

PETERSON TREVISAN LEIVAS

ESTRUTURA DE COMUNIDADE DE ANUROS EM ILHAS:
PADRÕES LOCAIS E REGIONAIS

CURITIBA, 2014

PETERSON TREVISAN LEIVAS

ESTRUTURA DE COMUNIDADE DE ANUROS EM ILHAS:
PADRÕES LOCAIS E REGIONAIS

Tese apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Ecologia e Conservação
como requisito parcial para obtenção do
grau de Doutor em Ecologia e Conservação,
Setor de Ciências Biológicas, Universidade
Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Mauricio O. Moura
Co-Orientadora: Dra. Valéria Muschner

CURITIBA, 2014



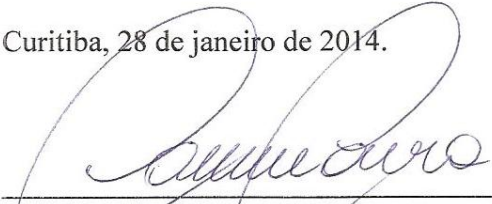
PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da tese, a que se submeteu **Peterson Trevisan Leivas** para fins de adquirir o título de Doutor em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão do candidato.

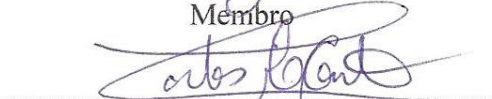
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

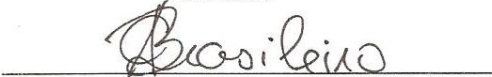
Curitiba, 28 de janeiro de 2014.

BANCA EXAMINADORA:

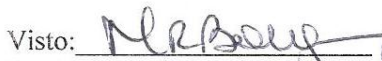

Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura
Orientadora e Presidente


Prof. Dr. Michel Varajão Garey
Membro


Prof. Dr. Carlos Eduardo Conte
Membro


Profª. Dra. Cinthia Aguierre Brasileiro
Membro


Prof. Dr. James Roper
Membro

Visto: 
Profª. Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

“Tenho a impressão de ter sido uma criança brincando à beira-mar, divertindo-me em descobrir uma pedrinha mais lisa ou uma concha mais bonita que as outras, enquanto o imenso oceano da verdade continua misterioso diante de meus olhos”.

Isaac Newton

AGRADECIMENTOS

Agradeço o Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação e os seus professores pelo apoio intelectual e estrutural, que propiciaram meu conhecimento teórico e prático em ecologia.

Gostaria de agradecer meus orientadores e amigos Prof. Dr. Maurício O. Moura e Profa. Dra. Valéria Muschner, pois acreditaram em meu potencial e não mediram esforços para a realização deste trabalho, sempre contribuindo com conhecimento e estímulos para minha formação pessoal e profissional.

Aos professores Prof. Dr. James Joseph Roper, Dr. Carlos Eduardo Conte e Márcio Roberto Pie pelas sugestões durante o desenvolvimento da tese.

A CAPES/REUNI pela bolsa durante o período do curso e a Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza pelo suporte financeiro parcial desta pesquisa. Agradeço a Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), em especial a Elenise Sipinski “Tise” e Maria Cecília, pelo apoio logístico do projeto.

Agradeço ao Instituto Ambiental do Paraná (IAP) e Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMbio) pelas licenças concedidas e pelo apoio logístico durante a execução das fases de campo, da mesma forma agradeço aos gestores das UC's. Agradeço também aos proprietários das pousadas da Ilha do Mel, Paulo e Denise e Elizete e Antônio pela hospitalidade.

Agradeço os colegas de laboratório e demais amigos pelas boas conversas, trocas de experiências e auxílio em campo. Em especial agradeço meus amigos(as) Cristiane Hiert, Maria Fernanda Bonetti, Amanda Beltramin, Bruno, Tiago Burda, Rodrigo Digiovani e André Perine que dedicaram um pouco do seu tempo para o desenvolvimento deste trabalho.

