

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RENATTHO NITZ OLIVEIRA

**INVESTIGANDO OS EFEITOS DAS VARIÁVEIS CLIMÁTICAS SOBRE A
DIVERSIDADE DE MODOS REPRODUTIVOS EM ANUROS**

CURITIBA
2013

RENATTHO NITZ OLIVEIRA

**INVESTIGANDO OS EFEITOS DAS VARIÁVEIS CLIMÁTICAS SOBRE A
DIVERSIDADE DE MODOS REPRODUTIVOS EM ANUROS**

Monografia apresentada à disciplina de estágio supervisionado em Biologia I e II, setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para à obtenção do grau de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura

CURITIBA
2013

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais pelo apoio em todos os momentos e também aos demais familiares.

Aos amigos que fiz durante a graduação e que também foram importantes para que eu chegasse até aqui.

A todos os professores que contribuíram muito para o meu aprendizado durante o curso. Em especial ao Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura (“Free”). Por ter aceitado me orientar e por toda a paciência durante o desenvolvimento desse trabalho.

A todos os colegas do laboratório de Dinâmicas Ecológicas pelo apoio, pela ajuda e pelas discussões científicas e não científicas na hora do café. Em especial a Taís (Tata) e a Fernanda (Fer) pela ajuda com o ArcGis.

E aos membros da Banca Prof. Dr. Márcio Roberto Pie e Viviane Deslandes pela participação na banca. Em especial a Vivi pela ajuda com o SAM.

RESUMO

As características fisiológicas que os anuros possuem os tornam fortemente dependentes de ambientes úmidos para a sua sobrevivência, em especial, para a reprodução. Ainda que as estratégias reprodutivas mais comuns sejam dependentes ou associadas a corpos d'água, os anuros desenvolveram uma grande diversidade de estratégias reprodutivas que inclui até espécies com desenvolvimento direto. O ambiente pode exercer um papel importante na diversificação dos modos reprodutivos que os anuros evoluíram por proporcionar as condições para que estratégias mais especializadas pudessem ocorrer. Assim, as variáveis climáticas podem ser boas preditoras da diversidade de modos reprodutivos nos anuros. Para determinar como as variáveis climáticas se relacionam com a riqueza de modos reprodutivos, foram estabelecidos três conjuntos de variáveis representando diferentes condições ambientais como água, temperatura e sazonalidade. Dois modelos de regressão espacial foram utilizados para as análises. A regressão espacial autocorrelacionada (SAR) foi utilizada para identificar os conjuntos de variáveis mais relacionadas com a riqueza de modos reprodutivos em escalas maiores. Porém, devido a não-estacionariedade nas relações entre as variáveis resposta e preditoras, foram utilizados modelos de regressão geograficamente ponderada (GWR). Esses modelos permitem investigar as contribuições relativas de cada um dos conjuntos preditores em escalas locais. Os resultados deste estudo indicam que as relações entre as características funcionais e as variáveis preditoras variam espacialmente. Houve uma relação significativa entre temperatura e a riqueza de modos reprodutivos somente em grandes escalas geográficas. Já as variáveis como umidade relativa e precipitação foram importantes na diversidade de modos reprodutivos, tanto em escalas espaciais locais quanto maiores. Portanto, para compreender os padrões na riqueza de modos reprodutivos. É necessário identificar as escalas nas quais os fatores atuam permitindo ou limitando o número de modos reprodutivos.

Palavras-chave: Modos reprodutivos. Variáveis climáticas. Não-estacionariedade. Histórias de vida. Neotrópicos.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	6
2 MATERIAIS E MÉTODOS	8
3 RESULTADOS	10
3.1 Padrão espacial global de distribuição da riqueza de modos reprodutivos	12
3.2 Não-estacionariedade na distribuição espacial dos modos reprodutivos	13
4 DISCUSSÃO	16
5 CONCLUSÃO	18
REFERÊNCIAS	19
APÊNDICES	21

1 INTRODUÇÃO

Os anfíbios são o grupo de vertebrados que possui a maior variação nos padrões de reprodução (DUELLMAN; TRUEB, 1986), que incluem desde espécies com reprodução totalmente ou com ao menos uma parte do ciclo de vida dependente de ambientes aquáticos até espécies com reprodução terrestre.

Para descrever essa diversidade de padrões reprodutivos, usualmente é utilizado o conceito de modo reprodutivo, o qual é definido como uma combinação de traços envolvendo o local de oviposição, características dos óvulos e da desova, taxa e duração do desenvolvimento, estágio, tamanho dos girinos eclodidos e existência ou não de cuidado parental (SALTHER; DUELLMAN, 1973).

Somente para os anuros são reconhecidos 39 modos reprodutivos, sendo que destes, 29 ocorrem no Brasil (HADDAD; PRADO, 2005; VIEIRA ET AL., 2009). A descrição de cada um desses modos pode ser encontrada no apêndice 1.

O modo reprodutivo 1, caracterizado por ovos e girinos exotróficos em corpos de água lânticos, é considerado o mais primitivo e generalizado (DUELLMAN; TRUEB, 1986; GOMEZ-MESTRE ET AL., 2012). Os demais modos representam diversos graus de especialização associados com radiações adaptativas em vários ambientes geralmente com uma tendência à terrestrealidade (DUELLMAN; TRUEB, 1986).

