente quanto a importância da vegetação e do tamanho do corpo d'água. Embora o hidroperíodo dos ambientes



não tenha sido incluído nas análises, ele relaciona-se intimamente com tamanho e profundidade, evidenciando que a quantidade de água disponível deve ser o fator preponderante nessa interação. A soma dos autovalores dos eixos canônicos demonstrou que as variáveis selecionadas explicaram 42,4% da variação da diversidade entre as áreas, o que pode ser considerado razoável em termos de poder de explicação.

A associação de algumas espécies com ambientes heterogêneos deve denotar uma maior dependência das mesmas a condições ambientais específicas. A distribuição local de *C. greeningi*, *P. cristiceps* e *L. vastus* foi explorada na seção anterior, mas outras espécies também relacionadas a descritores de heterogeneidade merecem referência. *Hypsiboas crepitans* foi vista apenas em baixas densidades nos dois riachos e na lagoa maior (L1). Segundo Arzabe et al. (2005), baixas taxas de avistamento dessa espécie sugerem distribuição relictual ou declínio populacional. Considerando sua distribuição na Bahia (Casal & Juncá, 2008), em Sergipe (presente estudo) e em outros Estados do Nordeste (Arzabe, 1999; Arzabe et al., 2005) (sem considerar supostas populações no norte da América do Sul e América Central; Frost, 2009), sua raridade não deve relacionar-se ao seu padrão geográfico. Entretanto, as baixas densidades notadas neste estudo e por Arzabe et al. (2005), somadas à exigência da espécie por ambientes mais estruturados, devem suportar a segunda hipótese, de espécie sensível a distúrbios ambientais.

O efeito da heterogeneidade ambiental sobre a diversidade pode ainda ser observado através da análise de agrupamento apresentada. A ocorrência de baixa similaridade entre as áreas destaca a segregação entre grupos de ambientes com características estruturais e diversidade de espécies distintas, evidenciando a importância do tamanho dos corpos d'água e outros componentes estruturais, sobretudo a arquitetura da vegetação.

Em geral, outros estudos concordam com o efeito das variáveis relacionadas à quantidade de água em nível de comunidade (ex. Babbit & Tanner, 2000; Babbit, 2005; Santos et al., 2007; Afonso & Eterovick, 2007). Em ambientes áridos e semi-áridos, onde o recurso é naturalmente escasso, a dependência é maior do que em qualquer outra região (Duellman & Trueb, 1986; Sasa & Bolaños, 2004; Dayton et al., 2004; Dayton, 2005). Uma evidência é a baixa proporção de espécies que reproduzem totalmente fora da água, utilizando a umidade do solo para a oviposição e desenvolvimento, tal qual ocorrem em regiões úmidas (Crump, 1974;

Haddad & Prado, 2005). Em regiões xéricas, as elevadas taxas de evaporação restringem a habilidade das espécies explorarem esses ambientes, favorecendo apenas aquelas que utilizam diretamente a água para a reprodução (Sasa & Bolaños, 2004). Essa característica é confirmada na Caatinga, onde apenas espécies do gênero *Leptodactylus* grupo *marmoratus* têm seus ovos depositados em câmaras subterrâneas onde girinos endotróficos se desenvolvem (Vieira et al., 2009). Contudo, a umidade do solo é imprescindível nesses casos (Kokubum, 2008).

Quanto à arquitetura da vegetação marginal, outros estudos têm encontrado pouca ou nenhuma relação (ex. Eterovick, 2003; Vasconcelos & Rossa-Feres, 2005; Santos et al., 2007). Em regiões áridas, poucos trabalhos servem de parâmetro (ex. Bradford et al., 2003; Dayton, 2005; Dayton & Fitzgerald, 2006). Esses autores encontraram relação negativa entre a ocupação de anfíbios e a distribuição de manchas de vegetação em paisagens desérticas. Porém, segundo os mesmos, isso é devido à inviabilidade de se formar áreas inundadas onde há moitas ou pequenas manchas de vegetação. Em regiões semi-áridas a influência positiva da complexidade estrutural dos corpos d'água por outros elementos no espaço têm sido pouco observadas. Na Caatinga essa tendência foi sugerida por Vieira et al (2007) e pôde ser confirmada. A interação entre a estrutura da vegetação e a diversidade de espécies na região não deve estar relacionada apenas à oferta de microhabitats para espécies com distribuição vertical, mas deve também beneficiar outras por meio da redução da insolação direta sobre o solo no entorno dos corpos d'água, mantendo níveis mais altos de umidade e cobertura de liteira, oferecendo microhabitats mais favoráveis a mais espécies, além ainda de minimizar a evaporação da lâmina d'água.

A ausência de autocorrelação espacial significativa na área de estudo reitera o papel das outras variáveis locais testadas. Uma vez que todas as espécies são amplamente distribuídas na Caatinga, sendo, portanto, equiprováveis de ocorrer em qualquer localidade na área de estudo, fica evidenciado que os fatores que podem restringir ou favorecer a presença de uma espécie em algum habitat reprodutivo devem ser aqueles relacionados à sua preferência por aspectos estruturais desses ambientes.

Os resultados demonstram que a ocupação dos sítios reprodutivos não ocorre desordenadamente, como poderia ser esperado para uma região onde a disponibilidade de água é imprevisível e relativamente efêmera. Mas se dá através da seleção de habitats preferenciais

pelas espécies, que ao nível de hábitat pode estar relacionado ao conservatismo filogenético de nicho, mantido durante o processo de ocupação da Caatinga pelo grupo. Esse estudo ainda valida a Hipótese de Heterogeneidade de Hábitat em uma comunidade de anfíbios no semi-árido nordestino, e reforça a necessidade de se garantir a proteção ambientes ecologicamente mais complexos para a manutenção da diversidade de anuros na Caatinga.





## **IMAGENS**



**Figura 2.** Riacho 1 ( $37^{\circ}41'18''\text{W}$ ,  $9^{\circ}41'21''\text{S}$ ). Out. 2008



**Figura 3.** Riacho 2 ( $37^{\circ}40'09''\text{W}$ ,  $9^{\circ}39'59''\text{S}$ ). Mar. 2009



**Figura 4.** Lagoa 1 ( $37^{\circ}40'53''\text{W}$ ,  $9^{\circ}41'14''\text{S}$ ). Set. 2009



**Figura 5.** Lagoa 2 ( $37^{\circ}40'52''\text{W}$ ,  $9^{\circ}40'37''\text{S}$ ). Maio 2009



**Figura 6.** Lagoa 3 ( $37^{\circ}41'39''\text{W}$ ,  $9^{\circ}40'00''\text{S}$ ). Set. 2009



**Figura 7.** Lagoa 4 ( $37^{\circ}41'14''\text{W}$ ,  $9^{\circ}40'10''\text{S}$ ). Maio 2009.





**Figura 8.** Lagoa 5 ( $37^{\circ}41'22''\text{W}$ ,  $9^{\circ}39'58''\text{S}$ ). Set. 2009



**Figura 9.** Lagoa 6 ( $37^{\circ}40'57''\text{W}$ ,  $9^{\circ}39'50''\text{S}$ ). Maio 2009.



**Figura 10.** Brejo 1 ( $37^{\circ}41'08''\text{W}$ ,  $9^{\circ}39'56''\text{S}$ ). Out. 2008. (Estação seca)



**Figura 11.** Brejo 2 ( $37^{\circ}41'09''\text{W}$ ,  $9^{\circ}39'46''\text{S}$ ). Out. 2008



**Figura 12.** Brejo 3 ( $37^{\circ}40'55''\text{W}$ ,  $9^{\circ}39'50''\text{S}$ ). Maio 2009. A linha tracejada vermelha indica os limites do brejo.





**Figura.13.** Anuros do MNGA – SE. A – *Rhinella granulosa*; B – *Rhinella jimi*; C – *Dermatonotus muelleri*; D – *Leptodactylus ocellatus*; E – *L. vastus*; F – *L. troglodytes*; G – *L. fuscus*; H – *Proceratophrys cristiceps*; I – *Pleudorema diplolistris*; J – *Physalaemus cicada*; K – *P. albifrons*; L – *Sinax x-signatus*; M – *S. pachychrus*; N – *Dendropsophus soaresi*; O – *Hypsiboas crepitans*; P – *H. raniceps*; Q – *Corythomantis greeningi*; R – *Phyllomedusa nordestina*. Fotos: Sidney Gouveia, Pablo Santana, Crizanto De-Carvalho e Renato Faria.

**Capítulo 2.**

Microhábitat reprodutivo e estrutura espacial em anuros da Caatinga: controle ecológico, filogenético ou estocástico?

*Reproductive microhabitat and spatial structure in anurans in the Caatinga: ecological, phylogenetic or stochastic constraints?*

## **Microhábitat reprodutivo e estrutura espacial em anuros da Caatinga: controle ecológico, filogenético ou estocástico?**

**Resumo.** Entender padrões e processos que determinam a organização das comunidades biológicas é o objetivo central da ecologia de comunidade. Em ambientes instáveis como a Caatinga, elas estão sujeitas a distintas forças, inclusive estocásticas. Anfíbios, dada sua história de vida, são bons modelos para testar a contribuição desses fatores. Em uma área de Caatinga em Sergipe, este trabalho buscou (i) descrever o uso de microhábitat reprodutivo pelos anuros (ii) testar a presença de estrutura numa comunidade em torno desse recurso e (iii) estimar a influência da filogenia no seu uso. Dados foram coletados em 11 corpos d'água, onde se registraram 18 espécies de 11 gêneros em seis famílias. A presença de estrutura na comunidade foi testada através de modelo de hipótese nula e o sinal filogenético por método de ordenação. Verificou-se ampla largura média de nicho, baixa sobreposição total de nicho e ausência de estrutura de uso de microhábitat, sugerindo pequeno efeito da competição interespecífica. A Análise Filogenética Canônica (CPO) evidenciou sinal filogenético significativo, porém antigo na família Hylidae, subfamília Hyalinae e para o clado ancestral das espécies terrícolas, Cruciobatrachia. Combinado com outros estudos na região, os resultados indicam influência de fatores estocásticos associados à variabilidade climática nas interações interespecíficas e permitem inferir sobre a ocupação da Caatinga por espécies tolerantes que conservaram alguns aspectos do nicho espacial.

