



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

PADRÕES DE COCORRÊNCIA DE GIRINOS EM UMA FLORESTA  
DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Sérgio André Ferreira Vaz

Manaus  
Julho/2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA

PADRÕES DE COOCORRÊNCIA DE GIRINOS EM UMA FLORESTA  
DE TERRA FIRME NA AMAZÔNIA CENTRAL

Sérgio André Ferreira Vaz

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Diversidade Biológica.

Orientador: Dr. Marcelo Menin

Manaus  
Julho/2016

## Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

V393p Vaz, Sérgio André Ferreira  
Padrões de coocorrência de girinos em uma floresta de terra firme na Amazônia Central / Sérgio André Ferreira Vaz. 2016  
47 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Marcelo Menin  
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Ecologia de girinos. 2. Padrões de coocorrência. 3. Amazônia Central. 4. anfíbios. I. Menin, Marcelo II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, por ter me dado a força necessária para prosseguir com fé nessa caminhada que teve momentos muito difíceis.

Gostaria de agradecer ao programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica da Universidade Federal do Amazonas, aos coordenadores Maria Gracimar Araújo (Gal) e Igor Kaefer, pela ajuda sempre que necessária.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ, processo 558318/2009-6), Programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBio, Programa SISBIOTA “Girinos do Brasil” (CNPq, processo 563075/2010-4, e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo- FAPESP 10/52321-7) pelo financiamento da coleta de dados, equipamentos e materiais diversos. A CAPES, por fornecer a bolsa de mestrado.

Ao meu orientador, Marcelo Menin, por mais essa etapa. Muito obrigado por me orientar, pelo conhecimento repassado desde a graduação e, principalmente, pela amizade.

A Reysi Pegorini, primeiramente pela amizade e companheirismo, antes e durante o período do meu mestrado e, também, por ceder os dados coletados durante o seu trabalho de mestrado tornando possível que eu realizasse esta dissertação.

À Mainara Xavier Jordani e Diogo Borges Provete, por toda paciência, dicas e ensinamentos repassados durante esse período. Palavras não são suficientes para expressar minha gratidão a vocês. Muito Obrigado!

À Rebeca McComb, minha amiga e namorada, que sempre esteve ao meu lado durante esse período. Obrigado por me incentivar, por ser meu grande exemplo, por sempre ter a palavra amiga nos momentos de tristeza e dúvida e confiar em mim quando eu mesmo não confiava. Muito obrigado!

E, claro, à minha família. Sem vocês nada disso seria possível. Obrigado pela compreensão, pelo carinho e ajuda nesse período.

## RESUMO

Um dos principais objetivos da ecologia é determinar os processos que influenciam a distribuição, a abundância e a coocorrência de espécies, tornando possível compreender os padrões de distribuição espacial e temporal das assembleias, seus preditores de riqueza e os processos que determinam a estrutura das comunidades. O presente estudo teve como objetivo determinar como os fatores ambientais e filogenéticos influenciam os padrões de coocorrência de girinos em poças ripárias em uma área na Amazônia Central. O estudo foi desenvolvido com base em dados coletados na Reserva Biológica do Uatumã. Foi utilizada uma análise recentemente proposta que permite separar o efeito das variáveis ambientais e da filogenia no padrão de coocorrência das espécies. Os resultados mostraram que as características das poças influenciaram a estrutura da comunidade de girinos. O padrão agrupado foi influenciado pela cobertura do dossel e pela correlação entre filogenia e oxigênio dissolvido e profundidade. O padrão associado sofreu influência da cobertura do dossel e pela correlação entre filogenia e cobertura de dossel. O padrão de coocorrência mutuamente excludente sofreu influência somente do ambiente, principalmente da cobertura do dossel e da área da poça. A influência dos processos históricos e ecológicos difere entre as espécies de uma mesma comunidade, dependendo do seu grau de parentesco e padrão de coocorrência. As espécies com padrão de coocorrência agrupada e associada sofreram a influência significativa de processos históricos e ecológicos e as de padrão mutuamente excludente sofreram influência significativa de processos ecológicos por filtragem ambiental.

## ABSTRACT

The main focus of the ecological studies is to determine the processes that influence the distribution, abundance and species co-occurrence making it possible to understand the spatial and temporal distribution of species in biological communities, their predictors of richness, and the processes that determine the structure of communities. This study aimed to determine how environmental and phylogenetic factors influence tadpoles' co-occurrence patterns in riparian pools in an area in the Central Amazonia. The study was developed with database obtained in the Reserva Biológica do Uatumã. An analysis newly proposed by Ulrich *et al.* was conducted to separate the effect of environmental variables and phylogeny in the pattern of co-occurrence of species. The results showed that the characteristics of the ponds influenced the structure of the tadpole community. The clumping pattern was influenced by canopy cover and the by correlation between phylogeny and dissolved oxygen and pond depth. Togetherness pattern was determined by the canopy cover and by the correlation between phylogeny and canopy cover. Checkerboard pattern was influenced only by environment, especially the canopy cover and pond area. The influence of historical and ecological processes differs between species of the same community, depending on their degree of relationships and pattern of co-occurrence. The species with clumping and togetherness pattern suffered significant influence of historical and ecological processes and mutually exclusive species had significant influence of ecological processes by environmental filtering.

## ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO	08
2. OBJETIVOS	14
2.1. Objetivo Geral	14
2.2. Objetivos Específicos	14
3. MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1. Área de Estudo	14
3.2. Delineamento amostral	16
3.3. Relação de parentesco entre as espécies	18
3.4. Atributos morfológicos das espécies	19
3.5. Análise dos dados	20
4. RESULTADOS	22
4.1. Efeito do ambiente na coocorrência das espécies	24
4.2. Efeito da filogenia na coocorrência das espécies	26
4.3. Efeito do ambiente e da filogenia na coocorrência das espécies	26
5. DISCUSSÃO	27
6. CONCLUSÃO	30
7. REFERÊNCIAS	30
8. ANEXOS	41



## 1. INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da ecologia é determinar os processos que influenciam a distribuição, a abundância e a coocorrência de espécies (Weiher & Keddy 1999; Chase 2003; Boschilia *et al.* 2008; Werner *et al.* 2007; Ackerly 2009). Dessa forma, procuram entender os padrões de distribuição espacial e temporal de assembleias, seus preditores de riqueza e os processos que determinam a estrutura das comunidades (regras de montagem; Keddy 1992).

A organização das comunidades por fatores não aleatórios pode ser analisada pelo estudo de regras de montagem, desenvolvido por Diamond (1975), que afirma que a competição interespecífica resulta na estruturação de uma comunidade. Wilson (2004) afirma que as regras de montagem podem levar em consideração apenas a interação entre as espécies, como a competição e o mutualismo. E, desta forma, a coexistência representa o resultado das restrições ecológicas na presença ou abundância das espécies em relação a outras espécies (Wilson & Gitay 1995; Wilson 2004). Porém, Tofts & Silvertown (1999) sugeriram que os fatores ambientais também podem atuar simultaneamente com as interações interespecíficas no processo de montagem das comunidades.

Uma definição mais abrangente sobre os fatores determinantes da organização das comunidades relacionou as regras de montagem ao resultado de processos de restrições ecológicas não aleatórias, estando estas baseadas em interações das espécies ou mediadas por fatores ambientais, ou por ambos os processos (Morin 2011).

Apesar do grande número de estudos envolvendo comunidades biológicas, ainda não existe um consenso sobre quais são os fatores mais importantes na estruturação das comunidades. Atributos específicos poderiam influenciar a relação de cada espécie com outras espécies e com o ambiente (Cavender-Bares *et al.* 2009). Essas ideias foram importantes no desenvolvimento da Teoria do Nicho, a qual afirma que similaridades e diferenças nos requerimentos de habitats e recursos das espécies, assim como o impacto que elas causam no ambiente, são importantes para a compreensão das interações (Cavender-Bares *et al.* 2009). O ambiente impõe restrições ecológicas e evolutivas que criam um “filtro ecológico” em que espécies com requerimentos ecológicos similares são encontradas em ambientes similares, ou seja, o habitat influencia os atributos das espécies e aquelas não adaptadas às condições ambientais locais não serão encontradas em determinado ambiente (Keddy 1992; McGill *et al.* 2006; Baraloto *et al.* 2012). Alternativamente, Hubbell (2001) com a proposição da Teoria Neutra, afirma que diferenças entre espécies não predizem os resultados de competição, as espécies não se especializam para habitats específicos e interações entre espécies e destas com o ambiente não são relevantes, reforçando assim a importância de fatores estocásticos (Cavender-Bares *et al.* 2009). Mas, segundo estudos recentes realizados com anuros adultos e com girinos (Rojas-Ahumada *et al.* 2012; Almeida *et al.* 2015), a composição e riqueza das comunidades podem ser determinadas tanto por fatores determinísticos, relacionados a teoria do nicho, quanto por fatores estocásticos, relacionados a teoria neutra. No entanto, a detecção dos fatores que atuam na ocorrência das espécies depende da escala espacial analisada (Cavender-Bares *et al.* 2009).