Dentre os fatores propostos para explicar essa diversificação nos modos reprodutivos entre os anuros, existem hipóteses que relacionam a existência de ambientes com alta umidade relativa como promotores das condições para que os modos reprodutivos mais especializados pudessem evoluir. (DUELLMAN; TRUEB, 1986). Dessa forma, as condições ambientais podem ser diretamente relacionadas à diversidade de vários modos reprodutivos que os anuros possuem.

Embora muitas espécies de anuros sejam capazes de se reproduzir ao longo do ano (DUELLMAN; TRUEB, 1986; HIERT; MOURA, 2010), as épocas de reprodução geralmente estão associadas à estação mais quente e chuvosa. Nesse sentido, as variáveis climáticas associadas com esses períodos em particular seriam as mais importantes para explicar os padrões na riqueza de modos reprodutivos.

Alguns estudos têm correlacionado variáveis climáticas e ambientais com a riqueza de modos reprodutivos. Para as variações na abundância de anura, usualmente a temperatura, precipitação e umidade relativa são as principais variáveis consideradas (DUELLMAN; TRUEB, 1986; HIERT; MOURA, 2010), sendo que precipitação e umidade relativa são importantes na determinação do número de modos reprodutivos (SILVA ET AL., 2012; VASCONCELOS ET AL., 2010), por estarem relacionadas com a probabilidade de dessecação dos ovos e a disponibilidade de sítios de reprodução. No entanto, a temperatura não foi relacionada com a riqueza de modos reprodutivos em estudos anteriores (VASCONCELOS ET AL., 2010), mas foi incluída nesse estudo de uma maneira exploratória. Contudo, esses estudos foram feitos em escalas espaciais menores utilizando-se dados de comunidades de anuros e como as variáveis ambientais tem efeitos que variam com a escala (JETZ ET AL., 2005) é necessário estudar essas relações em uma escala mais ampla para determinar efetivamente qual o papel que essas variáveis têm sobre a riqueza de modos reprodutivos.

Assim, o objetivo principal desse trabalho é identificar quais variáveis climáticas mais influenciam a riqueza de modos reprodutivos no Brasil e as regiões onde essas variáveis contribuem de maneira mais significativa para a formação dos padrões observados.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

Através da combinação de dados sobre o modo reprodutivo e os mapas da distribuição geográfica de 525 espécies de anuros brasileiros, distribuídas em 18 famílias, foi gerado um mapa para a distribuição da riqueza de modos reprodutivos no Brasil sobre um grid com células de 1°x 1°. Os mapas com a distribuição de cada espécie foram obtidos a partir do banco de dados da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN, 2013) e a riqueza de modos reprodutivos calculada utilizando o programa ArcGis (ESRI, 2009).

Os preditores climáticos foram extraídos a partir de rasters disponíveis na base de dados Wordclim (HIJMANS ET AL., 2005). Para identificar as variáveis climáticas que são mais relacionadas com a riqueza de modos reprodutivos, foram estabelecidos três conjuntos de variáveis, que representam condições ambientais diferentes como água, temperatura e sazonalidade.

Como as variáveis podem assumir valores mais próximos ou mais distantes entre si em função da distância geográfica (LEGENDRE, 1993), as análises foram feitas incorporando o padrão de autocorrelação espacial. Assim, foi ajustado um modelo global utilizando modelos de regressão espacial autocorrelacionada (SAR). Esses modelos são úteis na remoção do efeito da autocorrelação espacial (DORMANN ET AL., 2007).

Ao todo foram utilizadas 19 variáveis climáticas (TABELA 1). Cada uma destas variáveis foi testada separadamente para avaliar como se relacionam com a riqueza de modos reprodutivos independentemente das demais. A escolha daquelas mais importantes para explicação dos padrões observados foi feita com base no critério de Akaike (AIC) e no nível de significância. Em seguida foram avaliadas as combinações possíveis entre as variáveis selecionadas individualmente. Destas combinações, as variáveis que tiveram os menores valores de Akaike para cada um dos conjuntos foram selecionadas. Esse procedimento foi adotado para que cada conjunto de variáveis climáticas seja representado pelo conjunto de variáveis preditoras com o maior grau de informação sobre o padrão espacial da riqueza de modos reprodutivos.

TABELA 1 – Variáveis climáticas associadas com os três conjuntos propostos para explicar a riqueza de modos reprodutivos. Todas, com exceção da média anual de umidade relativa foram obtidas a partir do banco de dados do WorldClim (HIJMANS ET AL, 2005) a uma resolução de 4,5 km. A média anual da umidade relativa foi obtida com base no banco de dados de ciências atmosféricas do centro de pesquisa Langley (ASDC, 2013) a uma resolução de 1°.

CONJUNTO	VARIÁVEIS
Água	Média anual da umidade relativa
	Precipitação anual
	Precipitação Mínima, média e máxima no mês mais chuvoso
	Precipitação Mínima, média e máxima na estação mais chuvosa
	Precipitação Mínima, média e máxima na estação mais quente
Temperatura	Média anual da temperatura
	Temperatura máxima no mês mais quente
	Média de temperatura na estação mais chuvosa
	Média de temperatura na estação mais quente
Sazonalidade	Variação média diária na temperatura
	Sazonalidade na temperatura
	Amplitude anual na temperatura
	Sazonalidade na precipitação

Como as relações entre as variáveis resposta e preditoras variam no espaço geográfico (JETZ ET AL., 2005). Modelos que levem em consideração a não-estacionariedade nessas relações também foram utilizados. Nesse contexto, a regressão geograficamente ponderada (FOTHERINGHAM ET AL., 2002) é útil para identificar quais variáveis são mais relacionadas com a riqueza de modos reprodutivos localmente e onde elas possuem um maior poder de explicação. As análises foram feitas separadamente para cada um dos conjuntos de variáveis (água, temperatura e sazonalidade) com o objetivo de identificar qual ou quais deles são mais importantes localmente e em qual região. Para isso, as melhores combinações de variáveis em cada conjunto obtidas através do SAR foram utilizadas.