Gostaria de agradecer em especial minha família, João Carlos Pujol Leivas, Gema A. T. Leivas e Fernando W. T. Leivas pelo apoio emocional e estímulo para alcançar um sonho! Em especial agradeço minha esposa Karime França, pela paciência e por sempre estar ao meu lado.

Gostaria de agradecer a Deus por ter me concedido oportunidade e saúde de vivenciar e alcançar essa meta em minha vida.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	ix
LISTA DE ANEXOS.....	xi
RESUMO.....	xii
ABSTRACT.....	xiv
INTRODUÇÃO.....	xvi
CAPÍTULO I – Estrutura temporal de comunidade de anuros costeiras	1
RESUMO.....	2
INTRODUÇÃO.....	3
MATERIAL E MÉTODOS.....	5
Área de estudo	5
Amostragem	6
Análise dos dados	8
RESULTADOS.....	10
DISCUSSÃO	18
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	20
CAPÍTULO II - Comunidades de anuros em ilhas: estrutura e diversidade regional.....	25
RESUMO	26
INTRODUÇÃO	27
MATERIAL E MÉTODOS	29
Área de estudo	29

Amostragem	31
Análise dos dados	33
RESULTADOS	34
DISCUSSÃO	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42
CAPÍTULO III - Aninhamento em comunidades de anfíbios anuros em ilhas.....	47
RESUMO	48
INTRODUÇÃO	49
MATERIAL E MÉTODOS	51
Área de estudo	51
Coleta de dados.....	52
Análise dos dados	54
RESULTADOS	56
DISCUSSÃO	60
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1. Mapa do Brasil com o estado do Paraná em preto, em destaque a região costeira do Paraná com a localização das comunidades de Ilha do Mel (círculo) e Paranaguá (triângulo).....6

Figura 2. Curvas de Rarefação do número de espécies ponderadas pela abundância de indivíduos de anuros na Ilha do Mel e em Paranaguá entre os meses de julho de 2010 e março de 2013.....14

Figura 3. Riqueza (A) e abundância (B) de espécies para as localidades de Paranaguá (barras pretas) e Ilha do Mel (barras brancas) durante os meses de julho de 2010 a junho de 2011.....17

Figura 4. Posição das estações do ano no espaço reduzido formado pelos eixos do Escalonamento Multidimensional não Métrico (nMDS) para a localidade de Ilha do Mel (A, STRESS = 0,06) e Paranaguá (B, STRESS = 0,02) entre julho de 2010 e junho de 2011.....18

CAPÍTULO II

Figura 1. : Mapa do Brasil e em destaque a região costeira do estado do Paraná com a localização das comunidades de Matinhos (círculo cinza), Paranaguá (triângulo preto), Ilha do Mel (círculo preto), Ilha de Superagui (quadrado cinza) e Ilha Rasa (triângulo cinza).....31

Figura 2. Curvas de Rarefação do número médio de espécies por abundância de indivíduos de anuros nas cinco localidades amostradas no litoral paranaense entre os meses de julho de 2010 e março de 2013.....35

Figura 3. Análise de agrupamento construído a partir da distância de Bray-Curtis demonstrando a variação da composição entre as áreas estudadas..... 36

Figura 4. Posição das comunidades no espaço formado pelos dois eixos produzidos pelo Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS) baseado na composição de espécies de anuros em cada habitat amostrado em cada área. Os nomes das áreas correspondem ao centroide da distribuição dos pontos. STRESS = 0,19.....39

CAPÍTULO III

Figura 1. Mapa do Brasil e em detalhe a região costeira com as comunidades analisadas no estado do Paraná (triângulo), São Paulo (círculo) e Rio de Janeiro (quadrado).....54

Figura 2. Regressão Linear entre a riqueza de espécies (*log*) e a variável preditora área das ilha (*ha log*) da região costeira dos Estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro.....57