Recentemente, houve um maior entendimento da história evolutiva das espécies e suas relações genealógicas (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares 2004; Cavender-Bares *et al.* 2009), o que expandiu a compreensão sobre os processos de formação e de estruturação das comunidades (Losos 1996, 2008). Ao longo de suas histórias evolutivas, as espécies podem ou não manter atributos funcionais de seus ancestrais e, de certo modo, o nicho ecológico das espécies pode ser explicado pelo parentesco entre elas (Harvey & Pagel 1991; Wiens & Graham 2005). O processo de conservação de nicho (Wiens & Graham 2005) pode ser investigado através de possíveis sinais filogenéticos nos atributos morfológicos das espécies, os quais são valores estatísticos não-independentes nos atributos das espécies devido a relação filogenética entre elas (Revell *et al.* 2008). Por outro lado, diferenças no nicho das espécies podem reduzir a sobreposição do nicho por meio de mecanismos estabilizadores (partição de recursos, por exemplo), gerando mais fatores que possibilitam a coexistência de espécies, assim como divergência de nicho (Chesson 2000).

A estrutura filogenética de uma comunidade é o padrão do parentesco de espécies dentro ou entre comunidades (Cavender-Bares *et al.* 2009) e permite também ter uma percepção dos fatores históricos e ecológicos que formam as assembleias de espécies (Webb *et al.* 2002; Cavender-Bares *et al.* 2004). Portanto, a estrutura das comunidades pode ser influenciada por diferentes processos, que resultarão em diferentes padrões de coocorrência de espécies (Andrade *et al.* 2007). Se o processo de filtragem ambiental for o mais importante na comunidade, e os atributos forem conservados, as espécies da

comunidade tenderão serem mais próximas filogeneticamente (Webb *et al.* 2002; Vamosi *et al.* 2009), que pode ter como causa caracteres morfológicos específicos para um determinado tipo de hábitat. Se os atributos não forem conservados, o mesmo resultado pode ser obtido por processos de convergência. Porém, caso a filtragem ambiental ainda seja a mais importante, mas as espécies sofram divergências ao longo de sua evolução, a coexistência de espécies filogeneticamente distantes é favorecida (Webb *et al.* 2002). Ainda assim, se a competição entre espécies for o principal fator na montagem da comunidade e os atributos ancestrais forem conservados, as espécies próximas não coocorrem, devido a uma exclusão filogenética, causada por sobreposição de nicho ou mesmo partição de um nicho similar ou, caso sejam filogeneticamente distantes, podem ter convergido num uso similar do nicho (Webb *et al.* 2002).

Os anuros (Amphibia, Anura) representam grande parte da riqueza de vertebrados em florestas tropicais, sendo a região Neotropical a que apresenta mais alta riqueza (Duellman 1999). A atividade reprodutiva sofre influência principalmente das chuvas, temperatura, umidade e fotoperíodo (Hatano *et al.* 2002; Saenz *et al.* 2006; Van Sluys *et al.* 2006; Santos 2007; Bertoluci & Rodrigues 2002; Conte & Machado 2005; Prado *et al.* 2005). A atividade reprodutiva geralmente está relacionada com a ocorrência de chuvas que formam poças temporárias onde ocorre a deposição dos ovos e desenvolvimento dos girinos (Duellman 1978; Duellman 1999) ou mesmo estimulam a reprodução em poças permanentes. Dessa forma, as comunidades de larvas de anuros (girinos), formadas nos ambientes aquáticos

durante o período chuvoso, constituem um ótimo modelo para o estudo da estrutura de comunidades e dos diferentes processos agindo sobre uma comunidade.

Estudos com comunidades de girinos e suas relações com características ambientais foram realizados em microescala espacial (Doan & Arriaga 2002) ou em apenas uma microbacia de drenagem (Gascon 1991, 1992; Azevedo-Ramos & Magnusson 1999). Hero *et al.* (2001) demonstraram que os girinos utilizam diferentes tipos de corpos d'água, desde córregos e poças marginais aos córregos até poças isoladas na floresta. Nessas escalas, a predação e as características antipredatórias dos girinos das diferentes espécies foram as responsáveis pela estruturação das comunidades, enquanto a diversidade beta foi influenciada pela distribuição heterogênea dos predadores (Hero *et al.* 2001). Em mesoescala espacial as poças isoladas e poças ripárias são habitats distintos para os girinos, e as comunidades encontradas em cada tipo de poça são distintas (Rodrigues *et al.* 2010), demonstrando que a variabilidade espacial e ambiental explicam a riqueza de espécies em comunidades de girinos na Amazônia (Almeida *et al.* 2015). Nessa escala mais ampla, a predação não foi um fator determinante na estruturação das comunidades, sendo os processos relacionados ao nicho, explicados através dos fatores ambientais, os responsáveis pela determinação da riqueza (Almeida *et al.* 2015). Os fatores ambientais mais importantes na estruturação de comunidades de girinos de poças temporárias em mesoescala na Amazônia foram: cobertura do dossel e características das poças, como o número de

poças, largura da área de inundação (baixio) e hidroperíodo (Rodrigues 2006; Pegorini 2013; Almeida *et al.* 2015).

Em um estudo desenvolvido na Mata Atlântica, único levando em consideração fatores ambientais, espaciais e filogenéticos simultaneamente, foram amostrados 13 corpos d'água lênticos e analisada a influência de quatro fatores ambientais sobre a coocorrência de girinos: hidroperíodo, cobertura do dossel, temperatura e pH da água (Jordani 2013). Além dos fatores ambientais, foram analisados os efeitos do parentesco entre espécies sobre os padrões de coocorrência das espécies (Jordani 2013). Os resultados desse estudo demonstraram que a influência de processos evolutivos e ecológicos diferem entre espécies de uma comunidade, dependendo do grau de parentesco e padrões de coocorrência, o que determina a estruturação da comunidade de girinos (Jordani 2013).

Em resumo, os estudos desenvolvidos com comunidades de girinos na Amazônia demonstram que diferentes fatores podem atuar na determinação da composição e riqueza de espécies. Fatores baseados no nicho e processos neutros podem atuar na estrutura da comunidade em diferentes escalas espaciais. No entanto, até o momento, nenhum estudo avaliou os padrões de ocorrência de espécies, usando, ao mesmo tempo, análises que envolvam fatores filogenéticos, ambientais e espaciais na Amazônia.

Com base em estudos sobre os fatores que afetam a comunidade de girinos (Rodrigues 2006; Pegorini 2013; Almeida *et al.* 2015; Both *et al.* 2011), esperamos que as variáveis físico-químicas da água e as características estruturais das poças afetem a coocorrência de girinos, indicando processos

ecológicos como filtros ambientais e competição. Porém, se processos filogenéticos estiverem influenciando as espécies, esperamos a coocorrência de espécies filogeneticamente distantes devido à exclusão competitiva.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo Geral**

Determinar como os fatores ambientais e filogenéticos influenciam os padrões de coocorrência de girinos em poças ripárias em uma área na Amazônia Central.

### **2.2. Objetivos Específicos**

- Determinar se as variáveis ambientais influenciam os padrões de coocorrência de girinos;
- Determinar se os fatores filogenéticos influenciam nos padrões de coocorrência de girinos.
- Determinar se as variáveis ambientais e os fatores filogenéticos, em conjunto, influenciam os padrões de coocorrência de girinos.

## **3. MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1. Área de Estudo**

O presente estudo foi desenvolvido com base em dados obtidos na Reserva Biológica do Uatumã (ReBio Uatumã).

A ReBio Uatumã (Figura 1) possui uma área de 942.786 ha e está localizada cerca de 140 km ao norte de Manaus (0° 50' a 1° 55' S; 58° 50' a 60° 10' W) e abrange parte dos municípios de Presidente Figueiredo, São Sebastião do Uatumã e Urucará, no estado do Amazonas, constituindo a segunda maior Unidade de Conservação brasileira nesta categoria. O relevo é característico de terra-firme, com áreas de baixios, vertentes e platôs. As áreas de baixios possuem solo arenoso, normalmente alagado durante a época de chuvas, podendo ou não incluir um igarapé. As vertentes são áreas intermediárias entre os baixios e platôs, com terrenos mais inclinados; e os platôs são as áreas mais elevadas, com terreno mais plano e solo argiloso (Drucker *et al.*, 2008).