Em seguida, as mesmas análises foram feitas com todas as combinações possíveis entre os conjuntos (A+B, A+C, B+C e A+B+C). Esses arranjos foram feitos para determinar quais dos conjuntos compartilham a maior explicação local dos padrões de riqueza dos modos reprodutivos. Todas as análises espaciais foram realizadas no programa SAM (RANGEL ET AL., 2010).

3 RESULTADOS

No Brasil são reconhecidas até o momento 925 espécies de anuros (ANPHIBIAWEB, 2013) que utilizam ao todo 29 estratégias para reprodução (HADDAD; PRADO, 2005). A descrição de cada uma dessas estratégias reprodutivas pode ser encontrada no apêndice 1.

As famílias que apresentaram a maior diversidade de modos reprodutivos foram Leptodactylidae e Hylidae com 10 e 9 modos respectivamente.

O modo reprodutivo 1 (ovos e girinos exotróficos em corpos de água lânticos) tido como o modo mais generalizado e primitivo (DUELMMAN; TRUEB, 1986; GOMEZ-MESTRE ET AL., 2012) foi o padrão reprodutivo mais empregado, 185 espécies o utilizam. Outros sete modos reprodutivos foram representados por uma única espécie. (FIGURA 1).

Os valores para a riqueza de modos reprodutivos variaram de 4 a 23 modos entre as células do grid (FIGURA 2), sendo que a distribuição da riqueza entre as células não seguiu um padrão homogêneo, ou seja, os altos ou baixos valores para a riqueza de modos reprodutivos não foram distribuídos uniformemente no espaço geográfico, mas concentrados em algumas regiões. Com poucas células apresentando altos valores de riqueza. Os maiores valores foram obtidos para a região da Mata Atlântica, principalmente nos estados do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Litoral do estado de São Paulo. Os baixos valores de riqueza estão concentrados na faixa que compreende os biomas da Caatinga, Cerrado e Pantanal. Mas também no oeste do estado do Paraná e no estado do Rio Grande do Sul. A região da Floresta Amazônica apresentou valores intermediários na riqueza de modos reprodutivos.

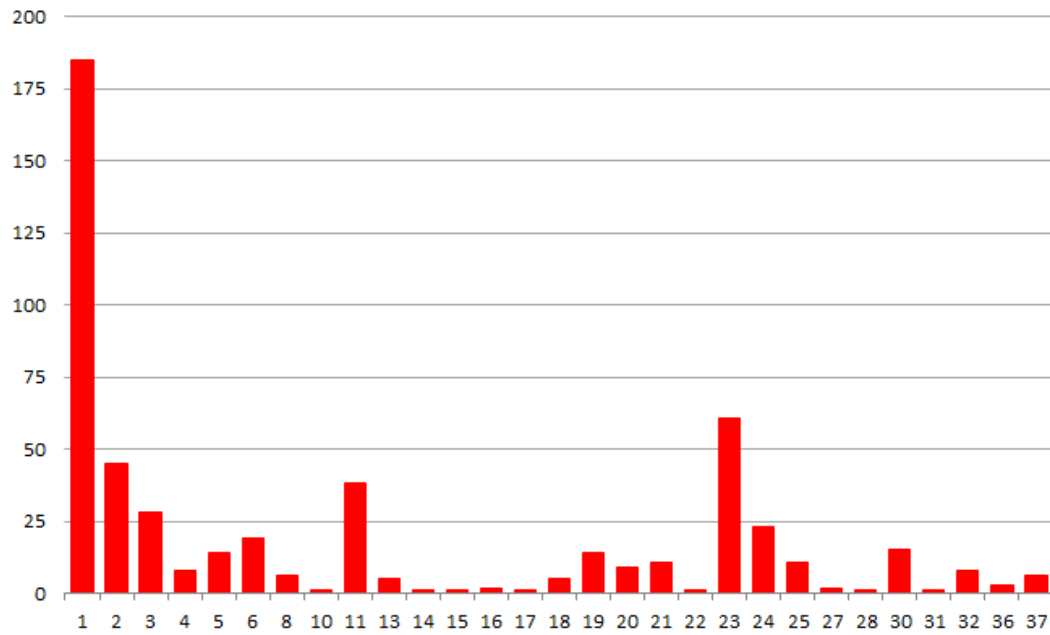


FIGURA 1 – Distribuição do número de espécies (eixo y) de anura que utilizam cada modo reprodutivo (eixo x).