**Palavras-chave.** Anfíbios, conservatismo de nicho, CPO, ecologia de comunidade, modelos nulos, semi-árido

## **Reproductive microhabitat and spatial structure in anurans in the Caatinga: ecological, phylogenetic or stochastic control?**

**Abstract.** To understand patterns and processes which determine the organization of biological assemblages is a central issue in community ecology. In unstable environments, such as the Caatinga, they are subject to distinct forces, including stochastic ones. Amphibians, given their life history, are good models to test the contribution of these features. In a Caatinga area in Sergipe State, this study aimed (i) to describe the use of reproductive microhabitats by anurans (ii) to test the presence of assemblage structure related to this resource and (iii) to estimate the influence of phylogeny on its usage. Data were collected in 11 bodies of water, where 18 species of 11 genera in six families were recorded. The presence of assemblage structure was tested through a null hypothesis model and the phylogenetic signal by a ordination method. Wide average niche breadth, low total niche overlap and absence of structure in microhabitat usage was verified, suggesting little effect of interspecific competition. The Canonical Phylogenetic Analysis (CPO) showed significant but ancient phylogenetic imprint in the family Hylidae, subfamily Hylinae and the ancestral clade of the ground dwelling species at the study site, Cruciobatrachia. Combined with other studies from the Caatinga, our results indicate the influence of stochastic features related to climatic variability on interspecific interactions and permit inference on the past occupation of the Caatinga by tolerant species which conserved some features of their spatial niches.

**Key-words.** Amphibians, community ecology, CPO, niche conservatism, null models, semi-arid

## INTRODUÇÃO

Diversos fatores estão envolvidos na determinação da estruturação e partilha de recursos em comunidades ecológicas. Entre anfíbios, Toft (1985) destaca que esses fatores devem interagir conjuntamente e que a importância relativa de cada um deve diferir conforme os *taxa* envolvidos e as condições ambientais circundantes. De modo geral, caracteres específicos como morfologia e comportamento (Toft, 1985), fatores climáticos (Aichinger, 1987; Arzabe, 1999), variáveis ambientais locais (Eterovick & Fernandes, 2002; Kopp & Eterovick, 2006), fatores filogenéticos (Zimmerman & Simberloff, 1996; Lima & Magnusson, 1998) e ainda estocásticos (Kopp & Eterovick, 2006) influenciam os padrões de interações entre as espécies.

Dado que o microhábitat está relacionado com vários aspectos da história de vida dos anfíbios (Donnelly, 1989; Eterovick et al., 2008; Toft, 1985), seu uso deverá refletir processos evolutivos, padrões de interação e pressões seletivas (Eterovick et al., 2008). A influência histórica ou filogenética através da retenção de aspectos do nicho ancestral, conhecida como conservatismo filogenético de nicho (Peterson, 1999), tem sido proposta como um elemento adicional para compreender padrões de distribuição, interação e co-existência entre espécies (Wiens & Grahlan, 2005). Entretanto, estudos em diferentes regiões não têm concordado quanto à influência da história evolutiva das espécies no uso de microhábitat, para o qual se atribuem processos ecológicos contemporâneos. Na Amazônia, Zimmerman & Simberloff (1996) detectaram o sinal filogenético na distribuição regional e o uso de habitats reprodutivos entre anfíbios, porém não o registraram em escala local (microhábitat). Entre girinos no Sudeste do Brasil essa interação da filogenia com microhábitat também não foi observada (Eterovick & Fernandes, 2001; Eterovick et al. 2008), embora para adultos o resultado tenha sido (fracamente) positivo (Eterovick et al., 2008). Divergências como essa sustentam a assertiva de Toft, (1985), da influência de múltiplos fatores na determinação desses padrões em comunidades.

Em ambientes sujeitos a grande variação espaço-temporal, Chesson & Huntly (1988, 1997) defendem que distúrbios tais como oscilações na temperatura ou no regime de precipitação anual exercem efeitos significativos na estrutura da comunidade em termos de redução da competição, favorecendo a coexistência de espécies ecologicamente similares. Segundo os autores, esse fenômeno estaria relacionado a altas taxas de mortalidades e baixas de

recrutamento nas populações afetadas, refletindo na estrutura da comunidade. Essa proposição concorda com a Hipótese de Sobreposição de Nicho (Pianka, 1974), que afirma que a sobreposição do nicho é inversamente relacionada à competição entre as espécies e também com sua riqueza. Mas, por outro lado, excluem outras possibilidades, como a presença de elevada competição junto com alta sobreposição de nicho em comunidades ainda não estruturadas (Glasser & Price, 1988).

O semi-árido do Nordeste brasileiro é exemplo de uma região que experimenta variabilidade climática, marcada por longos períodos de estiagem interrompidos por chuvas escassas, imprevisíveis e de curta duração (Reis, 1976). O domínio morfoclimático “das Caatingas” (*sensu* Ab’Saber, 1974) compreende uma formação florestal sazonalmente seca com distintas fitofisionomias (Andrade-Lima, 1981) distribuídas em 84.445.300 ha entre dez Estados brasileiro (IBGE, 2004). Mais de 50 espécies de anfíbios habitam essa região (Rodrigues, 2005), onde a forte associação das espécies com ambientes aquáticos, necessários a sua reprodução (Vieira et al. 2007, 2009), marcam sua semelhança com outras formações semi-áridas (ex. Sasa & Bolaños, 2004). Quanto aos padrões de interação interespecífica e os fatores que as determinam, Vieira et al. (2007) indicam a presença de elevada sobreposição de microhábitat entre espécies, e sugerem a escassez de sítios de vocalização como possível responsável, dada a alta concentração de animais próximos aos sítios reprodutivos.

Os objetivos deste trabalho foram testar, através de modelos de hipótese nula, a presença de estrutura de uso de microhábitat em uma comunidade de anfíbios na Caatinga de Sergipe, verificar a presença de conservatismo de nicho e estimar a contribuição do componente filogenético na utilização de microhábitat pelas espécies da área de estudo. Espera-se que a conjugação de métodos proposta possa explicar a influência dos principais fatores relacionados ao uso do microhábitat na comunidade estudada, ou ainda indicar o efeito de possíveis fatores não mensurados.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Coleta de dados*

As atividades de campo foram desenvolvidas mensalmente entre outubro de 2008 e setembro de 2009 com duração de visitas de um a três dias. Foi utilizado o método de levantamento em sítios reprodutivos (Scott & Woodward, 1994), eficaz na obtenção de dados referentes ao uso de habitat, padrões temporais, riqueza e abundâncias relativas de espécies, além de informações sobre as estratégias reprodutivas. Neste procedimento, 11 sítios reprodutivos, entre lênticos (seis lagoas e três brejos) e lóticos (dois riachos) foram vistoriados em todos os seus microhábitats. Lagoas e brejos variaram de 38 a 813 m<sup>2</sup> de superfície. Riachos foram examinados em um trecho de aproximadamente 300 m de extensão. Todos os corpos d'água eram temporários, cuja duração variou de dois meses a mais de seis meses.

Cada indivíduo encontrado foi identificado e foram anotadas informações segundo Inger (1994): horário de encontro, microhábitat, distância horizontal em relação à água, altura de empoleiramento (água ou solo) e atividade. Visitas diurnas também foram realizadas para verificar possível atividade neste período. Exemplares de cada espécie, entre adultos e girinos, foram coletados e depositados na Coleção Herpetológica da UFS como testemunho. Todas as atividades, incluindo coleta de espécimes, foram autorizadas pela Secretaria de Estado do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos de Sergipe – SEMARH/SE, órgão gestor do Monumento Natural Grota do Angico.