Figura 3. Análise de agrupamento construído a partir da distância de Dice demonstrando a variação da composição entre as áreas estudadas. PR: (1) Paranaguá, (2) Matinhos, (3) Ilha do Mel, (4) Ilha Rasa, (5) Ilha de Superagui, (6 e 7) Morretes, (8 e 9) Guaraqueçaba; SP: (10) Ilha do Cardoso, (11) Estação Ecologica da Juréia, (12) Iguape, (13) Pariquera-Açú, (14) Ilha de Cananéia, (15) Ilha Comprida, (16) Ilha Anchieta, (17) Ilha de São Sebastião; RJ: (18) Saquarema, (19) Ilha de Marambai, (20) Ilha Grande, (21) Jurubatiba, (22) Praia das Neves, (23) Restinga de Grumari, (24) Massambaba, (25) Grussaí, (26) Barra de Maricá, (27) Ilha de Itacuruçá, (28) Ilha da Gipóia, (29) Ilhas de Jaguanum, (30) Ilha de Itanhangá e (31) Ilha Mãe.....58

Figura 4. Posição das comunidades continentais e insulares no espaço formado pelos dois eixos produzidos pelo Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS) baseado na composição de espécies de anuros das comunidades dos estados do Paraná (PR), São Paulo (SP) e Rio de Janeiro (RJ). STRESS = 0,12.....59

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela 1. Espécies de anfíbios anuros registradas nas comunidades de Paranaguá e Ilha do Mel e respectivas abundâncias e locais de registro. Ab = abundância total; Tra = transectos no interior da mata; Ri = riacho no interior da mata; Po = poças e La = lago artificial..... 12

Tabela 2. Riqueza e abundância observada, riqueza estimada, índice de dominância, equitabilidade e, diversidade estimada (com intervalo de confiança) para a comunidade de Paranaguá e Ilha do Mel no estado do Paraná durante os meses de julho de 2010 e março de 2013.....14

Tabela 3. Modelos de distribuição de abundância, ajustes e valores dos critérios de informação de Akaike (AIC) e do delta Δ AIC para os modelos de distribuição das abundância de espécies para Paranaguá e Ilha do Mel. Modelos com Δ AIC inferior a duas unidades são igualmente informativos..... 15

Tabela 4. Valores da correlação das variáveis abióticas com o primeiro eixo da análise de componentes principais. Tmax = Temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, Tmed = temperatura média, Prec = precipitação e Umi = umidade relativa do ar (%)......16

CAPÍTULO II

Tabela 1. Locais amostrados, área total, característica da vegetação e dos sítios reprodutivos amostrados em cada localidade entre os anos de 2010 e 2013 no litoral paranaense. Característica da vegetação: Restinga (R), mangue (M), floresta ombrófila densa de terras baixas (FOTB), floresta ombrófila densa sub-montana (FODSM); Sítios reprodutivos: riachos no interior da mata com fundo arenoso (Ria) e riachos com fundo rochoso no interior da mata (Riro), poças com vegetação arbustiva no interior e em área aberta com borda de mata (Po) e lago artificial no interior da mata (La)..... 30

Tabela 2: Riqueza e abundância observada, riqueza estimada, índice de dominância, equitabilidade e diversidade estimada (com intervalo de confiança) para as comunidades no estado do Paraná estudadas entre os anos de 2010 e 2013.....36

Tabela 3: de espécies de anfíbios anuros registradas para as comunidades amostradas no litoral paranaense entre julho de 2010 e março de 2013 e os respectivos modos reprodutivos. PGUA = Floresta Estadual do Palmito, Paranaguá; MAT = Parque Estadual Rio da Onça, Matinhos; ISGUI = Ilha de Superagui; IRAS = Ilha Rasa; IMEL = Ilha do Mel; MR = modo reprodutivo.....37

CAPÍTULO III

Tabela 1: Comunidades utilizadas para descrever a composição de cada local no continente e nas ilhas dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro na confecção da matriz de dados do presente trabalho bem como os dados de área total e distância do continente (DC) das comunidades insulares.....53