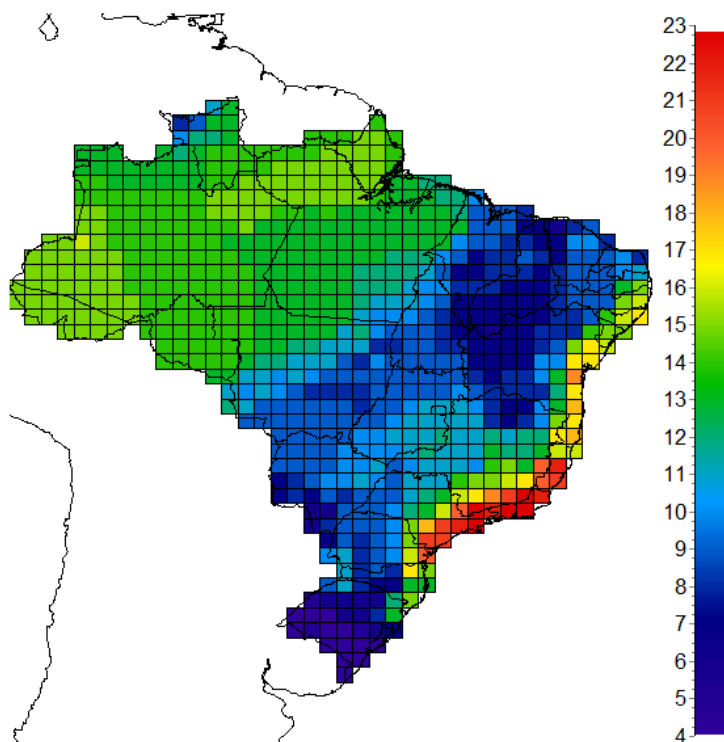


FIGURA 2 - Padrões na riqueza de modos reprodutivos de anuros no Brasil sobre um grid com células de um grau. A barra lateral mostra o número de modos reprodutivos em cada célula e as cores mais quentes indicam maiores valores para riqueza dos modos reprodutivos.

3.1 Padrão espacial global de distribuição da riqueza de modos reprodutivos

De todas as combinações possíveis das variáveis climáticas selecionadas, apenas algumas tiveram um grau de informação suficiente para analisar seu papel na distribuição espacial dos modos reprodutivos dos anuros.

Para o conjunto representando água a melhor combinação de variáveis (TABELA 2) relacionou a umidade relativa e precipitação máxima na estação mais quente. No conjunto temperatura, apenas a média da temperatura da estação mais chuvosa foi significativa (APÊNDICE 2). E, para o conjunto sazonalidade a melhor combinação foi entre variação média diurna na temperatura e a sazonalidade na precipitação.

Os modelos de regressão representando as três principais hipóteses (água, temperatura e sazonalidade) se ajustaram bem. Isso pode ser observado pelos altos valores de R^2 na tabela 2. Portanto, podem ser considerados como bons preditores da riqueza de modos reprodutivos.

TABELA 2 – Ajuste dos modelos de regressão espacial autorregressiva (SAR) para as combinações entre as melhores variáveis de cada conjunto como preditores da riqueza de modos reprodutivos de Anura. Menores valores de AICc indicam as melhores combinações de variáveis. Negrito ($P < 0,05$). Média anual de temperatura (Bio 1), Amplitude média diária na temperatura (Bio2), Amplitude anual na temperatura (Bio 7), Média de temperatura na estação mais chuvosa (Bio8), Precipitação anual (Bio 12), Sazonalidade na precipitação (Bio 15), precipitação máxima na estação mais quente (Máx. Bio 18).

Modelo	Conjunto	R^2	AICc
Umidade + Bio12	Água	0,789	2717,1
Umidade + Máx.Bio18	Água	0,802	2701,4
Bio12 + Máx.Bio18	Água	0,769	2814,7
Umidade +Bio12 + Máx.Bio18	Água	0,803	2699,0
Bio8	Temperatura	0,748	2878,4
Bio 2 + Bio 7	Sazonalidade	0,792	2736,8
Bio 2 + Bio15	Sazonalidade	0,809	2675,3
Bio 7 + Bio15	Sazonalidade	0,802	2703,4
Bio2 + Bio7 + Bio15	Sazonalidade	0,806	2687,2

3.2 Não-estacionariedade na distribuição espacial dos modos reprodutivos

Os resultados do ajuste de modelos de regressão GWR com os valores do coeficiente de determinação local (R^2) e AIC para cada conjunto separadamente e para as combinações entre eles (A+B, A+C, B+C e A+B+C) são apresentados na tabela 2. Esses arranjos levam em consideração a parte da explicação que é compartilhada entre os conjuntos.

Com base nos resultados obtidos a partir da GWR (TABELA 3) podemos verificar que dos três conjuntos separadamente, o que melhor explica as variações locais na riqueza de modos reprodutivos é o conjunto água, seguido pelos conjuntos da sazonalidade e da temperatura. Para os arranjos entre os conjuntos, aquele com maior poder explicativo foi o que relacionou água e sazonalidade (A+C).

TABELA 3 – Ajustes dos modelos da regressão geograficamente ponderada (GWR) para os conjuntos de variáveis preditoras da riqueza de modos reprodutivos de Anura. Menores valores de AIC indicam as melhores combinações dos modelos.

Conjuntos	R^2	AICc
Água (A)	0,895	2295,9
Temperatura (B)	0,831	2672,3
Sazonalidade (C)	0,867	2498,5
A+B	0,905	2241,6
A+C	0,917	2168,2
B+C	0,868	2499,8
A+B+C	0,919	2175,9

Ao mapear os resultados da GWR podemos visualizar as regiões onde cada conjunto tem um maior poder explicativo. O conjunto água (FIGURA 3A), representado pelas variáveis umidade relativa e precipitação máxima na estação mais quente, é um bom preditor da riqueza de modos reprodutivos nas regiões Sul e Sudeste, mas também apresentou valores altos para grande parte da região Nordeste. Na verdade, cada uma das variáveis que representa esse conjunto é responsável pela explicação de uma parte da área com a qual o conjunto água foi mais relacionado.