O clima da região é classificado como Am (sistema de Köppen-Geiger) (Peel *et al.* 2007) tropical úmido, com umidade relativa de 75-86% e precipitação anual de 1.750 a 2.500 mm (Baccaro *et al.* 2008). A estação chuvosa ocorre geralmente de novembro a maio, com uma estação seca entre junho e outubro (Marques Filho *et al.* 1981).



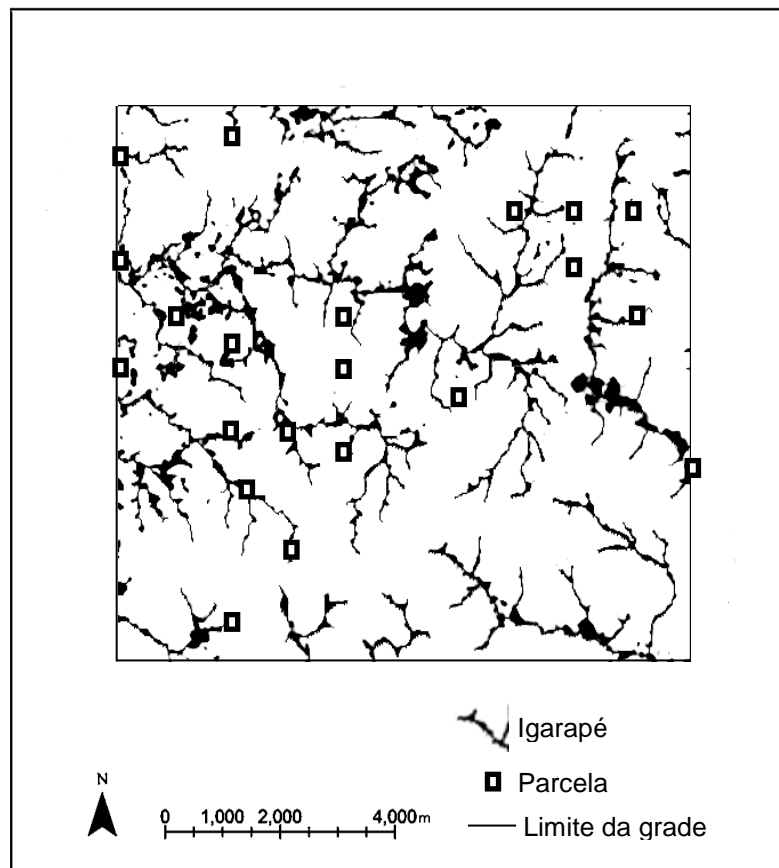
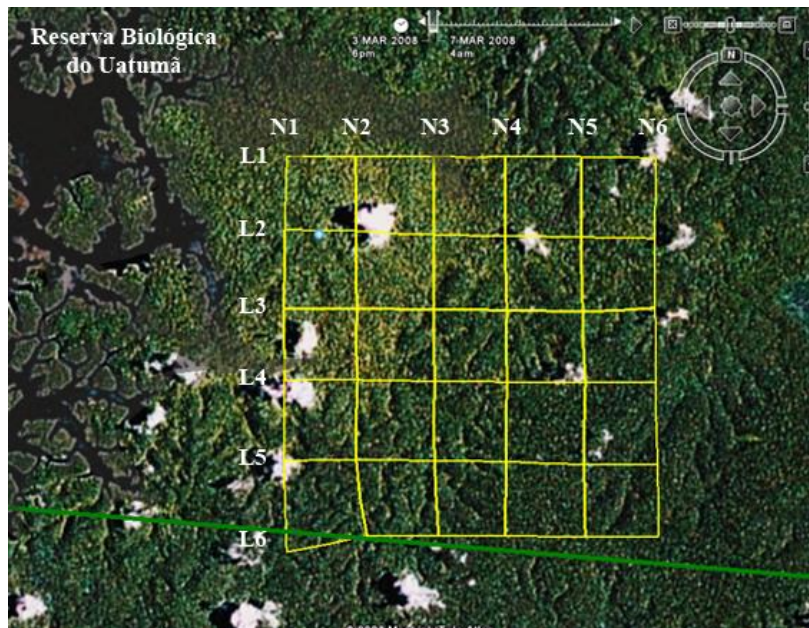


Figura 1. (Acima) Sistema de trilhas (linha amarelas) com 25 km<sup>2</sup> formando uma grade de amostragem do Programa de Pesquisas em Biodiversidade – PPBio, na Reserva Biológica do Uatumã, Amazonas. Fonte: <http://ppbio.inpa.gov.br/>. (Abaixo) Mapa hidrográfico da Reserva Biológica do Uatumã, com a localização das 21 parcelas ripárias (quadrados vazados) distribuídas dentro das trilhas que compõe a grade do PPBio. (Fonte: Fernando Figueiredo, dados não publicados).

### 3.2. Delineamento amostral

Foi realizada uma amostragem diurna durante a estação chuvosa (abril de 2012) em poças temporárias distribuídas em 15 parcelas ripárias. Cada parcela possuía 100 m de comprimento ao longo da margem de igarapés, onde ocorre formação de poças provenientes do período intenso de chuvas, e largura variável, de acordo como o tamanho da área de inundação. A distância mínima entre cada parcela foi de 500 m. Todas as poças encontradas nas parcelas foram amostradas com utilização de peneira de aço inox para a coleta de girino. Toda a extensão de cada poça foi amostrada por duas pessoas, através de varreduras com duração de 30 minutos ou até que a peneira fosse passada por todo o corpo d'água, sendo que, se após 15 minutos nenhum girino fosse coletado, a amostragem foi finalizada (Gascon 1991; Shaffer *et al.* 1994; Rodrigues 2006; Almeida *et al.* 2015). Os girinos coletados foram identificados com o uso da chave de identificação de Hero (1990) para a Amazônia Central e de literatura especializada, e os predadores identificados no táxon mais específico possível.

Foram coletadas oito variáveis de características físicas e químicas das poças. A área da poça foi determinada através da sobreposição de uma rede de nylon com quadrantes de 10 cm entre nós opostos, totalizando 100 cm<sup>2</sup> de área em cada quadrante. O número de quadrantes dentro dos limites da poça foi contado para determinar sua área. As variáveis ambientais que compõem as características físicas dos corpos d'água (profundidade da poça e distância da poça para o igarapé) foram medidas com trena. O número de poças foi determinado através da contagem de corpos d'água lênticos localizados nas

margens dos 100m das parcelas, totalizando 63 poças amostradas na área de estudos. No entanto, do total de poças amostradas, somente 21 possuíam dados suficientes para as análises, como por exemplo, a ocorrência de mais de uma espécie na mesma poça. A cobertura média do dossel (%) foi estimada no centro de cada poça, determinada a partir de análises de imagens fotográficas da vegetação. As fotografias foram tiradas com uma câmera fotográfica Sony Cyber Shot, modelo w130, 8.2 megapixels, padronizando-se a altura em que a fotografia foi tirada com auxílio de um tripé de alumínio entre os horários de 07h00min às 16h00min e, através de editores digitais de imagens, determinada a cobertura do dossel (Mendonça *et al.* 2005). A concentração de oxigênio dissolvido e a temperatura foram medidos com um medidor de oxigênio dissolvido portátil; o potencial hidrogeniônico com um phmetro portátil e a condutividade com um condutímetro portátil (todos os equipamentos da marca AKSO). Todas as variáveis foram amostradas em cinco pontos de cada uma das poças.

### **3.3. Relação de parentesco entre as espécies**

Um cladograma de relação de parentesco para as espécies de anuros da área estudada foi construído no programa Mesquite 3.10 (Maddison & Maddison 2016; Figura 2), seguindo filogenia proposta por Pyron & Wiens (2011). A partir desse cladograma, foi extraída uma matriz de distância filogenética das espécies no software R (R Team Core 2012).