Tabela 2. Resultados da anova multivariada por matriz de distância. A partição da variação entre estados e local (continente ou ilha) foi feita com base em uma matriz de similaridade de Dice e com 999 aleatorizações.....59

LISTA DE ANEXO

CAPÍTULO III

Anexo 1: Lista de espécies de anfíbios anuros registradas no litoral dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro. PR: (1) Paranaguá, (2) Matinhos, (3) Ilha do Mel, (4) Ilha Rasa, (5) Ilha de Superagui, (6 e 7) Morretes, (8 e 9) Guaraqueçaba; SP: (10) Ilha do Cardoso, (11) Estação Ecológica da Juréia, (12) Iguape, (13) Pariquera-Açú, (14) Ilha de Cananéia, (15) Ilha Comprida, (16) Ilha Anchieta, (17) Ilha de São Sebastião; RJ: (18) Saquarema, (19) Ilha de Marambai, (20) Ilha Grande, (21) Jurubatiba, (22) Praia das Neves, (23) Restinga de Grumari, (24) Massambaba, (25) Grussaí, (26) Barra de Maricá, (27) Ilha de Itacuruçá, (28) Ilha da Gipóia, (29) Ilhas de Jaguanum, (30) Ilha de Itanhangá e (31) Ilha Mãe.....68

RESUMO

Determinar qual o papel dos processos que atuam na estruturação de comunidades biológicas é uma das questões centrais em ecologia de comunidades. Nesse contexto, os ambientes insulares tem um papel importante porque fornecerem perspectivas fundamentais de padrões de riqueza, reunião e da estrutura de comunidades biológicas. O objetivo da tese foi esclarecer a ação e contribuição relativa dos fatores bióticos e abióticos na formação, composição e organização espaço temporal de comunidades de anuros em áreas continentais e insulares do Brasil. Assim, a tese está estruturada em três capítulos com as perguntas direcionadas a cada escala espacial de análise pertinente. O Capítulo I tem como objetivo determinar como os fatores associados ao espaço e ao tempo influenciam na organização e manutenção das comunidades de anuros de uma área insular e continental em pequena escala espacial. Os Capítulo II e III abordam escalas de análises maiores de tal forma que o Capítulo II teve como objetivo determinar a composição e características de estrutura das comunidades continentais e insulares de anuros e o Capítulo III teve como objetivo determinar os padrões de riqueza e se comunidades de anuros em ilhas são subgrupos de comunidades continentais em ambientes costeiros no Brasil. Para responder as questões dos Capítulos I e II foram realizadas amostragens em campo entre os anos de 2010 e 2013 em áreas insulares e continentais no litoral do estado do Paraná. Para as análises do Capítulo III foi condicionada uma base de dados através de revisão bibliográfica da composição das comunidades de anuros do litoral dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro. Os resultados indicam que independente da localização (ilha ou continente) em pequena escala a atividade temporal das comunidades é influenciada pelo clima (temperatura e precipitação) e a composição de espécies é relacionada com as características de habitat em cada local. Em escalas maiores, a riqueza de espécies das comunidades continentais é superior a riqueza de ilhas e a riqueza de espécies das ilhas varia com a área da ilha, mas não com a distância do continente. Além de menor riqueza, as ilhas tem menor diversidade devido ao maior grau de dominância quando comparada ao continente. Embora a riqueza e, portanto, a composição sejam diferentes, nossos resultados indicam que a ocupação do espaço pelas espécies é o mesmo, independente da posição da comunidade (se continental ou insular) devido a reunião das comunidades estar relacionada a dispersão/extinção (aninhada). As comunidades são aninhadas, sendo

que grande parte das espécies que ocorrem no continente ocorrem em ilhas e a composição das comunidades dos estados do Paraná e de São Paulo são mais similares entre si (continentais e insulares) quando comparadas com a composição das comunidades de anura do Rio de Janeiro.