O conjunto temperatura (FIGURA 3B) não teve muito poder explicativo em uma escala local. Em geral, a maioria das células teve valores baixos ($R^2 < 0,25$). Isso pode indicar que em escalas menores, a média de temperatura na estação mais chuvosa não tem tanta influência na riqueza de modos reprodutivos. Já a sazonalidade (FIGURA 3C) teve maior importância principalmente na região nordeste.

O mapa com o total da explicação proporcionada pela combinação dos conjuntos água e sazonalidade (FIGURA 3D) indica que a combinação entre esses dois conjuntos de variáveis foi a que teve o maior poder explicativo. A junção dos conjuntos de variáveis associados à sazonalidade e água deixa apenas algumas áreas com poder de explicação próximo a 25%. Nas outras áreas o modelo explica ao redor de 60% da variação na riqueza de modos reprodutivos de Anura. Os resíduos dos modelos ajustados (FIGURA 3E) servem como indicadores do grau de autocorrelação associado aos resultados. Ou seja, o quanto da variação na riqueza de modos reprodutivos é devido ao espaço. Quanto mais aleatoriamente distribuídos forem os resíduos, menor a autocorrelação e maior a proporção da variação explicada pelo modelo. No caso da figura 3E, é possível observar que os resíduos não exibem nenhum padrão espacial, confirmando o poder de explicação das variáveis selecionadas.

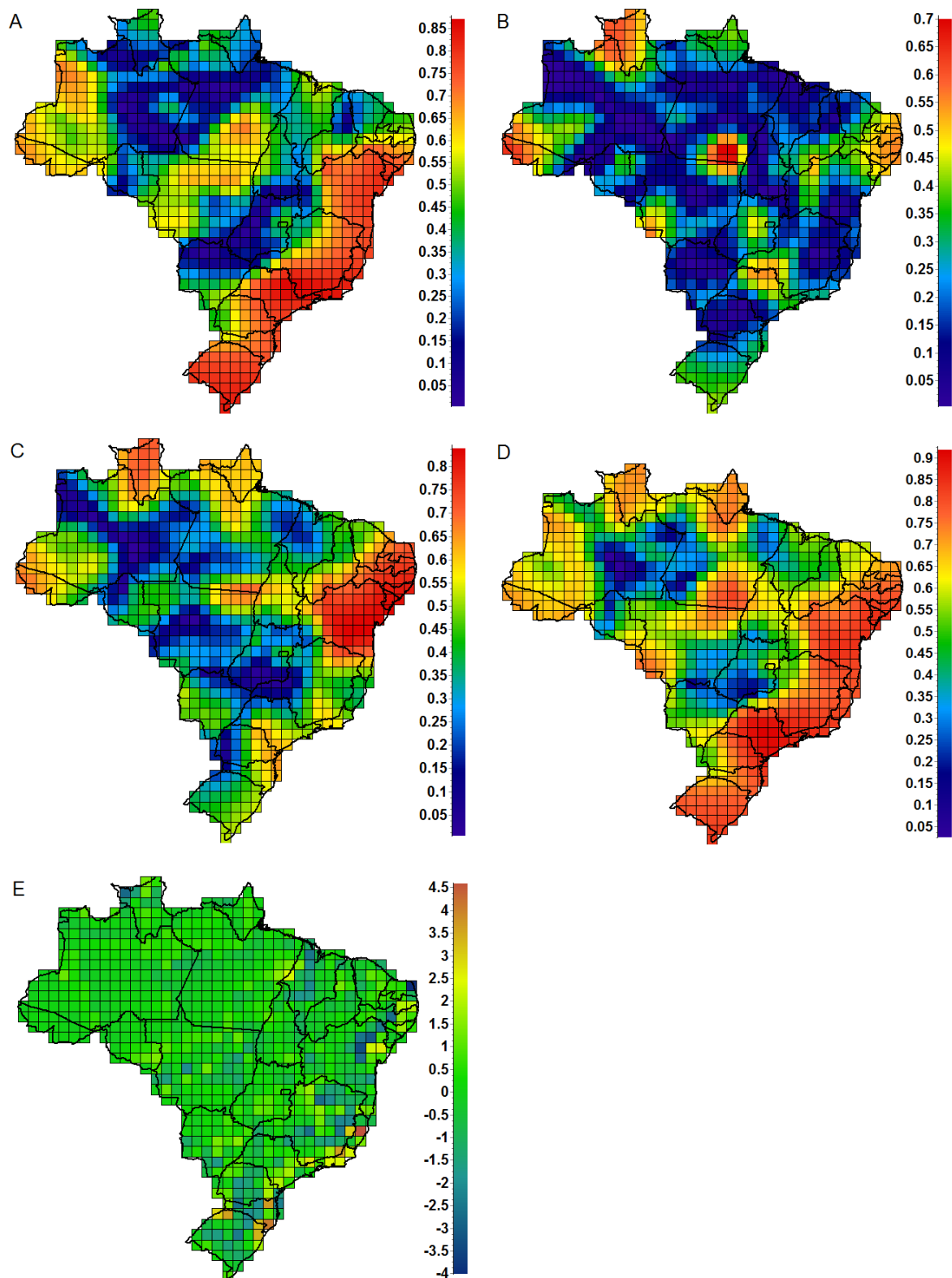


FIGURA 3 - Variação na riqueza de modos reprodutivos localmente explicada pelos conjuntos de variáveis propostos. Valores de R^2 locais resultantes da GWR para os conjuntos representando somente água (A), somente temperatura (B) e somente sazonalidade (C). Mapa obtido a partir da melhor combinação entre os conjuntos (D). E o mapa com os valores dos resíduos da GWR também para a melhor combinação entre os conjuntos (E). Mais detalhes no texto.