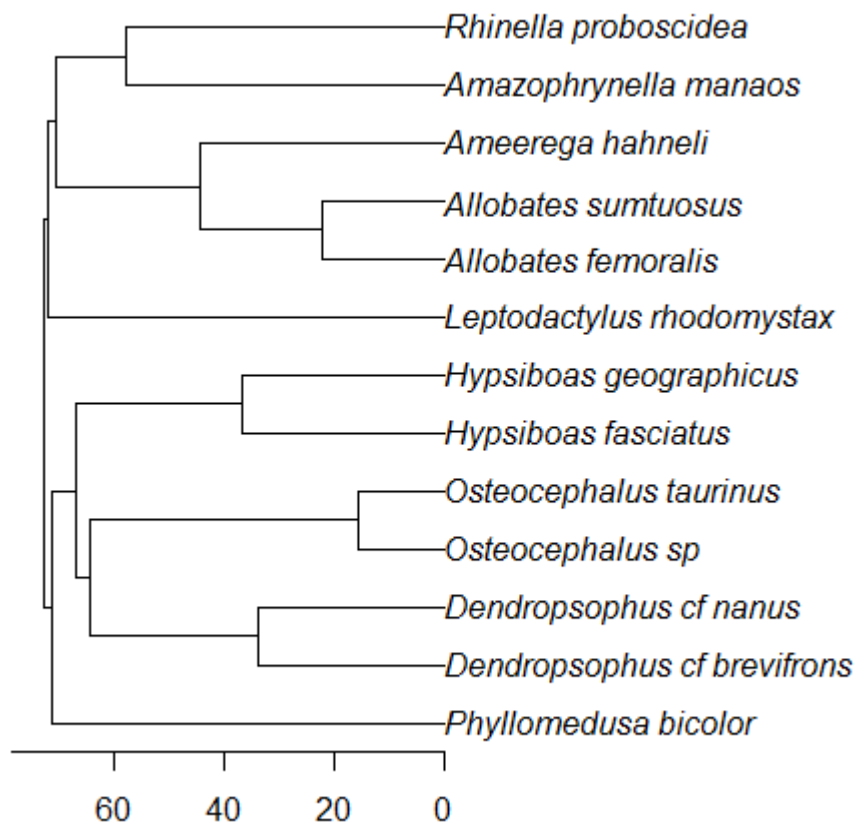


Figura 2. Árvore filogenética hipotética, demonstrando a relação de parentesco entre as espécies de anuros em fase larval registradas na Reserva Biológica do Uatumã, AM, Brasil.

### 3.4. Atributos morfológicos das espécies

Foram selecionados oito atributos funcionais para verificar a existência de sinal filogenético nos caracteres morfológicos dos girinos: índice de compressão corporal, índice de compressão caudal, altura relativa da nadadeira dorsal, altura relativa da nadadeira ventral, comprimento relativo do focinho, diâmetro dos olhos, diâmetro das narinas e largura relativa da musculatura caudal. Foi utilizada a estatística K de Blomberg *et al.* (2003) para atributos contínuos, que permite medir o sinal filogenético entre espécies,

utilizando o pacote *phytools* (Revell 2012), que assume valor zero na ausência de sinal filogenético.

### **3.5. Análise dos Dados**

Foi utilizada uma análise recentemente proposta por Ulrich *et al.* (2012) para separar o efeito das variáveis ambientais e da filogenia no padrão de coocorrência das espécies. Esta análise calcula três métricas de coocorrência de espécies a partir de uma matriz de presença-ausência em submatrizes 2x2: agrupado (clumping), associado (togetherness) e mutuamente excludente (checkerboard).

O padrão de coocorrência agrupado (clumping - C) quantifica pares de espécies que coocorrem em pares de habitats, representando pares de espécies que ocorrem de maneira agregada (Ulrich *et al.* 2012). O padrão associado (togetherness - T) quantifica a coocorrência de pares de espécies em um habitat e sua ausência em outro habitat, o que identifica pares de espécies com exigências de habitat iguais. O padrão de coocorrência de espécies mutuamente excludente (checkerboard - H) quantifica o padrão de exclusão mútua em pares de espécies em pares de habitats e permite identificar processos de dispersão filogenética e de filtragem ambiental, quando pares de espécies coocorrentes são filogeneticamente próximas e ocorrem em locais ambientalmente diferentes.

Para verificar como esses padrões de coocorrência são influenciados pela história evolutiva das espécies e por características do ambiente, foi desenvolvida uma sequência de três análises, conforme a proposta de Ulrich *et*

*al.* (2012). Foram calculadas para cada padrão de coocorrência: as diferenças ambientais entre pares de habitats ( $C\Delta_{amb}$ ,  $T\Delta_{amb}$ ,  $H\Delta_{amb}$ ) e a distância filogenética entre pares de espécies ( $C\Delta_{fil}$ ,  $H\Delta_{fil}$ ,  $T\Delta_{fil}$ ), aplicando o índice de distância Euclidiana média para cada uma das submatrizes de coocorrência. Em seguida, a existência de correlação ( $R$ ) entre as médias de dissimilaridade ambiental e de distância filogenética será avaliada em cada submatriz triangular calculada para cada um dos três padrões de coocorrência de espécies:  $RC\Delta_{amb}\Delta_{fil}$  (clumping),  $RH\Delta_{amb}\Delta_{fil}$  (checkerboard),  $RT\Delta_{amb}\Delta_{fil}$  (togetherness), através do coeficiente de correlação de Pearson, que analisa o parentesco e a influência das variáveis ambientais em cada um dos três padrões de coocorrência.

Seguindo as análises propostas por Ulrich *et al.* (2012), foi aplicado um modelo nulo com linhas fixas e colunas fixas para calcular a significância destas correlações. A significância das correlações em comparação com o modelo nulo também será avaliada pelo teste Z-score (Ulrich *et al.* 2012), no qual efeitos positivos e negativos do ambiente e da filogenia resultam de comparações dos valores (scores) observados com os esperados pelo modelo nulo, de maneira que será possível distinguir quais processos possuem maior atuação na estruturação das comunidades:

1 – Dispersão ambiental: quando os habitats possuem características distintas e com isso exercerão forte influência na coocorrência das espécies, independente do grau de parentesco entre elas (Ulrich 2012).

2 – Filtragem ambiental: quando existem pequenas diferenças nas características ambientais entre os habitats, fazendo com que espécies com

características semelhantes coocorram mais que o esperado ao acaso por possuírem determinados atributos que possibilitem sua sobrevivência (Keddy 1992; Parra 2010).

3 – Dispersão filogenética: quando espécies filogeneticamente distantes coocorrem, indicando possível influência de competição entre as espécies (Ulrich 2012).

4 – Agrupamento filogenético: quando ocorre forte influência da história evolutiva das espécies, fazendo com que espécies próximas coocorram, independente das características do ambiente (Ulrich 2012).

5 – Conservação de nicho: quando espécies filogeneticamente próximas coocorrem em ambientes com características semelhantes e espécies distantes coocorrem em ambientes com características distintas (Ulrich 2012).

6 – Divergência de nicho: quando espécies filogeneticamente distantes coocorrem em ambientes semelhantes e espécies próximas coocorrem em ambientes com características distintas (Ulrich 2012).

A análise foi realizada no software Niche (Ulrich 2012).

#### **4. RESULTADOS**

Foram registrados 1.048 indivíduos pertencentes a 14 espécies distribuídas em seis famílias (Tabela 1). Pelos requisitos do programa utilizado para análise, *Ctenophryne geayi* foi excluída das análises, pois foi encontrada sozinha em uma única poça durante a amostragem.

Quatro dos oito atributos selecionados apresentaram sinal filogenético (Tabela 2), o que indica que espécies próximas possuem caracteres morfológicamente mais similares.

**Tabela 1.** Ocorrência dos girinos de 14 espécies de anuros encontradas em 22 poças ripárias na Reserva Biológica do Uatumã. N = número de indivíduos para cada espécie registrada; Np = número de poças em que a espécie foi registrada.

<b>Espécie</b>	<b>Número de indivíduos</b>	<b>Número de poças</b>
<b>Aromobatidae</b>		
<i>Allobates femoralis</i>	26	1
<i>Allobates sumtuosus</i>	43	8
<b>Bufonidae</b>		
<i>Amazophrynella manaos</i>	6	2
<i>Rhinella proboscidea</i>	2	1
<b>Dendrobatidae</b>		
<i>Ameerega hahneli</i>	101	15
<b>lidae</b>		
<i>Dendropsophus cf. brevifrons</i>	9	5
<i>Dendropsophus cf. nanus</i>	23	10
<i>Hypsiboas fasciatus</i>	80	12
<i>Hypsiboas geographicus</i>	280	1
<i>Osteocephalus sp.</i>	83	1
<i>Osteocephalus taurinus</i>	1	1
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	179	1
<b>Leptodactylidae</b>		
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	91	1
<b>Microhylidae</b>		
<i>Ctenophryne geayi</i>	124	1



**Tabela 2.** Resultado do teste de sinal filogenético para oito atributos morfológicos dos girinos amostrados na Reserva Biológica do Uatumã, Amazonas.