### *Análises dos dados*

A largura de nicho das espécies foi calculada utilizando o índice de diversidade ( $1-D$ ) de Simpson (Simpson, 1949), onde  $n$  representa o número de classes de microhábitat utilizado e  $N$  o número total de classes observadas.

$$D = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)} \quad \text{Fórmula 2.1. Índice de diversidade de Simpson}$$

A sobreposição de nicho em relação microhábitat foi estimada pelo índice de sobreposição de nicho  $\Phi_{ij}$  de Pianka (1974) (Fórmula 2.1) entre os pares das 18 espécies observadas na área (Tabela 2.1). O índice varia entre 0 (nenhuma sobreposição) e 1



(sobreposição completa), com base nas frequências de uso de cada microhábitat. As matrizes de sobreposição de nicho foram calculadas separadamente para ambientes lênticos (lagoas e brejos) e lóticos (riachos), devido à presença de espécies exclusivas de cada tipo de hábitat (ver Capítulo 1).

$$\Phi_{ij} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}} \quad \text{Fórmula 2.2. Índice de sobreposição de nicho de Pianka (1974)}$$

Em seguida foi realizado um teste de presença de padrão não-aleatório de sobreposição de nicho (modelo de hipótese nula *sensu* Gotelli & Graves, 1996) para verificar a presença de estrutura na comunidade. O princípio do teste é obter um valor médio dos índices de sobreposição de nicho entre os pares de espécies e compará-lo com uma média obtida por uma distribuição de referência de “pseudo-comunidades” gerada por permutações de Monte Carlo (1000 permutações neste estudo). De acordo com a Hipótese de Sobreposição de Nicho (Pianka, 1974), se a sobreposição de nicho média observada for significativamente menor que a média simulada, há competição interespecífica e partição de recursos. Por outro lado, se a média observada for significativamente maior que a média obtida nas interações de Monte Carlo, deve haver utilização compartilhada de recurso e ausência de competição. Em outra possibilidade, a alta sobreposição pode indicar elevada competição, mas que ainda não levou a divergência na utilização daquele recurso (Gotelli & Graves, 1996). Os testes incluíram apenas as espécies com quatro ou mais registros e foram realizados separadamente para os ambientes lênticos e lóticos através do Módulo de Sobreposição de Nicho do programa ECOSIM (Gotelli & Entsminger, 2009).

Para testar a existência de segregação entre as espécies quanto à sua posição em relação aos corpos d’água foi aplicado o teste de Kruskal-Wallis para distâncias horizontais e verticais separadamente. O teste de Kruskal-Wallis é a alternativa não paramétrica da ANOVA, e foi adotado em razão dos dados não assumirem distribuição normal. As distâncias observadas foram agrupadas em classes de um metro. O teste foi realizado com o auxílio do programa PAST (Hammer et al. 2001).



Para testar a presença de influência filogenética na utilização de microhábitat pelas espécies foi realizada uma Ordenação Filogenética Canônica – CPO (Gianinni, 2003). O método consiste em obter uma estimativa dos efeitos históricos sobre um conjunto de variáveis biológicas através de métodos de ordenação. Para tanto são construídas duas matrizes, uma com dados filogenéticos ( $X$ ) e outra com dados ecológicos ( $Y$ ). A matriz filogenética  $X$  é construída com base em uma árvore filogenética preexistente das espécies envolvidas e é composta por uma combinação de indicadores binários (0 e 1) para cada grupo monofilético. O número 1 é assinalado para a espécie que pertence a um dado grupo, e 0 para as que não pertencem àquele grupo. Isso é feito com todas as espécies até que se obtenha uma matriz que represente a relação entre as espécies e os clados monofiléticos que as agrupam. A árvore filogenética utilizada para a matriz  $X$  (ver Resultados, Figura 2.2) foi construída segundo Frost et al. (2006) e Vitt & Caldwell (2009). A segunda matriz  $Y$  consiste nas proporções de cada espécie nos diferentes microhábitat identificados.

Considerando que distribuições de porcentagens 0 – 100% ou proporções 0 – 1 obedecem a uma distribuição binomial, as proporções das espécies em cada microhábitat sofreram transformação arco-seno (Zar, 1996) para a composição da matriz  $Y$ . Dado ainda que as proporções das espécies em cada microhábitat são indicativas da frequência de uso daquele microhábitat, a ordenação adotada para a CPO foi a Análise de Correspondência Canônica (CCA; ter Braak, 1986), como indicado por Gianinni (2003). Para efeito de teste de hipótese, a relação entre as variáveis ambientais (Matriz  $Y$ ) e cada grupo monofilético foi testada individualmente contra uma distribuição aleatória gerada por 10.000 permutações de Monte Carlo. Com isso obteve-se, através de coeficientes de variação, a influência de cada grupo monofilético sobre o tipo de microhábitat utilizado pelas espécies, e suas respectivas probabilidades. A análise foi executada no programa CANOCO 4.5 (ter Braak & Smilauer, 2002). Para ambos os testes de hipóteses foi adotado  $\alpha = 0,05$ .

## RESULTADOS

### *Padrão espacial*

Um total de 15 tipos de microhábitat foi utilizado pelas espécies (Tabela A.2.1). *Rhinella jimi*, *R. granulosa* e *Leptodactylus ocellatus* foram as espécies mais generalistas da área de estudo, apresentando as maiores larguras de nicho ( $1-D$ ): 0,87; 0,82 e 0,85, respectivamente. As menores larguras de nicho foram de *Leptodactylus fuscus* ( $1-D = 0,40$ ), *Phyllomedusa nordestina* ( $1-D = 0,54$ ) e *Proceratophrys cristiceps* ( $1-D = 0,55$ ), embora *P. nordestina* tenha sido observada em diversos tipos de microhábitats, inclusive em abundância no solo. Indivíduos de *P. cristiceps* foram predominantemente observados ocultos no folheto a alguns metros de distância da água. Machos das espécies do gênero *Physalaemus* (*P. cicada* e *P. albifrons*) vocalizaram na grande maioria em posição bem definida das margens dos corpos d'água, ou em pequenos acúmulos adjacentes, enquanto fêmeas foram observadas em deslocamento sobre o solo úmido ou seco a pequenas distâncias da água. *Dendropsophus soaresi* também foi específico quanto ao sítio de vocalização, utilizando arbustos ou árvores distantes poucos metros da água. Apesar de ocorrer em microhábitats diversificados, *Scinax pachychrus* ocorreu com alta incidência sobre bromélias (*Encholirium spectabile* Mart. ex Schult. & Schult. f. e *Bromelia laciniosa* Mart.) ao longo dos riachos.

A largura de nicho média da comunidade foi  $\mu = 0,70 \pm 0,14$ . As distâncias utilizadas pelas espécies em relação aos corpos d'água não diferiram significativamente nos sentidos horizontal  $H = 15,9$ ;  $p = 0,460$  nem vertical  $H = 1,15$ ;  $p = 0,950$  (Tabela 2.1). Os primeiros dois metros do solo da margem foram utilizados por 83,58% dos indivíduos de todas as espécies, com exceção apenas de *P. cristiceps* e *D. soaresi* (Figura 2.1).

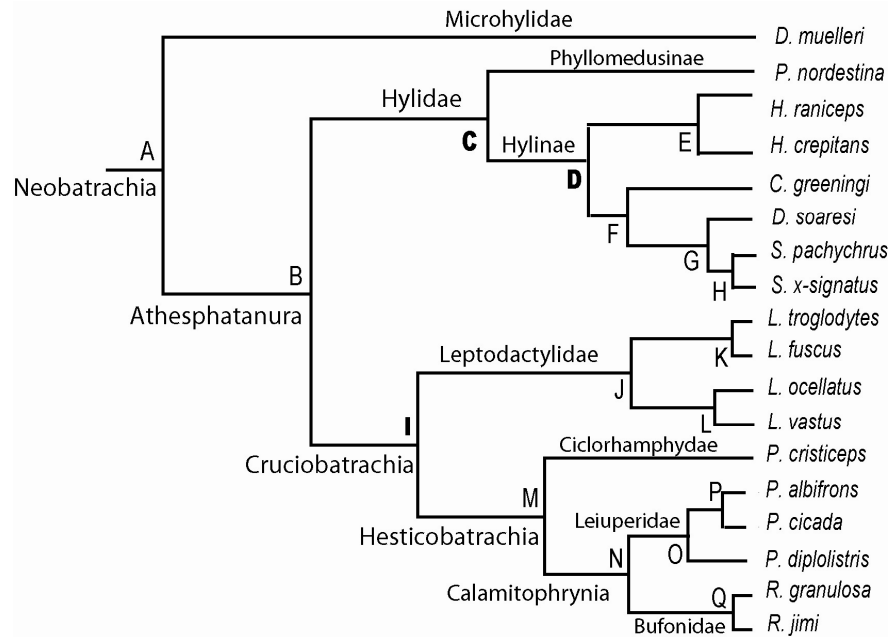
Não há estrutura na comunidade no uso de microhábitat. A sobreposição de nicho média observada foi baixa e não diferiu significativamente do esperado pelo acaso em ambientes lênticos ( $\Phi_{\mu_{\text{obs}}} = 0,437$ ;  $p_{(\text{obs} < \text{esp})} = 0,668$ ;  $p_{(\text{obs} > \text{esp})} = 0,332$ ) nem lóticos ( $\Phi_{\mu_{\text{obs}}} = 0,324$ ;  $p_{(\text{obs} < \text{esp})} = 0,560$ ;  $p_{(\text{obs} > \text{esp})} = 0,440$ ). Em lagoas e brejos, as maiores sobreposições de nicho foram observadas entre *L. troglodytes* e *P. diplolistris* ( $\Phi_{ij} = 0,95$ ), *P. cicada* e *P. albifrons* ( $\Phi_{ij} = 0,95$ ) e *S. x-signatus* e *L. fuscus* ( $\Phi_{ij} = 0,95$ ). Em riachos, os pares com maiores índices foram *R. jimi* e *R. granulosa* ( $\Phi_{ij} = 0,98$ ), *S. x-signatus* e *S. pachychrus* ( $\Phi_{ij} = 0,91$ ) e *R. jimi* e *P. diplolistris* ( $\Phi_{ij} = 0,87$ ) (Tabelas A.2.1 e A.2.2).