PALAVRAS-CHAVE: Ilhas continentais, estrutura de comunidades, estrutura temporal e Anura.

ABSTRACT

Understanding processes that act in the structuring of biological communities is central to community ecology. Insular environments play an important role as they provide information about richness patterns, assembly and structure of biological communities. Thus, the goal of this thesis was to enlighten the action and relative contribution of biotic and abiotic factors in the formation, composition and spatial temporal organization of anuran communities of continental and insular areas in Brazil. The thesis is structured in three chapters with questions directed to each pertinent spatial scale of analysis. The objective of Chapter I was to determine how the factors associated with space and time influence the organization and maintenance of anuran communities in island and continent in a small spatial scale. Chapters II and III take on greater scales of analysis. Chapter II aimed to determine the composition and structure characteristics of continental and insular communities and Chapter III aimed to determine the patterns of species richness and if anuran communities in islands are subgroups of continental communities in coastal environments in Brazil. To answer the questions in Chapter I and II we performed field samplings between the years of 2010 and 2013 in insular and continental areas in the coast of the state of Paraná. For the analysis in Chapter III, we gathered a database through bibliographic revision of the composition of the anuran communities in coastal Paraná, São Paulo and Rio de Janeiro. Our results indicate that, regardless of the localization (island or continent), the temporal activity of communities in a small scale is influenced by climate (temperature and precipitation), and the composition of species is related to the environmental characteristics of each site. In larger scales, the species richness of the continental communities is greater than the richness in the islands, and the richness in the islands varies with the area of the island, but not with the distance from the continent. Apart from the slimmer richness, islands have reduced diversity due to the superior degree of dominance when compared to the continent. Although richness, and so composition are different, our results indicate that the occupancy of space by species is the same, independently of the community position (continental or insular) due to the assembly of communities being related to dispersion/extinction (nested). Communities are nested, so that a great part of the species occur in both continent and island, and the community composition in the states of Paraná and São Paulo are more similar between each other

(continental and insular) than when compared to the composition of anuran communities in Rio de Janeiro.

KEY-WORDS: Continental island, community structure, temporal structure and Anura.

INTRODUÇÃO

Determinar quais mecanismos regem os padrões de distribuição das espécies em comunidades biológicas é uma das questões centrais em ecologia de comunidades (Gotelli e Graves, 1996; Chase, 2003; Sutherland et al., 2013). No entanto, ocorreu uma mudança de paradigma no qual apenas processos ecológicos locais de interação de espécies formam as comunidades para a inclusão de processos que ocorrem em escalas maiores (Wiens e Donoghue, 2004). Assim, atualmente entende-se que os processos que determinam a composição e riqueza de espécies em uma comunidade ocorrem em escalas espaciais e temporais distintas porém conectadas (Gotelli e Graves, 1996).

Entre os processos que determinam a composição e riqueza de espécies de uma comunidade em um determinado local estão os eventos que ocorrem em pequena escala, como fatores abióticos (Porter et al., 2000) e interações interespecíficas (Schoener, 1983; Morin, 1999) e eventos que ocorrem em escalas maiores como os que determinaram o pool regional de espécies (Ricklefs, 1987; Morin, 1999).

As hipóteses sobre o papel das relações bióticas, como fatores que organizam as comunidades biológicas são, na maioria, baseadas na teoria da competição (Schoener, 1983; Pianka, 1994). Já, entre os fatores abióticos a heterogeneidade ambiental e os fatores climáticos locais são indicados como fatores importantes para a formação e manutenção das comunidades biológicas (Porter et al., 2000; Oseen e Wassarsug, 2002; Wells, 2007). Assim, esses mecanismos atuam como filtros que podem organizar a estrutura de comunidades, permitindo o arranjo de espécies nas comunidades e suas variações no tempo e no espaço (Oseen e Wassarsug, 2002; Ricklefs e Lovette, 2009).