<b>Atributos</b>	<b>Natureza</b>	<b>Valor da Estatística K</b>	<b>Significância</b>
Índice de compressão corporal	Contínuo	1.223	<b>0.015</b>
Índice de compressão caudal	Contínuo	0.670	0.584
Altura relativa da nadadeira dorsal	Contínuo	1.345	<b>0.011</b>
Altura relativa da nadadeira ventral	Contínuo	1.271	<b>0.021</b>
Comprimento relativo do focinho	Contínuo	0.608	0.609
Diâmetro dos olhos	Contínuo	0.633	0.605
Diâmetro das narinas	Contínuo	0.513	0.841
Largura relativa da musculatura caudal	Contínuo	1.261	<b>0.020</b>

#### **4.1. Efeito do ambiente na coocorrência das espécies**

Os resultados das análises estão apresentados por tipos de padrão de coocorrência (agrupado, associado e mutuamente excludente).

O resultado do teste *Z-score* para o padrão de coocorrência agrupado (clumping - C) foi negativo para seis das oito variáveis ambientais analisadas (Tabela 3), indicando que as espécies, para a maioria das variáveis, tenderam a ocorrer em poças com características ambientais semelhantes. Este padrão foi significativo somente para cobertura do dossel ( $Z = -2.070$ ;  $P = 0.03$ ; Tabela 3).

Para o padrão de coocorrência associado (togetherness – T) o resultado foi positivo para cinco variáveis ambientais (Tabela 3), e também foi significativo somente o valor para cobertura do dossel ( $Z = 2.353$ ;  $P = 0.01$ ; Tabela 3).

Para pares de espécies com padrão de coocorrência mutuamente excludente (Checkerboard – H) o resultado foi positivo para seis variáveis ambientais, sendo significativos para cobertura do dossel ( $Z = 3.072$ ;  $P = 0.002$ ; Tabela 3) e área da poça ( $Z = 2.898$ ;  $P = 0.003$ ; Tabela 3).

**Tabela 3.** Resultados do Z-score para os três padrões de coocorrência de girinos em poças na Reserva Biológica do Uatumã, Amazonas. Em negrito, valores significativos ( $P < 0,05$ ). Abreviações:  $\Delta_{amb}$  = distância ambiental;  $R\Delta_{amb}\Delta_{fil}$  = correlação entre filogenia e variáveis ambientais;  $\Delta_{fil}$  = distância filogenética. C = clumping; T = togetherness; H = checkerboard.

Padrão de coocorrência		Variáveis							
		Distância ao igarapé	Temperatura	Oxigênio dissolvido	pH	Condutividade	Cobertura do dossel	Área	Profundidade
<b>Agrupado</b>	C $\Delta_{amb}$	1.241	0.202	-0.556	-1.321	-0.647	<b>-2.070</b>	-1.910	-0.621
	RC $\Delta_{amb}\Delta_{fil}$	0.848	-0.396	<b>2.843</b>	0.180	0.560	-0.796	-1.835	<b>-2.173</b>
	C $\Delta_{fil}$	-0.100	-0.321	-0.264	-0.176	-0.273	-0.222	0.048	-0.028
<b>Mutuamente Excludente</b>	H $\Delta_{amb}$	-1.243	0.819	-1.166	0.723	0.561	<b>3.072</b>	<b>2.898</b>	1.097
	RH $\Delta_{amb}\Delta_{fil}$	0.354	-1.783	-0.651	-0.669	-1.081	0.528	0.366	-0.241
	H $\Delta_{fil}$	0.357	0.370	0.304	0.203	0.219	0.263	0.132	0.172
<b>Associado</b>	T $\Delta_{amb}$	0.975	0.548	-1.862	-0.743	-0.235	<b>2.353</b>	1.255	0.055
	RT $\Delta_{amb}\Delta_{fil}$	0.766	-0.069	0.176	0.332	-1.819	<b>2.105</b>	-1.796	-1.306
	T $\Delta_{fil}$	-1.488	1.427	-1.421	-1.155	-1.256	-1.392	-1.166	-1.039

#### **4.2. Efeito da filogenia na coocorrência das espécies**

Os resultados do teste *Z-score* para relação filogenética não apresentaram valores significativos para nenhum dos padrões de coocorrência (Tabela 3). Os padrões de coocorrência agrupado e associado apresentaram valores negativos para a maioria das variáveis, indicando que as espécies que coocorreram são filogeneticamente próximas. Para os pares de espécies com padrão de coocorrência mutuamente excludente o teste apresentou valores positivos, o que indica que os pares de espécies que se excluem são filogeneticamente distantes.

#### **4.3. Efeito do ambiente e da filogenia na coocorrência das espécies**

O resultado do *Z-score* para as correlações entre filogenia e as variáveis ambientais diferiu para os pares de espécies com padrão de coocorrência agrupado. Apresentou valores positivos para quatro das oito correlações, sendo a correlação com oxigênio dissolvido a única significativamente positiva ( $Z = 2.843$ ;  $P = 0.004$ ; Tabela 3). Por outro lado, a correlação com a profundidade da poça foi significativamente negativa ( $Z = -2.173$ ;  $P = 0.02$ ; Tabela 3).

Para pares de espécies com padrão de coocorrência associado, as correlações diferiram, porém nenhuma das quatro correlações negativas foi significativa. Já a correlação entre a filogenia e a cobertura do dossel foi significativamente positiva ( $Z = 2.105$ ;  $P = 0.03$ ; Tabela 3).

Para os pares de espécies com padrão mutuamente excludente, cinco das oito correlações foram negativas, porém, não significativas, o que sugere

que espécies filogeneticamente distantes coocorrem em ambientes semelhantes e espécies próximas coocorrem em ambientes com características distintas. As outras três correlações tiveram valores positivos não significativos.

## 5. DISCUSSÃO

A cobertura do dossel, oxigênio dissolvido, área e profundidade da poça foram relacionados com os diferentes padrões de coocorrência de girinos em poças ripárias na área estudada, sugerindo a presença de filtros ambientais na determinação da composição de espécies nas poças, selecionando somente espécies de girinos com atributos adequados para sobreviver nessas poças.

A cobertura do dossel influenciou os padrões de coocorrência agrupado e associado permitindo interpretar que pares de espécies que coocorreram estão distribuídas em habitats com diferentes coberturas do dossel. Por outro lado, pares de espécies mutuamente excludentes estão distribuídos em poças com diferentes porcentagens de cobertura do dossel e área. A cobertura do dossel afeta fortemente a distribuição de anfíbios (Skelly *et al.* 1999; Werner *et al.* 2007), pois altera a disponibilidade de luz e a quantidade de folhiço nas poças (Stoler & Relyea 2010) e, conseqüentemente, a produção primária e decomposição. Poças com dossel fechado possuem menor produtividade afetando o desenvolvimento dos girinos (Skelly *et al.* 2002; Schiesari 2006). Além disso, a cobertura do dossel influencia outras variáveis físico-químicas da água, como oxigênio dissolvido, temperatura e condutividade (Werner &

Glennenmeier 1999; Stoler & Relyea 2010). Estes fatores atuam modulando a sobrevivência dos girinos, o desenvolvimento e o tempo de metamorfose (Ultsch *et al.* 1999). Segundo Peltzer & Lajmanovich (2004) a área da poça exerce influência na riqueza e composição de espécies, pois, conforme a área das poças diminui, a riqueza de espécies encontradas nelas diminui também. Pearman (1993) demonstrou que espécies de girinos respondem de forma diferente ao tamanho do habitat, provavelmente devido a diferenças das espécies em relação ao uso de recursos da área (Dickman 1968; Seale & Wassersug 1979). Diferenças estruturais da paisagem como a abertura do dossel e as características das poças como área e hidroperíodo também influenciam a distribuição das assembleias de peixes em poças temporárias nas margens dos córregos na Amazônia central (Pazin *et al.* 2006). Poças maiores podem armazenar água por maiores períodos de tempo e suportam maior número de espécies (D. J. Rodrigues, dados não publicados), o que pode estar relacionado com efeito de espécie-área (Pazin *et al.* 2006).