**Tabela 2.1.** Larguras de nicho ( $I-D$  de Simpson) de microhábitat e aspectos quantitativos das posições horizontais aos corpos d'água dos anfíbios do MNGA – SE. As Medidas de distância (cm) são dadas por média  $\pm$  desvio padrão (amplitude).  $n = n^\circ$  de indivíduos observados. \* Obteve apenas um registro. \*\* Com apenas três indivíduos, não permitiu medir a largura de nicho.

ESPÉCIE	LARGURA DE NICHOS	DISTÂNCIAS		$n$
		HORIZONTAL	VERTICAL	
<i>Rhinella jimi</i> Stevaux, 2002	0,87	40,00 $\pm$ 63,03 (0-200)	-	16
<i>Rhinella granulosa</i> Spix, 1824	0,82	85,85 $\pm$ 171,96 (0-800)	-	59
<i>Proceratophrys cristiceps</i> Müller, 1883	0,55	635,71 $\pm$ 397,31 (0-1200)	-	14
<i>Corythomantis greeningi</i> Boulenger, 1896	0,79	152,14 $\pm$ 167,75 (0-500)	58,57 $\pm$ 59,85 (0-200)	15
<i>Dendropsophus soaresi</i> Caramaschi & Jim, 1983	0,67	800,00 $\pm$ 300,00 (400-1000)	97,50 $\pm$ 55,00 (50-150)	04
<i>Hypsiboas crepitans</i> Wied-Neuwied, 1824	0,80	114,71 $\pm$ 206,16 (0-800)	50,88 $\pm$ 88,96 (0-300)	17
<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	*	*	*	01
<i>Phyllomedusa nordestina</i> Caramaschi, 2006	0,54	27,31 $\pm$ 61,18 (0-300)	38,43 $\pm$ 57,13 (0-400)	182
<i>Scinax pachychrus</i> Miranda-Ribeiro, 1937	0,77	165,10 $\pm$ 220,32 (0-2.000)	25,85 $\pm$ 38,07 (0-200)	193
<i>Scinax x-signatus</i> Spix, 1824	0,76	115,46 $\pm$ 144,20 (0-800)	8,07 $\pm$ 31,22 (0-200)	249
<i>Leptodactylus fuscus</i> Schneider, 1799	0,40	76,25 $\pm$ 117,00 (0-250)	-	04
<i>Leptodactylus ocellatus</i> Linnaeus, 1758	0,85	68,04 $\pm$ 96,91 (0-900)	-	399
<i>Leptodactylus troglodytes</i> Lutz, 1926	0,79	433,12 $\pm$ 427,01 (30-1000)	-	12
<i>Leptodactylus vastus</i> Lutz, 1930	0,80	5,00 $\pm$ 11,18 (0-25)	-	05
<i>Physalaemus cicada</i> Bokermann, 1966	0,60	27,96 $\pm$ 66,32 (0-350)	-	94
<i>Physalaemus albifrons</i> Spix, 1924	0,69	42,92 $\pm$ 99,14 (0-350)	-	24
<i>Pleurodema diplolistris</i> Peters, 1870	0,57	109,44 $\pm$ 114,52 (0-300)	-	09
<i>Dermatonotus muelleri</i> Boettger, 1885	**	373,33 $\pm$ 546,01 (0-1000)	-	03

### *Efeito histórico*

A influência de fatores históricos foi significativa nas junções *C*, *D* e *I*, que representam, respectivamente, a família Hylidae ( $F = 3,464$ ;  $p = 0,0004$ ), a subfamília Hyliinae ( $F = 3,059$ ;  $p = 0,0013$ ) e o clado basal Cruciobatrachia ( $F = 2,907$ ;  $p = 0,0004$ ), ancestral das famílias terrícolas da área de estudo (Tabela 2.2). A filogenia explicou 27,79% da variação no uso de microhábitat pelas espécies, estando relacionadas basicamente à separação basal entre Hylidae e demais famílias terrícolas.



**Figura 2.1.** Filogenia dos anfíbios do MNGA–SE usada na CPO. As letras maiúsculas representam as junções que definem monofiletismos de clados inferiores. Árvore filogenética adaptada de Frost et al. (2006) e Vitt & Caldwell (2009). Em negrito os grupos com relação significativa entre filogenia e uso de microhabitat.

**Tabela 2.2.** Efeito histórico sobre o uso de microhabitat entre os anfíbios do MNGA – SE. Resultado das interações de Monte Carlo para cada grupo (definido na Fig. 2.2) para a matriz de uso de microhabitat. A porcentagem da variação explicada (relativa a variação total) e valores de  $F$  e  $p$  para cada variável da matriz  $X$ . Em negrito, valores de  $p < 0,05$ .

Grupo	Varição	% Varição	$F$	$p$
C	0,425	14,38	3,464	<b>0,0004</b>
I	0,367	12,41	2,907	<b>0,0004</b>
D	0,384	12,99	3,059	<b>0,0013</b>
E	0,232	7,85	1,718	0,1485
M	0,19	6,43	1,38	0,1553
P	0,219	7,41	1,616	0,2023
F	0,180	6,09	1,303	0,2209
B	0,125	4,23	0,882	0,2705
N	0,161	5,45	1,156	0,3151
G	0,139	4,70	0,987	0,4175
O	0,142	4,80	1,013	0,4698
K	0,113	3,82	0,797	0,5102
A	0,052	0,00	0,374	0,7552
J	0,081	2,74	0,563	0,8313
L	0,058	1,96	0,401	0,8669
Q	0,051	1,72	0,347	0,9069
H	0,037	1,25	0,253	0,9752

## DISCUSSÃO

### *Padrão espacial*

Considerando que o índice de Diversidade ( $1 - D$ ) de Simpson varia entre 0 e 1, expressando, respectivamente, baixa e alta diversidade de recursos utilizados, a largura média de nicho entre as espécies ( $\mu = 0,70$ ) pode ser considerada elevada. Isso indica um maior “relaxamento” na exigência de uso de microhábitat em nível de comunidade. As maiores larguras de nicho de *Rhinella jimi* e *R. granulosa* podem estar associadas a elevada tolerância à temperatura e aridez dessas espécies, cuja pele seca previne contra a dessecação (Navas et al., 2004), permitindo que as espécies utilizem substratos variados. Além de generalista, *Leptodactylus ocellatus* foi também a espécie dominante, perfazendo 33,0% dos indivíduos registrados (Capítulo 1). É possível que essa elevada densidade tenha contribuído com a maior largura de nicho, resultante de competição intra-específica. Esse fenômeno é reconhecido como “efeito de amortecimento” (O’Connor et al., 1975), no qual a maior densidade induz a espécie a reduzir a exigência sobre um dado recurso, expandindo o espectro de utilização do mesmo. Por outro lado, a menor largura de nicho de *L. fuscus*, *P. nordestina* e *P. cristiceps*, tendo respectivamente, solo úmido próximo a áreas inundadas, herbáceas eretas e liteira como microhábitats mais utilizados, estão relacionadas a preferências dessas espécies. Entretanto, apesar da baixa largura de nicho, *P. nordestina* demonstra certa flexibilidade ecológica na área de estudo, tendo sido observado grande número de indivíduos no solo próximo às lagoas que tinham pouca vegetação nas margens. Outra espécie que chamou atenção pela diversidade de substratos utilizados foi *Scinax x-signatus*. Embora pré-adaptada a microhábitats arborícolas (família Hylidae), a espécie foi vista em atividade reprodutiva em substratos que incluíam água, solo e poleiros variados.

A ausência de estrutura no uso do microhábitat, ou seja, ausência de sobreposição de nicho diferente do esperado pelo acaso entre grupos de espécies em ambientes lóticos e lênticos, concorda com o encontrado por Vieira et al. (2007). O que o autor chama de alta sobreposição, trata-se da ocorrência de pares de espécie com alta sobreposição, mas não a sobreposição total média da comunidade. Em trabalho anterior, Vieira (2006) disponibiliza a matriz de sobreposição original, através da qual se pôde confirmar, em termos gerais, a semelhança com os resultados deste estudo. Diferenças são notadas, entretanto, quanto à sobreposição de nicho entre a maioria dos pares de espécies, com exceção da alta sobreposição

entre *L. ocellatus* e *R. granulosa*, comum a ambos os estudos. Considerando que as categorias de microhábitats observadas aqui foram semelhantes às descritas por Vieira (2006), é possível que as distinções estejam associadas a outros fatores, como a própria utilização mais diversificada de substratos, como evidenciado pelas larguras de nicho elevadas. Outras razões podem estar em particularidades das características dos ambientes ou diferenças na composição e abundância das espécies em cada localidade.

A elevada densidade de indivíduos próximos à água, como visto no MNGA e em São João do Cariri – PB (Vieira et al., 2007), explica a ocorrência de alta sobreposição entre alguns pares de espécies e o uso indistinto de substrato pelas mesmas. Essa forte associação das espécies com os corpos d'água é uma das características mais marcantes de anfíbios em regiões áridas e semi-áridas (Bentley, 1966; Dayton, 2005) e está relacionada à grande proporção de espécies que reproduzem diretamente na água (Sasa & Bolaños, 2004, Vieira et al., 2009).

A ausência de estrutura na comunidade em torno do microhábitat, revelado pelo padrão aleatório de sobreposição de nicho e pelo uso diversificado de substratos, indica que outros fatores são mais importantes do que a competição interespecífica entre microhábitats. Neste contexto, indicam-se por hora fatores estocásticos como uma importante força na formação do padrão de distribuição microespacial na comunidade. Esse modelo concorda com o proposto por Chesson & Huntly (1988, 1997) para interações interespecíficas entre plantas de ambientes semi-áridos. Na Caatinga, as oscilações climáticas e a imprevisibilidade de condições favoráveis devem favorecer uma menor organização na exploração de microhábitat pela comunidade, onde seu uso não representa o principal fator de segregação entre espécies de anuros.