4 DISCUSSÃO

Os resultados da regressão espacial autocorrelacionada (SAR) mostraram que os modelos representando as hipóteses propostas (água, temperatura e sazonalidade) se ajustaram bem, e assim, foram considerados bons preditores dos padrões da riqueza de modos reprodutivos em uma escala ampla. Contudo, devido a não-estacionariedade nas relações entre as variáveis resposta e preditoras, o poder de explicação pode variar através do espaço (JETZ ET AL., 2005). Os resultados da GWR mostram que o conjunto de variáveis associado à temperatura representado somente pela média da temperatura na estação mais chuvosa não foi relacionado com nenhuma região especificamente, o que indica que esse conjunto não teve uma grande importância para a riqueza de modos reprodutivos localmente. Porém, isso não significa que a temperatura não tenha nenhum papel na determinação dos padrões de riqueza de modos reprodutivos em uma ampla escala.

O mapa da figura 3A indica os locais onde o conjunto água é mais relevante. Esse conjunto é representado pelas variáveis umidade relativa e precipitação máxima na estação mais quente. A umidade relativa teve um maior poder explicativo para a região sudeste e grande parte da região nordeste, mas explicou muito pouco da riqueza na região sul enquanto que a explicação proporcionada pela precipitação máxima na estação mais quente (Máx. Bio 18) ficou praticamente restrita à região Sul especialmente no estado do Rio Grande do Sul.

Esse alto poder de explicação para o estado do Rio Grande do Sul coincide com os menores valores observados para a riqueza de modos reprodutivos. O que sugere que essa variável pode ser um fator limitante do número de modos reprodutivos que podem ocorrer nessa região. Sobretudo se levarmos em consideração que o Pampa, caracterizado por uma vegetação de áreas abertas é o bioma predominante no estado, e embora a região não apresente uma sazonalidade na precipitação ao longo do ano, a reprodução tende a ocorrer em alagados temporários que se formam após períodos de chuva intensa. Assim, se esperaria encontrar modos associados a corpos de água lênticos. Nesse contexto, os modos reprodutivos mais comuns para uma localidade são os modos 1, 11 e 30 (SANTOS ET AL., 2008), todos associados a estas características da paisagem.

A Mata Atlântica é a região conhecida por abrigar a maior diversidade de modos reprodutivos (HADDAD; PRADO, 2005). E como esperado, a umidade relativa teve um maior poder explicativo nessa região. Isso porque modos reprodutivos mais especializados tendem a ser mais dependentes de ambientes úmidos (DUELMAN; TRUEB, 1986). Assim, ambientes florestados podem constituir um ambiente propício para a evolução de estratégias reprodutivas mais associadas a ambientes terrestres (DUELMAN; TRUEB, 1986; MÜLLER ET AL., 2013). Esses ambientes permitem a manutenção de valores elevados de umidade relativa, favorecendo tanto a ocorrência de modos reprodutivos generalizados quanto especializados, e contribuindo para a grande riqueza de modos reprodutivos observada.

O conjunto sazonalidade (FIGURA 3C) representado tanto pela amplitude média diária na temperatura (Bio2) quanto pela sazonalidade na precipitação (Bio15), teve um maior poder explicativo para a região nordeste. Nesse caso, as duas variáveis tiveram bastante sobreposição nas áreas em que foram mais explicativas. Isso indica que uma grande parte da explicação do conjunto sazonalidade é devido à proporção na explicação que é compartilhada entre elas.

Já os baixos valores da sazonalidade para as duas variáveis na faixa litorânea do Nordeste explicam a alta riqueza local de modos reprodutivos. Enquanto que a maior sazonalidade na precipitação e a maior amplitude diária na temperatura no interior estão relacionadas com uma menor riqueza de modos reprodutivos.

A importância da amplitude diária na temperatura para a riqueza de modos reprodutivos pode estar relacionada à tolerância dos embriões à variação na temperatura. Embriões de ambientes aquáticos têm uma maior tolerância do que embriões terrestres e embriões de espécies com desenvolvimento direto (BERNAL; LYNCH, 2013). Estes últimos possuem uma menor tolerância e são, portanto mais sensíveis à variação na temperatura. Em resumo, a amplitude média diária na temperatura pode ter maior influência sobre os modos mais especializados e conseqüentemente sobre a riqueza local de modos reprodutivos.

Por fim, vale a pena ressaltar que embora esses conjuntos estejam relacionados com essas áreas especificamente, isso não significa que outras variáveis climáticas não possam contribuir em menor proporção com a riqueza local de modos reprodutivos, ou que fatores não climáticos tenham menor importância.

5 CONCLUSÃO

Os resultados obtidos neste estudo indicam que a relação entre características funcionais e variáveis preditoras variam espacialmente. Em escalas maiores, a temperatura é relacionada com a diversidade de estratégias reprodutivas nos anuros. No entanto, em escalas menores, a temperatura não é um bom preditor da riqueza de modos reprodutivos. Já as variáveis como umidade relativa e precipitação são importantes na explicação da riqueza de modos reprodutivos tanto em escalas espaciais locais quanto maiores.

Portanto, para entender os padrões na riqueza dos modos reprodutivos ou o que faz com que ela seja maior ou menor em algumas regiões, é necessário identificar as escalas nas quais os fatores atuam permitindo ou limitando o número de modos reprodutivos que podem ocorrer nessas áreas.