A ausência de efeitos filogenéticos para pares de espécies com padrões de coocorrência associado e agrupado indica que espécies filogeneticamente mais próximas estão distribuídas em poças com características semelhantes. Portanto, as espécies sofrem conservação de nicho, ou seja, espécies filogeneticamente próximas são ecologicamente mais similares do que esperado ao acaso, devido a processos que restringem a divergência de nicho entre espécies próximas (Harvey & Pagel 1991; Wiens & Graham 2005), o que pode ser consequência de traços morfológicos, mantidos ao longo da evolução, entre as espécies (Wiens & Graham 2005). Por outro lado, quando a

competição é uma força dominante na estruturação das comunidades, espécies próximas filogeneticamente, por serem semelhantes, tendem a competir mais entre si, eliminando as espécies competitivamente inferiores (exclusão competitiva) e, dessa forma, espécies que coocorrem de maneira agrupada tenderão a ser filogeneticamente distantes (Webb *et al.* 2002). No entanto, nossos resultados contrariam essa possibilidade, pois encontramos pares de espécies filogeneticamente mais próximas ocorrendo nos mesmos ambientes.

Considerando a filogenia e o ambiente conjuntamente, o padrão agrupado foi influenciado pelas variáveis oxigênio dissolvido e profundidade da poça, sugerindo que espécies que ocorreram de maneira agrupada são filogeneticamente próximas e tenderam a ocorrer em poças com diferentes profundidades e concentrações de oxigênio dissolvido. Esse fato indica que essas espécies podem apresentar maior plasticidade na ocupação de poças com características morfológicas e físico-químicas da água com diferentes gradientes. A concentração de oxigênio em habitats aquáticos afeta a distribuição e abundância de larvas de anfíbios (Smith 1997), pois estes são mais suscetíveis aos efeitos do oxigênio devido a dependência da difusão para obter o oxigênio necessário para respiração (Burggren & Just 1992), o que em baixa concentração afeta negativamente a taxa de sobrevivência e crescimento dos girinos (Schiesari 2006).

Em resumo, a influência dos processos históricos e ecológicos difere entre as espécies de uma mesma comunidade, dependendo do seu grau de parentesco e padrão de coocorrência. As espécies com padrão de

coocorrência agrupada e associada sofreram a influência significativa de processos históricos e ecológicos e as de padrão mutuamente excludente sofreram influência significativa de processos ecológicos por filtragem ambiental.

## 6. CONCLUSÃO

Processos históricos e ecológicos determinam os diferentes padrões de coocorrência de girinos em poças temporárias em floresta de terra firme na Amazônia Central. Espécies filogeneticamente próximas coocorreram de forma agrupada e associada enquanto espécies filogeneticamente distantes coocorreram de forma mutuamente excludente e sofreram influência significativa somente de processos ecológicos.

## 7. REFERÊNCIAS

- Ackerly, D. D. 2009. Evolution, origin and age lineages in the californian and mediterranean floras. *Journal of Biogeography*, 36: 1221 – 1233.
- Almeida, A. P.; Rodrigues, D. J.; Garey, M. V.; Menin, M. 2015. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche-based and neutral processes. *Hydrobiologia*, 745: 123 – 135.
- Andrade, G. V.; Eterovick, P. C.; Rossa-Feres, D. C.; Schiesari, L. 2007. Estudos sobre girinos no Brasil: histórico, conhecimento atual e



- perspectivas. Em: Nascimento, L. B. & Oliveira, E. (Orgs.) *Herpetologia no Brasil II*. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, p. 127 – 146.
- Azevedo-Ramos, C.; Magnusson, W. E. 1999. Tropical tadpole vulnerability to predation: association between laboratory results and prey distribution in an Amazonian savanna. *Copeia*, (1): 58 – 67.
- Azevedo-Ramos, C.; Magnusson, W. E.; Bayliss, P. 1999. Predation as key structuring tadpoles assemblages in Savanna Area in Central Amazonia. *Copeia*: 22 – 33.
- Baccaro, F. B.; Drucker, D. P.; Vale, J. do; Oliveira, M. L. de; Magalhães, C.; Lepsch-Cunha, N.; Magnusson, W. E. 2008. A Reserva Ducke. Em: *Reserva Ducke: A biodiversidade amazônica através de uma grade*. Oliveira, M. L. de; Baccaro, F. B.; Braga-Neto, R.; Magnusson, W.E. Áttema Design Editorial. p. 11 – 20.
- Baraloto, C.; Hardy, O. J.; Paine†, C. E. T.; Dexter, K. G.; Cruaud,.; Dunning, L. T.; Gonzalez, M. A.; Molino, J. F.; Sabatier, D.; Savolainen, V.; Chave, J. 2012. Integrating functional traits and molecular phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology*, 100: 690 – 701.
- Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L. 2007. *Ecologia de indivíduos a ecossistemas*. 4ª Edição. Artmed Editora S/A. Porto Alegre.
- Bertoluci, J., Rodrigues, M. T. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of atlantic rainforest anurans at Boracéia, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 161 – 167.

- Blomberg, S. P.; Garland, T. Jr.; Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *International Journal of Organic Evolution*, 57(4): 717 – 745.
- Boschilia, S. M.; Oliveira, E. F.; Thomaz, S. M. 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia*, 156: 203 – 214.
- Both, C.; Cechin, S. Z.; Melo, A.S.; Hartz, S. M. 2011. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grassland?. *Austral Ecology*, 36: 530 – 536.
- Burggren, W. W.; Just, J. J. 1992. Developmental changes in physiological systems. In: Feder, M. E. and Burggren, W. W. (Eds.). *Environmental physiology of the amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, p. 467 – 530.
- Cavender-Bares, J.; Ackerly, D. D.; Baum, D.; Bazzaz, F. 2004. Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *American Naturalist*, 163: 823 – 843.
- Cavender-Bares, J.; Kozak, K. H.; Fine, P. V. A.; Kembel, S. W. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12: 693 – 715.
- Chase, J. M. 2003. Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*, 136: 489 – 498.

- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Reviews Ecology, Evolutions and Systematics*, 31: 343 – 366.
- Conte, C. E.; Machado, R. A. 2005. Riqueza de espécies e distribuição espacial e temporal em comunidade de anuros (Amphibia, Anura) em uma localidade de Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 940 – 948.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M. L.; Diamond, J. (Eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, p. 342 – 444.
- Dickman, M. 1968. The effect of grazing by tadpoles on the structure of a periphyton community. *Ecology*, 49: 1188 – 1190.
- Doan, T. M.; Arriaga, W. A. 2002. Microgeographic variation in species composition of the herpetofaunal communities of Tambopata region, Peru. *Biotropica*, 34(1): 101 – 117.
- Drucker, D. P., Costa, F. R. C.; Magnusson, W. E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 65 – 74.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publication of the University of Kansas Museum of Natural History*, 65: 1 – 352.
- Duellman, W. E. 1999. Global distribution of amphibians: Patterns, conservation, and future challenges. In: W. E. Duellman (Ed.). *Patterns of*

- distribution of amphibians: A global perspective*. The John Hopkins University Press, Baltimore & London, p. 1 – 30.
- Gascon, C. 1991. Population and community-level analysis of species occurrences of central Amazonian rainforest tadpoles. *Ecology*, 72(5): 1731 – 1746.
- Harvey, P. H.; Pagel, M. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Hatano, F. H.; Rocha, C. F. D.; Van Sluys, M. 2002. Environmental factors affecting calling activity of a tropical diurnal frog (*Hylodes phyllodes*: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, 36: 314 – 318.
- Hero, J. M. 1990. An illustrated key to tadpoles occurring in the Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. *Amazoniana*, 11: 201 – 262.
- Hero, J. M., Magnusson, W. E., Rocha, C. F. D.; Catterall, C. P. 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in the central Amazon rain forest. *Biotropica*, 33(1): 131 – 141.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Jordani, M. X. (2013). Processos ecológicos e filogenéticos na estruturação de comunidades de girinos. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, São José do Rio Preto, São Paulo, Brasil.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157 – 164.

- Losos, J. B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, 77: 1344 – 1354.
- Losos, J. B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11: 995 – 1007.
- Maddison, W. P.; Maddison, D. R. 2016. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10 <http://mesquiteproject.org>
- Marques Filho, A. O.; Ribeiro, M. N. G; Santos, H. M.; Santos, J. M. 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke – Manaus – AM. IV. Precipitação. *Acta Amazonica*, 11: 759 – 768.
- McGill, B. J.; Enquist, B. J.; Weiher, E.; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4): 178 – 185.
- Mendonça, F. P.; Magnusson, W. E.; Zuanon, J. 2005. Relationships Between Habitat Characteristics and Fish Assemblages in Small Streams of Central Amazonia. *Copeia*, 2005(4): 750 – 763.
- Morin, P. J., 2011. Community Ecology. New Jersey: Wiley-Blackwell. 407 p.
- Parra, J. L.; McGuire, J. A.; Graham, C. H. 2010. Incorporating clade identity in analyses of phylogenetic community structure: an example with hummingbirds. *The American Naturalist*, 176(5): 573 – 587.