As hipóteses que consideram os fatores que ocorrem em grande escala como fundamentais na formação das comunidades indicam os processos relacionados a história geológica e climática regional como os que determinam padrões regionais de riqueza de espécies através dos eventos de especiação, colonização e extinção entre outros (Buckley e Jetz, 2007; Dobrovolski et al., 2012). Entre os processos históricos indicados como fundamentais nesta análise estão os eventos geológicos ocorridos durante o Quaternário (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007).

Durante o quaternário ocorreram flutuações no nível do mar que acarretaram o desaparecimento de áreas não inundadas (insulares ou continentais) pela elevação do nível do mar e a formação de ilhas por acúmulo de sedimentos modificando a

conformação da costa (Ângulo, 2004). Essas modificações na costa levaram a alteração na disponibilidade de habitats costeiros (ex. número, tamanho e isolamento das ilhas) propiciando uma dinâmica de fragmentação, expansão e redução de ambientes terrestres que refletiram na estruturação das comunidades da fauna regional e local (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009). O reflexo na fauna deve-se principalmente a colonização de novas áreas pelas espécies, conexão ou isolamento de populações, aumento ou redução do tamanho populacional, divergências evolutivas e extinções (Losos e Ricklefs, 2009).

As comunidades insulares tem características diferenciadas de áreas continentais no que se refere à riqueza de espécies, grau de endemismo e relações intra e interespecíficas. Assim, considera-se que ambientes insulares são menos diversos e possuem um maior grau de espécies endêmicas quando comparados a ambientes continentais (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Kier et al., 2009). Da mesma forma, o tempo de formação e isolamento das ilhas pode produzir alterações em características de história de vida e comportamentais das espécies, como diminuição no tamanho e aumento da amplitude de nicho das espécies (Schlotfeldt e Kleindorfer, 2006; Novosolov et al., 2013).

No caso de ilhas as características como tamanho da ilha (área) e a distância com a fonte colonizadora (isolamento) fazem parte do processo de formação das comunidades por eventos de colonização e extinção (Bolger et al., 1991; Cook et al., 1995; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). A relação entre a área das ilhas e isolamento com os eventos de colonização e extinção são a base da Teoria de Biogeografia de Ilhas. As premissas são de que a taxa de extinção varia em função da área da ilha e a taxa de colonização depende do grau do isolamento (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). Assim, ilhas menores teriam maior taxa de extinção que ilhas maiores e ilhas mais distantes do continente (comunidade fonte) teriam uma menor taxa de colonização se comparada a ilhas próximas ao continente (Rosenzweig, 1995; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007).

No entanto, cada grupo animal responde de maneira específica a esses fatores, estando esta resposta dependente de fatores como a história de vida e características biológicas de cada animal, como capacidade de dispersão além das características do ambiente como disponibilidade de habitat (Triantis et al., 2006; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Ricklefs e Lovette, 2009).

Os anfíbios anuros são animais com estreita relação com o ambiente para execução de atividades biológicas básicas (ex. alimentação e reprodução) e a distribuição de algumas espécies relacionadas a habitat específicos (Buskirh, 2005; Wells, 2007). Assim, podemos considerar que a organização de comunidades insulares de anuros, além de determinadas pelos processos descritos acima (ex. eventos geológicos, tempo e histórico de formação), são determinadas pelas características do habitat o que torna o padrão mais complexo.

Considerando que a formação da costa brasileira teve grande influência dos eventos históricos do quaternário, os quais tiveram reflexões sobre a fauna, e que ilhas tem um importante papel para o entendimento sobre os fatores que regem os padrões de riqueza, reunião e estrutura de comunidades biológicas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009), esta tese teve como objetivo determinar os papéis relativos dos fatores bióticos e abióticos na formação e na organização espaço temporal de comunidades de anuros de áreas continentais e insulares em região costeira do Brasil.