REFERÊNCIAS

AMPHIBIAWEB, 2013. **Information on amphibian biology and conservation.** Berkeley, California. <http://amphibiaweb.org/>. Acesso em: Nov. 2013.

ASDC, 2013. **Atmospheric Science Data Center, NASA Langley Research Center.** Langley, VA. <http://eosweb.larc.nasa.gov/sse/>. Acesso em: Out. 2013

BERNAL, M.H.; LYNCH, J.D., 2013. **Thermal Tolerance in Anuran Embryos with Different Reproductive Modes: Relationship to Altitude.** *The Scientific World Journal*, vol. 2013.

DORMANN, C.F.; MCPHERSON, J.M.; ARAÚJO, M.B.; ET AL., 2007. **Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review.** *Ecography*, 30 (5), 609-628.

DUELLMAN, W.E.; TRUEB L., 1986. **Biology of amphibians.** McGraw-Hill publishing Company, New York.

ESRI, 2009. ArcMap 9.3. Redlands, California, USA.

FOTHERINGHAM, A.S; BRUNSDON, C.; CHARLTON, M.E., 2002. **Geographically Weighted Regression: The Analysis of Spatially Varying Relationships.** Wiley. Chichester.

GOMEZ-MESTRE, I.; PYRON, R.A.; WIENS, J.J., 2012. **Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive frogs.** *Evolution*, 66, 3687-3700.

HADDAD, C.F.B.; PRADO, C.P.A., 2005. **Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil.** *BioScience*, 55, 207-217.

HIERT,C.; MOURA, M.O., 2010. **Abiotic correlates of temporal variation of *Hypsiboas leptolineatus* (AMPHIBIA:HYLIDAE).** *Zoologia*, 27, 703-708.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L., ET AL., 2005. **Very high resolution interpolated climates surfaces for global land areas.** *Int. J. Climatol.*, 25, 1965-1978.

IUCN, 2013. **IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2013.2. <http://www.iucnredlist.org>. Acesso em: Nov. 2012.

JETZ, W.; RAHBEK, C.; LICHSTEIN, J.W., 2005. **Local and global approaches to spatial data analysis in ecology**. *Global Ecol. Biogeogr*, 14, 97-98.

LEGENDRE, L., 1993. **Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm?**. *Ecology*, 74, 1659-1673.

MÜLLER, H.; LIEDTKE, H.C.; MENEGON, M.; ET AL., 2013. **Forests as promoters of terrestrial life-history strategies in East African amphibians**. *Biol.Lett.*, 9 (3).

RANGEL, T.F.; DINIZ-FILHO, J.A.F.; BINI, L.M., 2010. **SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in macroecology**. *Ecography*, 33, 46-50.

SALTHER, S.N.; DUELLMAN, W.E, 1973. **Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans**. In Vial, J.L. Evolutionary biology of the anurans: contemporary Research on Major Problems. Columbia, Univ. Missouri Press, 229-249.

SANTOS, T.G.dos.; KOPP, K.; SPIES, M.R.; ET AL., 2008. **Distribuição temporal e espacial de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS**. *Iheringia. Série Zoologia*, 98 (2), 244-253.

SILVA, F.R.da.; ALMEIDA-NETO, M.; PRADO, V.H.M.do.; ET AL., 2012. **Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Atlantic Forest**. *Journal of biogeography*, 39, 1720-1732.

VASCONCELOS, T. da.S.; SANTOS, T.G.dos.; HADDAD, C.F.B.; ET AL., 2010. **Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil**. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 423-432.

VIEIRA, W.L.da.SILVA.; SANTANA, G.G.; ARZABE, C., 2009. **Diversity of reproductive modes in anurans communities in the Caatinga (dryland) of northeastern Brazil**. *Biodiversity and conservation*, 18, 55-66.

APÊNDICE

APÊNDICE 1 – Diversidade de reprodutivos para os anuros no mundo (adaptado de HADDAD; PRADO, 2005). Em negrito, os modos reconhecidos para o Brasil.