Outros mecanismos não examinados podem ainda estar associados à organização da comunidade. Muitos estudos têm defendido que a predação é um fator importante (Wellborn et al., 1996), sobretudo envolvendo girinos (Heyer et al., 1975; Walters, 1975). Essa interação também foi registrada em outras regiões áridas (Woodward, 1983; Dayton & Fitzgerald, 2001), onde a redução dos corpos d'água por evaporação interage com a relação entre ação de predadores e taxa de desenvolvimento dos girinos, com efeitos significativos sobre a estrutura da comunidade (Woodward, 1983; Bridges, 2002). Essa relação entre girinos, predadores e redução de corpos d'água ainda é desconhecida na Caatinga, demandando estudos adicionais

para avaliar suas consequências sobre populações e comunidades. Entretanto, a predação deve estar mais relacionada a alterações na abundância relativa das espécies, cujas susceptibilidades diferem entre si. Seu efeito sobre uso de microhabitat em anuros pós-metamórficos deve ser menor que os fatores abióticos discutidos. Outros estudos têm atribuído ainda a diferenças nas vocalizações espécie-específicas o papel de responsável pela segregação entre espécies (Pombal 1997; Rossa-Feres & Jim, 2001; Toledo et al., 2003). Embora interações acústicas em comunidades de anfíbios na Caatinga também não sejam conhecidas, esta e outras propriedades específicas, incluindo o modo reprodutivo, devem contribuir para a coexistência entre as espécies em sítios reprodutivos.

#### *Efeito histórico*

O resultado do teste de presença de sinal filogenético, significativo para Hylidae, Hylinae e Cruciobatrachia, indica que a filogenia representa uma fração relativamente pequena da variação no uso de microhabitat pelas espécies. A subfamília Hylinae será aqui tratada sempre no contexto da família Hylidae, já que ambas correspondem praticamente às mesmas espécies, excluindo apenas *P. nordestina*, que pertencendo também à Hylidae, permanece considerada. A pequena variação indicada se baseia no fato de que os clados envolvidos são complementares na linhagem ancestral Athesphatanura, que compreende os grupos representados excluindo-se a família Microhylidae. Isso significa que o sinal filogenético relacionado ao uso de microhabitat das espécies de ambos os grupos é antigo e está relacionado à separação entre espécies terrícolas (Cruciobatrachia) e arborícolas (Hylidae) ainda no Período Cretáceo, a aproximadamente 100 milhões de anos (Duellman & Trueb, 1986; Igawa et al., 2008, Báez et al., 2009). Dentro de cada um desses clados, outros fatores estão relacionados a usos de microhabitat entre as espécies envolvidas, como pressão seletiva no passado, levando ao deslocamento de nicho ou mesmo a divergência evolutiva recente. Para exemplificar o quanto o sinal filogenético explica a variação de microhabitat na comunidade estudada, considere as espécies do gênero *Scinax*. O uso de microhabitats distribuídos verticalmente (poleiros) entre *S. pachychrus* e *S. x-signatus* é em parte explicado pela herança filogenética compartilhada por hylídeos, do uso de poleiros. Porém, essas espécies não possuem semelhanças maiores que possam ser atribuídas ao gênero, indicando a atuação de um mecanismo divergente em algum momento do passado, neste caso, a preferência de bromélias por *S. pachychrus* e outros tipos de poleiros por *S. x-signatus*.

Apesar de relativamente pequeno, o sinal filogenético é fundamental na explicação de parte da variação do nicho avaliado. Ele representa uma segregação vertical importante na formação do padrão de diversidade e distribuição local dos anuros em áreas de Caatinga. Combinado com a verificação de ausência de estrutura na comunidade no uso de microhábitat, esse resultado mostra o quanto de variação no uso do recurso tem explicação histórica e o quanto é determinado por outros fatores, minimizando o papel da competição interespecífica. Isso deve ressaltar ainda mais a importância de forças estocásticas associadas à imprevisibilidade climática na Caatinga. Utilizando métodos diferentes, Zimmerman & Simberloff (1996) verificaram conservatismo de nicho em nível de hábitat (Capítulo 1), mas não de microhábitat na Amazônia. No Sudeste do Brasil, foi observado pequeno sinal filogenético entre adultos (Eterovick et al., 2008), provavelmente semelhante ao encontrado neste estudo.

Dado que o clima semi-árido no Nordeste é recente, já que era úmido há apenas 3.600 anos atrás (Bigarella et al., 1994), é provável que a maioria das espécies atuais na região já existisse na sua gênese e, portanto, sejam remanescentes de espécies adaptadas a condições mais métricas predominantes no passado. Isso concorda com o previsto por Sasa & Bolaños (2004) em formações semi-áridas na Costa Rica. Ainda segundo o autor, em ambientes mais úmidos a proporção de espécies arborícolas é maior que em regiões semi-áridas, sugerindo que as espécies atuais desses ambientes representam uma fração da anurofauna pré-existente naquelas condições. Combinado com os resultados aqui apresentados, onde a segregação de microhábitat reprodutivo não se mostrou importante na organização da comunidade, sugere-se que a tolerância a condições de aridez acentuada envolvendo seleção de microhábitat durante período de estiagem e a adoção de estratégias comportamentais como a estivação (Navas et al., 2004) tenham mais influência na ocupação atual da Caatinga por anfíbios, e não o resultado de interações competitivas entre elas por microhábitat. Estudos envolvendo resistência e plasticidade das espécies a condições climáticas extremas associadas à história filogeográfica dos clados devem fornecer outros elementos para a compreensão dos processos que determinaram os padrões gerais de ocupação espacial da Caatinga pelos anfíbios.



APÊNDICE Capítulo 2.

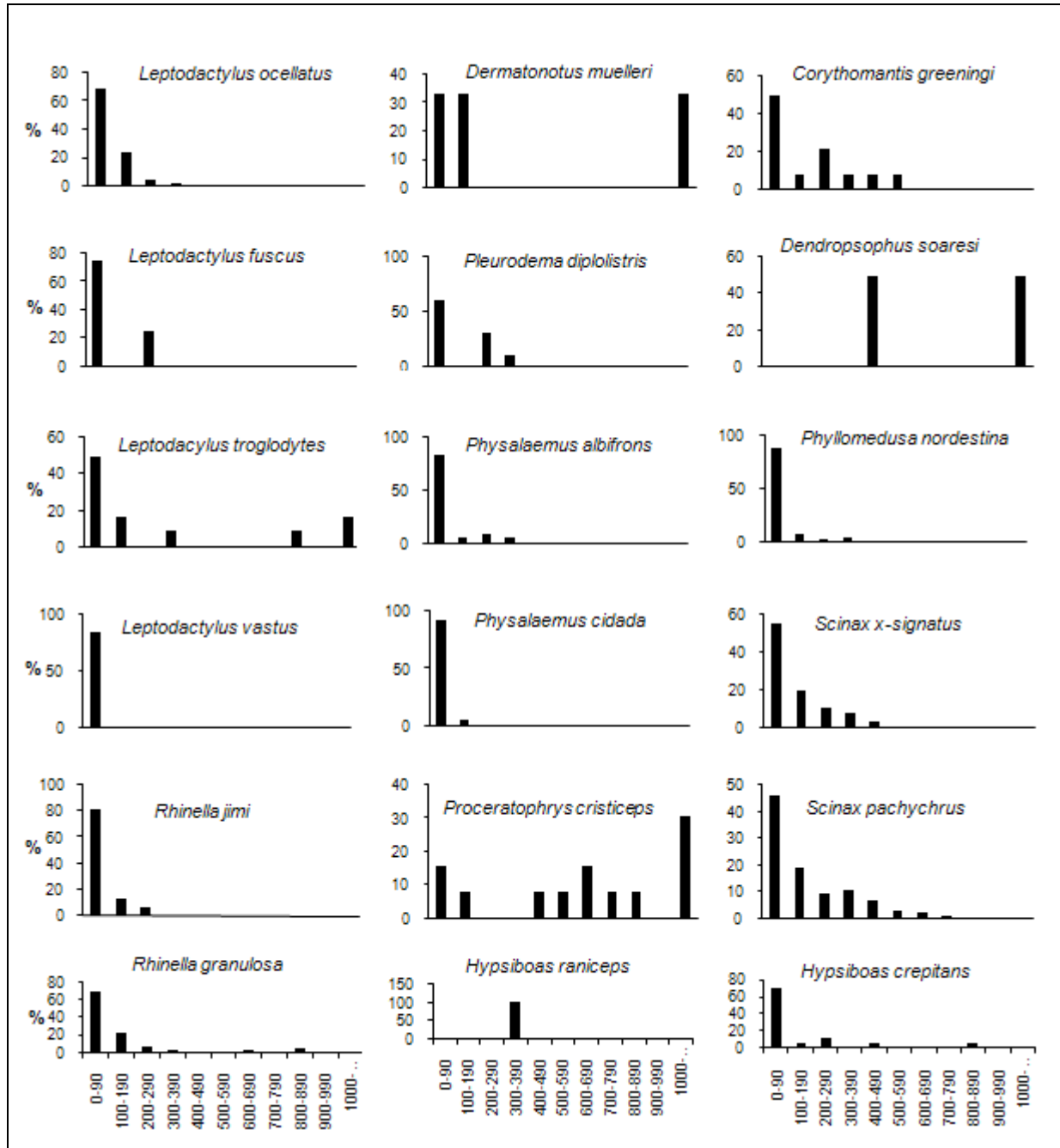


Figura A.2.1. Distribuição percentual da ocupação horizontal de 11 corpos d'água pelas 18 espécies de anfíbios do MNGA – SE, ao longo de classes de distância de 100 cm.