- Pazin, V. F. V.; Magnusson, W. E.; Zuanon, J.; Mendonça, P. 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to 'terra-firme' streams in Central Amazonia. *Freshwater Biology*, 51: 1025 – 1037.
- Peel, M. C.; Finlayson, B. L.; McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*, 4: 439 – 473.
- Peltzer, P. M.; Lajmanovich, R. C. 2004. Anuran tadpole assemblage in riparian areas of middle Parana River, Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1833 – 1842.
- Revell, L. J.; Harmon, L. J.; Collar, D. C. 2008. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology*, 57(4): 591 – 601.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: a R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 217 – 223.
- Pearman, P. B. 1993. Effects of habitat size on tadpole populations. *Ecology*, 73: 1982 – 1991.
- Pegorini; R. J. (2013). Influência de fatores bióticos e abióticos na distribuição espacial e temporal de girinos em poças temporárias na Reserva Biológica Uatumã - Amazônia Central. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas, Brasil.
- Prado C. P. A.; Uetanabaro M.; Haddad C. F. B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a

seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 26: 211 – 221.

Pyron, R. A.; Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia with over 2.800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6: 543 – 583.

Rodrigues, D. J. (2006). Influência de fatores bióticos e abióticos na distribuição temporal e espacial das comunidades de girinos em poças temporárias em 64 km<sup>2</sup> de floresta de Terra firme na Amazônia Central. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Amazonas. 100 p.

Rodrigues, D. J.; Lima, A. P.; Magnusson, W. E.; Costa, F. R. C. 2010. Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazonia. *Herpetologica*, 66(2): 124 – 130.

Rojas-Ahumada, D. P.; Landeiro, V. L.; Menin, M. 2012. Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecology*, 37: 865 – 873.

R Development Core Team, 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna [available on internet at <http://www.Rproject.org>].

Saenz, D.; Fitzgerald, L. A.; Baum, K. A.; Conner, R. N. 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: The importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs*, 20: 64 – 82.

- Santos, T. G.; Rossa-Feres, D. C.; Casatti, L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca do sudeste do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 97(1): 37 – 49.
- Schiesari, L. 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. *Freshwater Biology*, 51: 412 – 423.
- Seale, D. B. & Wassersug, R. J. 1979. Suspension feeding dynamics of anuran larvae related to their functional morphology. *Oecologia*, 39: 259 – 272.
- Shaffer, B. H.; Alford, R. A.; Woodward, B. D.; Richards, S. F.; Altig, R. G.; Gascon, C. 1994. Quantitative sampling of amphibian larvae. In: Heyer, W. R.; Donnelly, M. A.; Mcdiarmid, R.; Hayek, L. C.; Foster, M. S. (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC., p. 130 – 142.
- Skelly, D. K.; Werner, E. E.; Cortwright, S. A. 1999. Longterm distributional dynamics of a Michigan amphibian assemblage. *Ecology*, 80: 2326 – 2337.
- Skelly, D. K., Freidenburg, L. K.; Kiesecker, J. M. 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. *Ecology*, 83(4): 983 – 992.
- Smith, G. R. 1997. The effect of aeration on amphibian larval growth: an experiment with bullfrog tadpoles. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies*, 24: 63 – 66.
- Stoler, A. B.; Relyea, R. A. 2010. Living in the litter: the influence of tree leaf litter on wetland communities. *Oikos*, 120: 862 – 872.



- Toft, R.; Silvertown, J., 1999. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267: 363 – 369.
- Ulrich, W. 2012. Niche – a FORTRAN program for metacommunity analysis. V. 1.0. Disponível em:  
<http://www.home.umk.pl/~ulrichw/?Research:Software:Niche>
- Ulrich, W.; Piwczynski, M.; Maestre, F. T.; Gotelli, N. J. 2012. Null model tests for niche conservatism, phylogenetic assortment and habitat filtering. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 930 – 939.
- Ultsch, G. R.; Bradford, D. F.; Freda, J. 1999. Physiology: coping with the environment. In: McDiarmid, R. W. & R. Altig (eds), *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. Chicago University Press, Chicago, p. 189 – 214.
- Urban, M. C. 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. *Ecology*, 85: 2971 – 2978.
- Vamosi, S. M.; Heard, S. B.; Vamosi, J. C.; Webb, C.O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, 18: 572 – 592.
- Van Sluys, M.; Rico, M.; Rocha, C. F. D. 2006. Seasonal and hourly patterns of reproductive activity in *Scinax trapicheiroi* (Anura, Hylidae), Rio de Janeiro State, southeastern Brazil. *Herpetological Journal*, 16:15 – 20.

- Webb, C. O.; Ackerly, D. D.; McPeck, M. A.; Donoghue, M. J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews Ecology, Evolutions and Systematics*, 33: 475 – 505.
- Weiher E., Keddy P. 1999. Assembly rules as general constraints on community compositions. In: Weiher E., Keddy P. (Eds.). *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 251 – 271.
- Werner, E. E.; Glennemeier, K. S. 1999. Influence of forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. *Copeia*: 1 – 12.
- Werner, E. E.; Yorewicz, K. L.; Skelly, D. K.; Relyea, R. A. 2007. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. *Oikos*, 116: 1713 – 1725.
- Wiens, J. J.; Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Reviews Ecology, Evolutions and Systematics*, 36: 519 – 539.
- Wilson, J. B., 2004. Assembly rules in plant communities. In: *Ecological Assembly Rules – Perspectives, advances, retreats*. Weiher, E.; Keddy, P., (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p. 130 – 164.
- Wilson, J. B., Gitay, H., 1995. Limitations to species coexistence: evidence for competition from field observations, using a patch model. *Journal of Vegetation Science*, 6: 369 – 376.

## 8. ANEXOS

**Anexo 1.** Ocorrência dos girinos de 14 espécies de anuros encontradas em 22 poças de ripárias na Reserva Biológica do Uatumã, Amazonas.

Espécie	UA1.1	UA1.2	UA1.4	UA1.5	UA1.6	UA1.7	UA2.4	UA3.1	UA4.1	UA6.6	UA7.3	UA8.1	UA8.2	UA8.3
<b>Aromobatidae</b>														
<i>Allobates femoralis</i>	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Allobates sumtuosus</i>	-	5	-	-	-	-	-	-	11	-	4	-	12	-
<b>Bufonidae</b>														
<i>Amazophrynella manaos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhinella proboscidea</i>	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
<b>Dendrobatidae</b>														
<i>Ameerega hahneli</i>	1	1	5	3	13	3	1	1	-	1	1	-	3	3
<b>Hylidae</b>														
<i>Dendropsophus cf. brevifrons</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	4	2	-
<i>Dendropsophus cf. nanus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	5	1	-	4	1	2
<i>Hypsiboas fasciatus</i>	-	4	1	2	3	14	29	-	-	-	-	-	3	10
<i>Hypsiboas geographicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Osteocephalus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Osteocephalus taurinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Leptodactylidae</b>														
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	91	-
<b>Microhylidae</b>														
<i>Ctenophryne geayi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

(Continuação Anexo 1)

Espécie	UA8.4	UA9.1	UA9.3	UA10.1	UA11.4	UA11.6	UA14.6	UA15.1	N	Np
<b>Aromobatidae</b>										
<i>Allobates femoralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	26	1
<i>Allobates sumtuosus</i>	-	3	-	-	1	1	-	6	43	8
<b>Bufoidea</b>										
<b>Bufonidae</b>										
<i>Amazophrynella manaos</i>	1	-	-	-	-	-	5	-	6	2
<i>Rhinella proboscidea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1
<b>Dendrobatidae</b>										
<i>Ameerega hahneli</i>	1	-	-	-	6	4	-	-	101	15
<b>Hylidae</b>										
<i>Dendropsophus cf. brevifrons</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	9	5
<i>Dendropsophus cf. nanus</i>	1	2	-	-	-	-	5	1	23	10
<i>Hypsiboas fasciatus</i>	8	1	-	-	2	3	-	-	80	12
<i>Hypsiboas geographicus</i>	-	-	-	280	-	-	-	-	280	1
<i>Osteocephalus sp.</i>	83	-	-	-	-	-	-	-	83	1
<i>Osteocephalus taurinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	-	-	-	179	-	-	-	-	179	1
<b>Leptodactylidae</b>										
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1
<b>Microhylidae</b>										
<i>Ctenophryne geayi</i>	-	-	124	-	-	-	-	-	124	1

**Anexo 2.** Interpretação biológica dos resultados do Z-score para os padrões de coocorrência dos girinos (agrupado, associado e mutuamente excludente) e as variáveis ambientais na Reserva Biológica do Uatumã, Amazonas.