Considerando que os processos e mecanismos de organização e manutenção das comunidades ocorrem em escalas temporais e espaciais distintas, mas não de forma isolada, o trabalho contempla análises em diferentes escalas espaciais sendo uma local (uma comunidade insular e outra continental) e duas em maiores escalas, uma abrangendo o litoral do Paraná e a outra considerando as comunidades dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro. Desta forma, a tese está estruturada em três capítulos com as perguntas direcionadas a cada escala espacial de análise pertinente. O Capítulo I tem como objetivo determinar como os fatores associados ao espaço e ao tempo influenciam na organização e manutenção das comunidades de anuros insulares e continentais em pequena escala espacial. Já os Capítulo II e III abordam escalas de análises maiores assim, o Capítulo II teve como objetivo determinar a composição e características de estrutura das comunidades continentais e insulares e o Capítulo III teve como objetivo determinar os padrões de riqueza e se comunidades de anuros em ilhas são subgrupos de comunidades continentais em ambientes costeiros no Brasil.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ÂNGULO, R. J. 2004. Mapa do Cenozóico do litoral do Estado do Paraná. *Boletim Paranaense de Geociências* 55:25-42.

BOLGER, D. T., ALBERT, A. C., & SOULEÂ, M. E. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinctions, and nested species subsets. *American Naturalist* 137:155-166.

BUCKLEY, L. B. & JETZ, W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences* 274:1167-1173.

CHASE, J. M. 2003. Community assembly: when does history matter? *Oecologia* 136:489-495.

COOK, R. R., & QUINN, J. F. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia* 102:413-424.

DOBROVOLSKI, R., MELO, A. S., CASSEMIRO F. A. S. & DINIZ-FILHO, J. A. F. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 21(2):191-197.

GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington. 368 pp.

MORIN, P. J. 1990. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Malden. 424 pp.

PORTER, W. P., BUDARAJU, S., STEWART, W. E. & RAMANKUTTY, N. 2000. Calculating climate effects on birds and mammals: impacts on biodiversity, conservation, population parameters, and global community structure. *American Zoologist* 40:597-630.

PIANKA, E. R. 1994. *Evolutionary Ecology*. 5^o ed. Harper Collins, New York. 365 pp.

OSEEN, K. L. & WASSERSUG, R. J. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia* 133:616-625.

RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.

RICKLEFS, R. E. & LOVETTE, I. J. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68:1142-1160.

ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436pp.

SCHOENER, T. W. 1983. Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Naturalist* 122(2):240-285.

SUTHERLAND, W. J., FRECKLETON, R. T. P., GODFRAY H. C. J., BEISSINGER, R., BENTON, T., CAMERON, D. D., CARMEL, Y., COOMES, A. D., COULSON, T., EMMERSON, M. C., HAILS, R. S., HAYS, G. C., HODGSON, D. J., HUTCHINGS, M. J., JOHNSON, D., JONES, J. P. G., KEELING, M. J., KOKKO, H., KUNIN, W. E., LAMBIN, X., LEWIS, O. T., MALHI, Y., MIESZKOWSKA, N., MILNER-GULLAND, E. J., NORRIS, K., PHILLIMORE, A. B., PURVES, D. W., REID, J. M., REUMAN, D. C., THOMPSON, K., TRAVIS, J. M. J., TURNBULL, L. A., WARDLE, D. A. & WIEGAND, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58-67.

WIENS, J. J. & DONOGHUE, M. J. 2004. Historical Biogeography, Ecology and Species Richness. *Ecology & Evolution* 19(12):639-44.

WHITTAKER, R. J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. 2^o ed. Oxford University Press, Oxford. 401 pp.

KIER, G., KREFT, H., LEE, T. M., JETZ, W., IBISCH, P. L., NOWICKI, C., MUTKE, J. & BARTHLOTT, W. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:9322-9327.

LOSOS, J. B. & RICKLEFS, R. E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457:830-836.

NOVOSOLOV, M., RAIJA, P. & MEIRI, S. 2013. The Island Syndrome in Lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22(2):184-191.