**Tabela A.2.1.** Frequência de uso de microhábitat pelos anuros do MNGA – SE entre outubro de 2008 e setembro de 2009. A título de clareza, zeros foram mantidos em branco.

Espécie	Solo		Árvore	Bromelia	Herbácea		Poça			Solo seco	Solo úmido	Veget aquática flutuante	Veget aquática emergente	
	Água	alagado			ereta	rasteira	Liteira	Margem	Adjacente					Rocha
<i>R. jimi</i>	2							1	4		3	1	4	1
<i>R. granulosa</i>	11	3					4		2		1	14	15	
<i>D. muelleri</i>	1						1					1		
<i>L. vastus</i>	1								3		1	1		
<i>L. ocellatus</i>	3	44			9	65	8	51	3	15	85	79	1	
<i>L. fuscus</i>											1	4		
<i>L. troglodytes</i>							2	1		1	5	1		
<i>P. cristiceps</i>								8			1	3	2	
<i>P. diplolistris</i>							1				4	4	1	
<i>P. cicada</i>	2	5							56	4		11	16	
<i>P. albifrons</i>	3	2						1	13	1		1	3	
<i>D. soaresi</i>			2	2										
<i>H. crepitans</i>			4	1					1		4		4	3
<i>H. raniceps</i>					1									
<i>P. nordestina</i>			8	4		12	24	1	2			5	8	5
<i>C. greeningi</i>	3		3		4						5			
<i>S. x-signatus</i>	11	6	13	3	3	3	22		13		16	31	113	5
<i>S. pachychrus</i>	4	5	11	1	85	9	5	2	1		17	5	24	12



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

### *Conservação local*

Embora os anfíbios sejam tidos atualmente como o grupo mais ameaçado dentre os vertebrados terrestres, esforços para sua conservação predominam em regiões úmidas, onde há maior riqueza de espécies. Ambientes áridos e semi-áridos têm sido negligenciados a esse respeito. Anfíbios dessas formações são bons modelos para estudos sobre interações animal-ambiente, sobretudo em face dos aumentos nas temperaturas globais, previstas para afetar diferentes regiões de distintas maneiras. Neste sentido, a unidade de conservação estudada exerce uma função de importância, uma vez que abriga uma parcela significativa na anurofauna da Caatinga, bioma brasileiro pouco conhecido e precariamente protegido.

Os resultados obtidos nesse estudo devem contribuir com as ações de manejo do Monumento Natural Grota do Angico, especialmente por tratar de animais considerados excelentes indicadores da qualidade ambiental. Além disso, esses animais exploram ambientes inundados na região, que além de essenciais à sobrevivência de anuros, também o são para diversos outros grupos animais e plantas locais, desempenhando um papel determinante nas suas interações e no equilíbrio ecológico local.

Por se tratar de uma área protegida recentemente criada, recomenda-se que os estudos sobre anfíbios tenham continuidade. Além de garantir o conhecimento mais detalhado sobre interações entre as espécies ao longo dos anos, considerando a imprevisibilidade das chuvas e seu papel na organização da comunidade em longo prazo, esse prosseguimento permitirá refinar as ações de manejo, e subsidiar medidas de conservação aplicáveis em outras localidades.

### *Padrões gerais dos anfíbios da Caatinga*

Relacionar a estrutura da comunidade de anfíbios a agentes causais tem sido um grande desafio nos estudos ecológicos. Verificar se os padrões são resultado de interações no presente ou no passado, ou ainda se estão apenas relacionadas a histórias de vida das espécies não tem sido uma decisão fácil (Ernest & Roede, 2006). Na Caatinga, esse cenário deve assumir grande complexidade, uma vez que a região é composta por várias fitofisionomias, onde diferentes processos operaram ao longo do tempo, moldando as centenas de feições e padrões de

distribuição de diversos grupos biológicos (Ab'Saber, 1974). Embora possam contribuir com o conhecimento geral, os resultados obtidos devem, portanto, ser complementados com estudos adicionais em outras localidades. Isso deverá ser alcançado, sobretudo, integrando outras escalas de observação, desde aquelas relacionadas à ecofisiologia das espécies do semi-árido, a abordagens de larga escala com vistas a compreender padrões mais gerais na região Nordeste.

De qualquer forma, esses resultados podem subsidiar outras conclusões acerca dos padrões de distribuição e organização dos anuros na Caatinga. Inúmeros estudos demonstram a importância das interações em escala local como suporte a padrões determinados em macroescala. Neste estudo, ressalta-se a presença de uma estrutura na comunidade em nível de hábitat e a importância da história evolutiva das espécies como força influente na ocupação tanto de hábitat quanto de microhábitats pelas espécies. Essa influência, refletida em preferências gerais e na plasticidade ecológica das espécies existentes, deve ter contribuído com a atual diversidade de anuros na Caatinga.

#### *Conhecimento sobre os anfíbios na Caatinga*

Sem dúvida a Caatinga permanece ao lado da Amazônia como região menos conhecida quanto a sua anurofauna. Mesmo aspectos básicos de parte das espécies não foram descritos, como morfologia de girinos, vocalizações e distribuição geográfica. Grandes extensões geográficas nunca tiveram suas espécies amostradas, indicando que novos esforços devem levar a um incremento na diversidade conhecida e ainda nos aproximar de um panorama mais amplo dos processos que regulam a distribuição das espécies.

Considerando o avanço rápido da destruição da Caatinga, exacerbado pela transformação do semi-árido e núcleos de desertificação cada vez maiores e disseminados, intensificar os estudos está entre os maiores desafios. Abranger um maior número de áreas, conhecer a história natural de cada espécie e as distintas formas das interações que as envolvem, além de investigar padrões em diferentes escalas devem ser alvo de um grande esforço de pesquisadores na atualidade. Concomitantemente, a conservação da Caatinga representa a única alternativa que permitirá gerar esse conhecimento e proteger esses anfíbios, entre milhares de outros organismos.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Saber, A.N. 1959. Significado geomorfológico da Rede Hidrográfica do Nordeste. *Boletim Geográfico*, Rio de Janeiro, v. 15, n. 139, p. 499-516.
- Ab'Saber, A.N. 1974. O domínio morfoclimático semi-árido das Caatingas Brasileiras. *Geomorfologia*, São Paulo, v. 4, p. 1-39.
- Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*. v. 164, p. 165-184.
- Afonso, L.G. & Eterovick, P.C. 2007. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*. v. 41, n. 13, p. 949 – 963.
- Aichinger M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* v. 71, p.583–592.
- Alley, T.R. 1982. Competition theory, evolution, and the concept of ecological niche. *Acta Biotheoretica*, v. 31, p.165-179.
- Andrade-Lima, D. 1981. The caatinga dominium. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v.4, p. 149- 53.
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (Eds.). 1964. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, 782 pp.
- Arzabe, C. 1999. Reproductive activity pattern of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia*, v.16, n.3, p 851-864.
- Arzabe, C. Skuk, G. Santana, G.G. Delfim, F.R. Lima, Y.C.C. & Abrantes, S.H.F. 2005. Herpetofauna da área do Curimataú, Paraíba, Pp. 259-274. In: F.S. Araújo; M.J. N. Rodal & M.R.V. Barbosa (Eds.). *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 445p.
- Atauri, J.A. & Lucio, J.V. 2001. The role of landscape structure in species richness distribution of birds, amphibians, reptiles and lepidopterans in Mediterranean landscapes. *Landscape Ecology*, v. 16, 147 – 159.
- Babbitt, K.J. 2005. The relative importance of wetland size and hydroperiod for amphibians in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecology and Management*, v. 13, p. 269 – 279.
- Babbitt, K.J. & G.W. Tanner. 2000. Use of temporary wetlands by anurans in a hydrologically modified landscape. *Wetlands*, v. 20, n. 2, p. 313 – 322.
- Báez, A.M. Moura, G.J.B. & Gomez, R.O. 2009. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of Northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. *Cretaceous research*, v. 30, p. 829-846.

- Bentley, P. J. 1966. Adaptations of Amphibia to Arid Environments. *Science* v. 152, n. 3722, p. 619 – 623.
- Bertoluci, J. & Rodrigues, J.T. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. v. 23, p. 161-167.
- Bigarella, J. J. Becker, R.D. & Santos, G.F. 1994. *Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais: fundamentos geológicos-geográficos, alteração química e física das rochas e relevo cárstico e dômico*. Santa Catarina: Edição da UFSC, 1994.
- Bloom, S. A. 1981. Indices in Community Studies: Potential Pitfalls. *Marine Ecology*. v. 5, p. 125-128.
- Borges-Nojosa, D.M. & Arzabe, C. 2005. *Diversidade de anfíbios e répteis em áreas prioritárias para a conservação da Caatinga*, p. 229-243. In: Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação (F.S. Araújo; M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa, Eds.). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 445p.
- Borges-Nojosa, D.M. & Cascon, P. 2005. *Herpetofauna da área da Reserva da Serra das Almas, Ceará*. p. 244-258. In: Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação (F.S. Araújo; M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa, Eds.). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 445p.
- Borges-Nojosa, D.M. & Santos, E.M. 2005. *Herpetofauna da área de Betânia e Floresta, Pernambuco*, p. 275-289. In: Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação (F.S. Araújo; M.J.N. Rodal & M.R.V. Barbosa, Eds.). Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 445p.
- Bradford, D.F. Neale, A.C. Nash, M.S. Sada, D.W. & Jaeger, J.R. 2003. Habitat patch occupancy by toads (*Bufo punctatus*) in a naturally fragmented desert landscape. *Ecology*, v. 84, n. 4, p. 1012–1023.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, v. 27, p. 325–349.
- Bridges, C.M. 2002. Tadpoles balance foraging and predator avoidance: effects of predation, pond drying, and hunger. *Journal of Herpetology*, v. 36, n. 4, p. 627-634.
- Brooks, D.R. & McLennan, D.A. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior – a research program in comparative biology*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 434 pp.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, v. 124, p. 255-279.