Padrão de coocorrência	Variáveis				
	Distância ao igarapé	Temperatura	Oxigênio dissolvido	pH	
<b>Agrupado</b>	C $\Delta$ amb	Dispersão ambiental	Dispersão ambiental	Filtragem ambiental	Filtragem ambiental
	RC $\Delta$ amb $\Delta$ fil	Conservação de nicho	Divergência de nicho	<b>Conservação de nicho</b>	Conservação de nicho
	C $\Delta$ fil	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético
<b>Mutuamente Excludente</b>	H $\Delta$ amb	Dispersão ambiental	Filtragem ambiental	Dispersão ambiental	Filtragem ambiental
	RH $\Delta$ amb $\Delta$ fil	Divergência de nicho	Conservação de nicho	Conservação de nicho	Conservação de nicho
	H $\Delta$ fil	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético
<b>Associado</b>	T $\Delta$ amb	Dispersão ambiental	Dispersão ambiental	Filtragem ambiental	Filtragem ambiental
	RT $\Delta$ amb $\Delta$ fil	Conservação de nicho	Divergência de nicho	Conservação de nicho	Conservação de nicho
	T $\Delta$ fil	Agrupamento filogenético	Dispersão filogenética	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético

(Continuação Anexo 2)

Padrão de coocorrência		Variáveis			
		Condutividade	Cobertura do dossel	Área	Profundidade
<b>Agrupado</b>	C $\Delta$ amb	Filtragem ambiental	<b>Filtragem ambiental</b>	Filtragem ambiental	Filtragem ambiental
	RC $\Delta$ amb $\Delta$ fil	Conservação de nicho	Divergência de nicho	Divergência de nicho	<b>Divergência de nicho</b>
	C $\Delta$ fil	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Dispersão filogenética	Agrupamento filogenético
<b>Mutuamente Excludente</b>	H $\Delta$ amb	Filtragem ambiental	<b>Filtragem ambiental</b>	<b>Filtragem ambiental</b>	Filtragem ambiental
	RH $\Delta$ amb $\Delta$ fil	Conservação de nicho	Divergência de nicho	Divergência de nicho	Conservação de nicho
	H $\Delta$ fil	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético
<b>Associado</b>	T $\Delta$ amb	Filtragem ambiental	<b>Dispersão ambiental</b>	Dispersão ambiental	Dispersão ambiental
	RT $\Delta$ amb $\Delta$ fil	Divergência de nicho	<b>Conservação de nicho</b>	Divergência de nicho	Divergência de nicho
	T $\Delta$ fil	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético	Agrupamento filogenético

**Anexo 3.** Variáveis físicas e químicas e características estruturais de 21 poças ripárias amostradas na Reserva Biológica do Uatumã

	Ponto	Latitude	Longitude	Distância	Temperatura	Oxigênio dissolvido	pH	Condutividade	Cobertura do dossel	Área	Profundidade
<b>UA1_1</b>	LO3_3500	-1.799056	-59.271313	9.5	24.5	2.7	5.12	149.7	18.99	80	4.5
<b>UA1_2</b>	LO3_3500	-1.799056	-59.271313	8.12	24.7	0.6	5.9	100.9	21.38	485	3
<b>UA1_4</b>	LO3_3500	-1.799056	-59.271313	12.4	25	0.7	6.77	42.5	17.27	1979	6.5
<b>UA1_5</b>	LO3_3500	-1.799056	-59.271313	4.68	25	0.06	6.35	40.4	17.92	179	9.4
<b>UA1_6</b>	LO3_3500	-1.799056	-59.271313	7.64	25.1	0.7	5.65	23.8	21.38	434	11
<b>UA1_7</b>	LO3_3500	-1.799056	-59.271313	6.2	25.5	0.7	6.76	30.2	21.18	64	5.4
<b>UA2_4</b>	LO3_2000	-1.798611	-59.256889	2.24	24.5	0	6.46	29.8	15.14	565	8.5
<b>UA3_1</b>	LO2_4500	-1.789139	-59.235139	20.2	24.8	4.5	5.02	23	16.99	4842	8.5
<b>UA4_1</b>	LO2_4000	-1.789583	-59.240500	5.21	25	3.2	5.01	16.7	17.33	5950	25
<b>UA6_6</b>	NS2_2300	-1.800278	-59.265667	6.2	25.4	0.7	5.21	23.3	15.91	1325	8.6
<b>UA7_3</b>	NS2_3500	-1.808944	-59,265472	10.3	24.9	3.2	5.87	16.39	16.93	470	2.4
<b>UA8_1</b>	NS2_3000	-1.807472	-59.265417	12.19	24.4	2.8	5.34	15.52	24.68	2566	8
<b>UA8_2</b>	NS2_3000	-1.807472	-59.265417	14.29	24.5	3.4	6.29	18.15	22.48	635	6
<b>UA8_3</b>	NS2_3000	-1.807472	-59.265417	16.15	24.4	2.9	5.93	17.43	21.59	717	10
<b>UA8_4</b>	NS2_3000	-1.807472	-59.265417	4.14	24.4	3.1	5.69	17.6	21.27	3038	4.5
<b>UA9_1</b>	LO4_1500	-1.807139	-59.259917	16.85	25.6	3.1	5.27	18.45	18.2	1598	10
<b>UA10_1</b>	NS3_3200	-1.810000	-59.255556	4.22	24.1	3.2	6.7	15.7	20.28	3002	10.5
<b>UA11_4</b>	NS3_2500	-1.802056	-59.255972	12.25	25.3	3.4	6.57	27.8	22.56	72	2.5
<b>UA11_6</b>	NS3_2500	-1.802056	-59.255972	4.42	25.6	3.3	5.94	28.5	22.68	106	5.5
<b>UA14_6</b>	LO4_4500	-1.797361	-59,234194	10.75	24.8	3	5.6	12.38	13.48	1081	12.3
<b>UA15_1</b>	NS5_1500	-1.792889	-59,238639	12.35	25.6	3.3	6.89	13.55	11.86	746	7.7

**Anexo 4.** Caracterização morfológica das espécies de girinos registradas nas poças amostradas da Reserva Biológica do Uatumã. ICCo = índice de compressão corporal; ICCa = índice de compressão caudal; AND = altura relativa da nadadeira dorsal; ANV = altura relativa da nadadeira ventral; CFO = comprimento relativo do focinho; DO = diâmetro dos olhos; DN = diâmetro das narinas; LRM = largura relativa da musculatura caudal.

<b>Indivíduos</b>	<b>ICCo</b>	<b>ICCa</b>	<b>AND</b>	<b>ANV</b>	<b>CFO</b>	<b>DO</b>	<b>DN</b>	<b>LRM</b>
<i>Allobates femoralis</i>	0.69	1.11	0.29	0.29	0.34	0.19	0.01	0.36
<i>Allobates sumtuosus</i>	0.68	1.19	0.37	0.25	0.21	0.13	0.02	0.32
<i>Amazophrynella manaos</i>	0.90	1.22	0.22	0.26	0.19	0.12	0.07	0.27
<i>Ameerega hahneli</i>	0.85	1.17	0.20	0.21	0.47	0.37	0.06	0.46
<i>Dendropsophus cf. brevifrons</i>	0.87	1.34	0.30	0.24	0.57	0.35	0.10	0.37
<i>Dendropsophus cf. nanus</i>	1.01	1.18	0.44	0.17	0.39	0.15	0.03	0.54
<i>Hypsiboas fasciatus</i>	0.83	1.25	1.06	0.64	0.61	0.29	0.10	0.96
<i>Hypsiboas geographicus</i>	0.90	1.10	0.95	0.82	0.48	0.22	0.06	0.86
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	0.89	1.13	0.74	0.83	0.52	0.19	0.06	1.11
<i>Osteocephalus sp.</i>	0.86	0.90	0.34	0.30	0.28	0.12	0.01	0.42
<i>Osteocephalus taurinus</i>	0.84	1.17	0.32	0.27	0.62	0.25	0.08	0.35
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	1.07	1.50	0.31	0.99	0.60	0.31	0.05	0.91
<i>Rhinella proboscídea</i>	0.90	1.27	0.32	0.26	0.24	0.10	0.05	0.27