Ovos aquáticos	
Ovos depositados na água	
Modo 1	Ovos e girinos exotróficos em corpos d'água lênticos.
Modo 2	Ovos e girinos exotróficos em corpos d'água lóticos.
Modo 3	Ovos e estágios larvais iniciais em tocas subaquáticas construídas; girinos exotróficos em corpos d'água lóticos.
Modo 4	Ovos e estágios larvais iniciais em piscinas naturais ou construídas; após inundação, girinos exotróficos em corpos d'água lêntico ou lóticos.
Modo 5	Ovos e estágios larvais iniciais em tocas subterrâneas construídas; após inundação, girinos exotróficos em corpos d'água lênticos ou lóticos.
Modo 6	Ovos e girinos exotróficos em água acumulada em troncos de árvores ou plantas aéreas.
Modo 7	Ovos e girinos endotróficos em depressões com água.
Modo 8	Ovos e girinos endotróficos em água acumulada em troncos de árvores ou plantas aéreas
Modo 9	Ovos depositados em corpo d'água lótico e engolidos pela fêmea; ovos e girinos completam o desenvolvimento no estômago da fêmea.
Ovos em ninho de bolhas (aquático)	
Modo 10	Ovos em ninho de bolhas flutuantes em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em corpo d'água lêntico.
Ovos em ninho de espuma (aquático)	
Modo 11	Ovos em ninho de espuma flutuante em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em corpo d'água lêntico.
Modo 12	Ovos em ninho de espuma flutuante em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em corpo d'água lótico.
Modo 13	Ovos em ninho de espuma flutuante em água acumulada em piscinas construídas; girinos exotróficos em corpos de água lêntico.
Modo 14	Ninho de espuma flutuante na água acumulada em bromélias terrestres; girinos exotróficos em corpos de água lêntico.
Ovos incrustados no dorso de fêmeas aquáticas	
Modo 15	Ovos eclodem em girinos exotróficos
Modo 16	Ovos eclodem em pós-metamórficos
Ovos terrestres ou arborícolas (não aquáticos)	
Ovos no solo, sobre rochas ou em tocas.	
Modo 17	Ovos e estágios larvais iniciais em ninhos escavados; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lênticos ou lóticos.
Modo 18	Ovos sobre o solo ou sobre rochas acima d'água; após eclosão, girinos exotróficos movem-se para a água.
Modo 19	Ovos sobre rochas ou em fenda de rochas úmidas ou sobre raízes de árvores acima d'água; girinos exotróficos semi-terrestres vivendo sobre as rochas ou em fendas de rochas em um filme de água na interface água-terra.
Modo 20	Ovos no solo, dos quais eclodem girinos exotróficos que são carregados até a água por adultos.
Modo 21	Ovos no solo, dos quais eclodem girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento em ninho terrestre.
Modo 22	Ovos no solo, dos quais eclodem girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento no dorso ou em um marsúpio do adulto.
Modo 23	Desenvolvimento direto de ovos terrestres.
Ovos arborícolas	
Modo 24	Dos ovos eclodem girinos exotróficos que caem em corpo d'água lêntico
Modo 25	Dos ovos eclodem girinos exotróficos que caem em corpo d'água lótico
Modo 26	Dos ovos eclodem girinos exotróficos que se desenvolvem em água acumulada

	em cavidades de árvores.
Modo 27	Dos ovos eclodem sapinhos formados.
Ovos em ninho de espuma (terrestre ou arborícola)	
Modo 28	Ninho de espuma com ovos sobre o solo úmido da floresta; após a inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico.
Modo 29	Ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em piscinas; após a inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico ou lótico.
Modo 30	Ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos construídos; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico.
Modo 31	Ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos construídos; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lótico.
Modo 32	Ninho de espuma com ovos em tocas subterrâneas construídas; girinos endotróficos completam o desenvolvimento na toca.
Modo 33	Ninhos de espuma arborícola; girinos eclodidos caem em corpo d'água lântico ou lótico.
Ovos carregados pelos adultos	
Modo 34	Ovos carregados sobre as pernas do macho; girinos exotróficos em corpo d'água lântico.
Modo 35	Ovos carregados em marsúpio dorsal da fêmea; girinos exotróficos em corpo d'água lântico.
Modo 36	Ovos transportados no dorso ou em marsúpio dorsal de fêmeas; girinos endotróficos desenvolvem-se em água acumulada em bromélias ou nos colmos de bambu.
Modo 37	Ovos carregados no dorso ou em marsúpio dorsal de fêmeas; desenvolvimento direto com eclosão de sapinhos formados.
Ovos retidos no oviduto	
Modo 38	Ovoviviparidade; nutrição através do vitelo.
Modo 39	Viviparidade; nutrição através de secreções do oviduto.

APÊNDICE 2 - Resultados do ajuste da regressão espacial autorregressiva (SAR) para todas as variáveis analisadas em cada conjunto. As variáveis consideradas foram: Média anual de temperatura (Bio1), Amplitude média diária na temperatura (Bio2), Sazonalidade na temperatura (Bio4), Máxima temperatura no mês mais quente (Bio5), Amplitude anual de temperatura (Bio7), Média de temperatura na estação mais chuvosa (Bio8), Média de temperatura na estação mais quente (Bio 10), Precipitação anual (Bio12), Precipitação no mês mais chuvoso (Bio 13), Sazonalidade na precipitação (Bio15), Precipitação na estação mais chuvosa (Bio16), Precipitação na estação mais quente (Bio 18). Menores valores de AICc indicam as variáveis que melhor se ajustam com a riqueza de modos reprodutivos em escalas maiores. Negrito ($P < 0,05$). As melhores variáveis para o conjunto água foram umidade relativa, Bio 12 e Máx. Bio 18. No conjunto temperatura somente Bio 8 foi significativa. Enquanto que as variáveis que melhor representam o conjunto sazonalidade foram Bio2, Bio 15 e Bio 7.

Variáveis	Conjunto	AICc
Umidade relativa	Água	2728,5
Bio12	Água	2822,0
Mín. Bio 13	Água	2848,7
Média Bio 13	Água	2847,4
Máx. Bio 13	Água	2843,0
Mín. Bio 16	Água	2849,6
Média Bio 16	Água	2848,3
Máx. Bio 16	Água	2839,7
Mín. Bio 16	Água	2849,6
Média Bio 16	Água	2848,3
Máx. Bio 16	Água	2839,7
Mín. Bio 18	Água	2844,2
Média Bio 18	Água	2836,3
Máx. Bio18	Água	2829,5
Bio 1	Temperatura	2865,3

Bio 5	Temperatura	2809,4
Bio 8	Temperatura	2878,4
Bio 10	Temperatura	2850,4
Bio 2	Sazonalidade	2736,8
Bio 4	Sazonalidade	2894,3
Bio 7	Sazonalidade	2787,7
Bio 15	Sazonalidade	2769,4