- Buckley, L.B. & Jetz, W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 274, p. 1167-1173.
- Burnham, K.P. & Overton, W.S. 1978. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika*, v. 65, p. 625-633.
- Buskirk, J.V. 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. *Ecology*, v. 86, n. 7, p. 1936-1947.
- Caldas, F.L.S. Santana, D.O. De-Carvalho, C.B. Faria, R.G. & Santos, R.A. 2009. Levantamento preliminar de anurofauna em uma área de Caatinga no alto sertão sergipano. *Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil*, São Lourenço – MG.
- Carnaval, A.C.O.Q. 2002. Phylogeography of four frog species in forest fragments of Northeastern Brazil - a preliminary study. *Integrative and Comparative Biology*, v. 42, p. 913-921.
- Casal, F.C. Juncá, F.A. 2008. Girino e canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* (Amphibia: Anura: Hylidae) do estado da Bahia, Brasil, e considerações taxonômicas. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais*, v. 3, n. 3, p. 217-224, Belém – PA.
- Chase, J.M & Leibold, M.A. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Chao, A. & Lee, S-M. 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association* v. 87, p. 210-217.
- CHESF – Companhia Hidroelétrica do São Francisco. 2005. 2º Relatório Parcial do Programa de Monitoramento da Fauna da Usina Hidrelétrica de Xingó. MRS Estudos Ambientais Ltda, Brasília – DF.
- Chesson, P. Gebauer, R.L.E. Schwinning, S. Huntly, N. Wiegand, K. Ernest, M.S.K. Sher, A. Novoplansky, A. & Weltzin, J.F. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia*, v.141, p. 236-253.
- Chesson, P. Huntly, N. 1988. Community consequences of life-history traits in a variable environment. *Annales Zoologici Fennici*, v. 25, p. 5-16.
- Chesson, P. Huntly, N. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist*, v. 150, n. 5, p. 519-553.
- Cochran, W.G. 1977. *Sampling techniques*. 3ª ed. John Wiley & Sons, New York.
- Cowell, R.K. 2006. EstimateS. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Disponível em: <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>.
- Crump, M. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. The University of Kansas, *Museum of Natural History – Miscellaneous publication*, n. 61, Lawrence, Kansas.



- Dayton, G.H. 2005. *Community assembly of xeric-adapted anurans at multiple spatial scales*. Dissertation, Office of Graduate Studies of Texas A&M University.
- Dayton, G.H. & Fitzgerald, L.A. 2001. Competition, predation, and the distributions of four desert anurans. *Oecologia*, v. 129, p. 430-435.
- Dayton, G.H. & Fitzgerald, L.A. 2005. Priority effects and desert anuran communities. *Journal of Zoology*, v. 83, n.8, p.1112-1116.
- Dayton, G.H. & Fitzgerald, L.A. 2006. Habitat suitability models for desert anurans. *Biological Conservation*, v. 132, p. 40-49.
- Dayton, G.H. Jung, R.E. & Droege, S. 2004. Large-scale habitat associations of four desert anurans in Big Bend National Park, Texas. *Journal of Herpetology*. v. 38, n. 4, p. 619–627.
- Diniz -Filho, J. A. F. Bini, J.M. 1996. Assessing the relationship between multivariate community structure and environmental variables. *Marine ecology - progress series*, v. 143, p. 303-306.
- Donnelly, M.A. 1989. Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, *Dendrobates pumilio*. *Herpetological Monographs*, v. 59, p. 207–221
- Duellman, W.E. 1999. *Global distribution of amphibians: pattern, conservation, and future challenges*. p. 1–30. In: Patterns of distribution of amphibians: a global perspective (W.E. Duellman, Ed.). Baltimore, MD: John Hopkins University Press.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. Baltimore, London, McGraw-Hill. 670 pp.
- Ernest, R. & Rödel, M.O. 2006. Community assembly and structure of Tropical leaf-litter anurans. *Ecotropica*, v. 12, p. 113-129.
- Eterovick, P.C. 2003. Distribution of anuran species among montane streams in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v.19, p. 219–228.
- Eterovick, P.C. & Fernandes, G.W. 2001. Tadpole distribution within montane meadow streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints? *Journal of Tropical Ecology*, v. 17, p. 683-693.
- Eterovick, P.C. & Fernandes, G.W. 2002. Why do breeding frogs colonize some puddles more than others? *Phyllomedusa*, v.1, n.1, p. 31-40.
- Eterovick, P.C. Rievers, C.R. Kopp, K. Wachlevski, M. Franco, B.P. Dias, C.J., Barata, I. M. Ferreira, A.D.M. & Afonso, L.G. 2008. Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary ecology*, v. 22.

- Feder, M.E. & Burggren, W.W. 1992. *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Fortin, J-M.; Dale, M.R.T. & ver Hoef, J. 2002. *Spatial Analysis in Ecology*. p. 2051–2058. In: *Encyclopedia of Environmetrics* (A.H. El-Shaarawi. & W.W. Piegorsch. Eds.). John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. v. 4.
- Frost, D.R. 2009. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.2. American Museum of Natural History, New York, USA. Electronic Database. Acessível em: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>.
- Frost, D.R. Grant, T. Faivovich, J. Bain, R.H. Haas, A. Haddad, C.F.B. de Sá, R.O. Channing, A. Wilkinson, Donnellan, M.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. & Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, n. 297, 370 pp.
- Giannini, N. 2003. Canonical Phylogenetic Ordination. *Systematic Biology*, v. 53, n. 5, p. 684-695.
- Giller, P.S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall Ltd, London, 176 pp.
- Gittins, R. 1968. Trend-surface analysis of ecological data. *Journal of Ecology*. v. 56, p. 845-869.
- Glasser, J.W. & Price, H.J. 1988. Evaluating expectations deduced from explicit hypotheses about mechanisms of competition. *Oikos*, v. 52, p.57-70.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, v.4, p. 379-391.
- Gotelli, N.J. & G.L. Entsminger. 2009. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0 Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. Disponível em: <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, 368 pp.
- Gouveia, S.F. Faria, R.G. & Oliveira-Filho, F. 2007. *Anfíbios e répteis*. p. 24-27. In: Estudos para a criação do Monumento Natural Grota do Angico (SEMARH). Secretaria de Estado do Meio Ambiente e dos Recursos Hídricos de Sergipe.
- Haddad, C.F.B. & Prado, C.P.A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience*, v. 55, n.3, p. 207-217.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., & P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* v. 4, n. 1. Disponível em: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

- Heyer, W.R. 1988. *On frog distribution patterns east of the Andes*. p. 245-273. In: The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution and Dispersal (W.R. Heyer & P.E. Vanzolini, Eds.). *Monographs of the Museum of Natural History University of Kansas*. v. 7, p. 1-485.
- Heyer, W.R. 2005. Variation and taxonomic clarification of the large species of the *Leptodactylus pentadactylus* species group (Amphibia: Leptodactylidae) from Middle America, Northern South America, and Amazonia. *Arquivos de Zoologia*, v. 37, n.3, p. 269-348, São Paulo.
- Heyer, W.R. McDiarmid, R.W. & Weigmann, D.L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, v. 7, n. 2, p. 100-111.
- Huffaker C.B. 1958. Biological control of weeds with insects. *Annual Reviews*. p. 251–276.
- Hutchinson, G.E. 1957. *A Treatise on Limnology*. New York: Wiley & Sons. 1015 pp.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2004. *Mapa de Biomas do Brasil, primeira aproximação*. Rio de Janeiro: IBGE.
- Igawa, T. Kurabayashi, A. Usuki, C. Fujii T. & Sumida, M. 2008. Complete mitochondrial genomes of three neobatrachian anurans: A case study of divergence time estimation using different data and calibration settings. *Gene*, n. 407, p. 116–129.
- Inger, R.F. 1994. *Key to a successful project: associated data and planning*. Cap. 5 In: *Measuring and monitoring biological diversity - standards methods for amphibians*. (W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A. & M.S.Foster, Eds.). Smithsonian Inst. Press 364 p.
- Jared, C. Antoniazia, M.M. Katchburianb, E. Toledo, R.C. Freymiiller, E. 1999. Some aspects of the natural history of the casque-headed tree frog *Corythomantis greeningi* Boulenger (Hylidae). *Annales des Sciences Naturelles*, v. 3, p. 105-1 15.
- Jongman, R.H.G.; ter Braak, C.J.F. & Van Tongeren, O.F.R. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. 2nd ed., Cambridge, Cambridge Univ. Press, 299 pp.
- Juncá, F.A. Carneiro, M.C.L. & Rodrigues, N. N. 2008. Is a dwarf population of *Corythomantis greeningi* Boulenger, 1896 (Anura, Hylidae) a new species?. *Zootaxa*, v. 1686, p. 48–56.
- Kneitel, J.M. & Chase, J.M. 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*. v. 7, p. 69–80.
- Kokubum, M.N.C. 2008. *Ecologia reprodutiva e diversidade acústica de espécies de Leptodactylus do grupo marmoratus* (Anura: Leptodactylidae). Tese de Doutorado, Universidade de Brasília, Brasília - DF. 315 pp.
- Kopp, K. & Eterovick, P.C. 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, v.40, n. 29-31, p. 1813-1830.

- Lack, D. 1969. The numbers of bird species on islands. *Bird Study*. v. 16, p. 193–209.
- Legendre, P. 1993. Spatial Autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology*. v. 74, n. 6, Pp. 1659-1673.
- Legendre, P. & Fortin, J.M. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. v. 80, p. 107-138.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2° ed. Developments in Environmental Modelling 20. Elsevier Science B.V.
- Lima, A.P. & Magnusson, W.E. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia*, v. 116, p. 259-266.
- Lynch, J.D. 1979. *The amphibians of lowland tropical forest*, p. 189-215. In: The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal (Duellman, W.E. Ed.). Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, v. 7, p. 1-485.
- McAlece, N. Lamshead, P.J.D. Paterson, G.L.J. & Gage, J.G. 1997. *Biodiversity professional*. Version 2. London, The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Sciences.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* v. 42, p. 594-598.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression *Approaches in Cancer Research*, v. 27, p. 209-220.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. New Jersey: Princenton University Press.
- McCune, B. & M. J. Mefford. 2006. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.17 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Navas, C.A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology*, v. 46, n. 1, p. 82–91.
- Navas, C.A. Antoniazzi, M.M. & Jared, C. 2004. *A preliminary assessment of anuran physiological and morphological adaptation to the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment*, p. 298–305. In: Animals and Environments: Proceedings of the Third International Conference of Comparative Physiology and Biochemistry (S. Morris & A. Vosloo, Eds.). Elsevier, Cambridge and Oxford.

- Nimer, E. 1972. Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução à climatologia dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia*, v. 34, p. 3-51.
- O'Connor, R.J. Boaden, P.J.S. & Seed, R. 1975. Niche breadth in Bryozoa and a test of competition theory. *Nature*, v. 256, p. 307-309.
- Oden, N.L. & Sokal, R.R. 1986. Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Zoology*. v. 35, p. 608-617.
- Peterson, A.T. Soberón, J. Sánchez-Cordero, V. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, v. 285, p. 1265–1267.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist* v. 100, p. 33-46.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 71, p. 2141- 2145.
- Pianka, E.R. 1978. *Evolutionary ecology*. 2ª ed. Harper and Row, New York. pp. 397.
- Pinto, M.P.; Bini, L.M. & Diniz-Filho, J.A.F. 2003. Análise quantitativa da influência de um novo paradigma ecológico: autocorrelação espacial. *Maringá*, v. 25, n. 1, p. 137-143.
- Pombal-Jr, J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 57, n.4, p.583-594.
- Prado, D.P. 2005. *As Caatingas da América do Sul*. Cap. 1. p. 3-73. In: *Ecologia e conservação da Caatinga* (I. R. Leal; M. Tabarelli & J.M. C. Silva, Eds.). 2ª ed. Recife, Edit. Universitária – UFPE, 822p.
- Prado, G.M. & Pombal-Jr, J.P. 2005. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, v. 63, n. 4, p. 685-705.
- Reis, A.C.S. 1976. Clima de Caatinga. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, v.48, n.2, p.235-335.
- Richter-Boix, A. Llorente, G.A. & Montori, A. 2006. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area *Amphibia-Reptilia*, v. 27, n. 4, p. 549-559.
- Ricklefs, R.E. & Latham, R.E. 1992. Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *American Naturalist*, v. 139, p. 1305–1321.
- Rodrigues, M.T. 2005. *Herpetofauna da Caatinga*. Cap. 4. pp. 181-235. In: *Ecologia e conservação da Caatinga* (I.R. Leal; M. Tabarelli & J.M.C. Silva, Eds.). 2ª ed. Recife, Edit. Universitária – UFPE, 822p.

- Roelants, K.; Gower, D.J.; Wilkinson, M.; Loader, S.P.; Biju, S.D.; Guillaume, K.; Moriau, L. & Bossuyt, F. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, v. 104, p. 887–892.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, v. 65, p.514-527.
- Rossa-Feres, D.C. & Jim, J. 2001. Similaridade no sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 18, n. 2, p.439-454.
- Rosenberg, M.S. 2009. PASSAGE. Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Version Beta 2.0. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ. Disponível em: <www.passagesoftware.net>.
- Santos, A.F & Andrade, J.A. 1992. *Caracterização e delimitação do semi-árido sergipano*, Aracaju: CNPq/UFS.
- Santos, T.G.; Rossa-feres, D.C. & Casatti, L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, v. 97, n. 1, p. 37-49.
- Sasa, M. & Bolaños, F. 2004. *Biodiversity and conservation of Middle American Dry Forest herpetofauna*. p. 177-193. In: Biodiversity Conservation in Costa Rica: Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest (G.W. Frankie, Ed.). University of California Press, Berkeley, C.A.
- Savage, J.M. 1973. *The geographical distribution of frogs: Patterns and predictions*. p. 351-454. In: Evolutionary biology of anurans (J.L. Vial, Ed.). University of Missouri Press, Columbia.
- Scott JR., N. & B.D. Woodward. 1994. Surveys at breeding sites, p.118-125. In: Heyer, W.R.; M.A. Donnelly; R.W. Mcdiarmid; L.C. Hayek & M.S. Foster (Eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity - Standard Methods for Amphibians*. Washington, Smithsonian Institution Press, 364p.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, v. 163, p. 688.
- Smith, E.P. & Van Belle, G. 1984. Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*. v. 40, p. 119-129.
- Sullivan, B.K. 1989. Desert environments and the structure of anuran mating systems. *Journal of Arid Environments*, v. 17, p. 175–183.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. v. 67, p. 1167–1179.

- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. 2002. *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Ithaca, Microcomputer Power, 500 p.
- Tews, J.; Brose, U.; Grimm, V.; Tielbörger K.; Wichmann M.C.; Schwager M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*. v. 31, p. 79-92.
- Tilman, D.; Kareiva, P.M. 1997. *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamic and Interspecific Interactions*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- Toft CA. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1985, v. 1, p.1–21.
- Toledo, L.F. Zina, J. & Haddad, C.F.B. 2003. Distribuição Espacial e Temporal de uma Comunidade de Anfíbios Anuros do Município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment*, v. 3, n. 2, p. 136-149.
- Vasconcelos, T.S. & Rossa-feres, D.C. 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. *Biotaneotropica*. v. 5, n. 2, p. 1-14.
- Vieira, W.L.S. 2006. Anurofauna associada a ambientes aquáticos temporários em uma área de Caatinga (São João do Cariri, Paraíba, Brasil). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa – PB, 144 pp.
- Vieira, W.L.S. Arzabe, C. & Santana, G.G. 2007. Composição e distribuição espaço-temporal de anuros no Cariri paraibano, Nordeste do Brasil. *Oecologia Brasiliensis*. v. 11, n. 3, p. 383-396.
- Vieira, K.S. Arzabe, C. & Vieira, W.L.S. 2006. Amphibia, Ceratophryidae, Ceratophryinae, *Ceratophrys joazeirensis*: Distribution extension. *Check List*, v. 2, n. 2, v. 28-29.
- Vieira, W.L.S. Santana, G.G. & Arzabe, C. 2009. Diversity of reproductive modes in anuran communities in the Caatinga (dryland) of Northeastern Brazil. *Biodiversity Conservation*, v. 18, p. 55-66.
- Vitt, L.J. Caldwell, J.P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians And Reptiles*. 3<sup>rd</sup>. ed. Academic Press, San Diego.
- Walters, B. 1975. Studies of interespecific predation within a amphibian community. *Journal of Herpetology*, v. 9, n. 3, p. 267-279.
- Webb, C.O. Ackerly, D.D. McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 33, p.475-505.
- Wellborn, G.A. Skelly, D.K. & Werner, E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 27, p. 337-363.

- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. New York, Macmillan Publishing Co.
- Wiens, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* v. 58, p. 193–197.
- Wiens, J.J. 2007. Global patterns of species richness and diversification in amphibians. *The American Naturalist*. v. 170, p. 86–106.
- Wiens, J.J. & Donoghue, M.J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 19, n.12, p. 639-644.
- Wiens, J.J. & Grahlan, C.H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, v. 36, 519-539.
- Williams, D.D. 1987. *The ecology of temporary waters*. Edt. Croom Helm/Timber. 193 p.
- Woodward, B.D. 1983. Predation-Prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*, v. 64, n. 6, p. 1549-1555.
- Woodward, B.D., and Mitchell, S.L. 1991. *The community ecology of desert anurans*. p. 223–248 *In: The ecology of desert communities*. (G.A. Polis ed.). The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*, 3<sup>o</sup> Ed. Prentice-Hall, 718 pp.
- Zimmerman, B.L. & Simberloff, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *Journal of Biogeography*. v. 23, p. 27-46.



# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)