SCHLOTFELDT, B. E. & KLEINDORFER, S. 2006. Adaptive divergence in the Superb Fairy-wren (*Malurus cyaneus*): a mainland versus island comparison of morphology and foraging behaviour. *Emu-Austral Ornithology* 106(4):309-319.

TRIANANTIS, K. A., VARDINOYANNIS, K., TSOLAKI, E. P., BOTSARIS, I., LIKA, K. & MYLONAS, M. 2006. Re-approaching the small island effect. *Journal of Biogeography* 33:914-923.

VAN BUSKIRK, J. 2005. Local and landscape influence on Amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86(7):1936-1947

WELLS, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, London. 1.400 pp.

CAPÍTULO I

Estrutura temporal de comunidades de anuros costeiras

RESUMO

Fatores que podem limitar populações (ex. interações biológicas) atuam como filtros que podem organizar a estrutura de comunidades, permitindo o arranjo de espécies nas comunidades e suas variações no tempo e no espaço. Considerando que as comunidades insulares possuem dinâmicas diferentes que comunidades continentais e que a comparação entre esses fatores pode levar a determinar como esses fatores associados ao espaço e ao tempo influenciam a formação e manutenção das comunidades, os objetivos desse capítulo foram (1) determinar a estrutura da comunidade continental e insular e (2) entender como as variáveis meteorológicas influenciam na estrutura temporal da comunidade continental e insular (3) determinar a composição e distribuição temporal das espécies na comunidade. Foram amostradas mensalmente entre junho de 2010 a junho de 2011 e novembro de 2012 a março de 2013 uma comunidade continental e uma insular no litoral paranaense. As amostragens foram realizadas pelas metodologias de busca ativa com orientação visual e auditiva, amostragem em sítios de reprodução e armadilhas de interceptação e queda. Foram registradas 38 espécies sendo que, seis espécies ocorreram apenas em ilhas, sete apenas no continente e 25 espécies ocorrem nos dois locais. A comunidade da ilha tem menor riqueza de espécies e maior dominância que a comunidade do continente. Já, a comunidade do continente tem maior diversidade e equitabilidade sendo que esses padrões são explicados pelos modelos de distribuição das abundâncias de espécies que as comunidades se ajustaram. A atividade temporal das comunidades é influenciada pelo clima (temperatura e precipitação) sendo que os padrões temporais de abundância, riqueza de espécies e de sobreposição de nicho temporal identificados são oriundos da influência das variáveis meteorológicas e não geradas por interações bióticas, independente se é uma área continental ou insular.

PALAVRAS-CHAVE: Anurofauna, Ilha do Mel, Paranaguá e nicho temporal.

INTRODUÇÃO

Quando a idade e histórico de formação das ilhas continentais e da costa adjacente são conhecidos oferecem um experimento natural para examinar os processos que atuam na estruturação de comunidades biológicas. Isso ocorre porque esses ambientes fornecem perspectivas primárias dos padrões de especiação, reunião e estrutura de comunidades (ex. riqueza e abundâncias das espécies nas comunidades) (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009). Em ilhas as características das comunidades, como a riqueza de espécies, estão relacionadas a fatores como isolamento e tamanho da área (Kreft et al., 2008). Assim, com base na Teoria de Biogeografia de Ilhas, a riqueza de espécies de uma ilha ou local é relacionada com a área da ilha e com a distância do continente ou das populações de origem (Rosenzweig, 1995; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). No entanto, esses padrões ocorrem devido a ação de fatores que atuam em diferentes escalas espaciais e temporais tornando o padrão de estruturação mais complexo (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Ricklefs e Lovette, 2009).

O pool regional de espécies o qual de termina a composição e riqueza de espécies de uma comunidade de um determinado local estão relacionados a eventos que ocorrem em escalas maiores (ex. eventos geológicos) (Ricklefs, 1987) e fatores que atuam em pequena escala como heterogeneidade ambiental e interações interespecíficas (ex. predação e competição) (Schoener, 1983; Pianka, 1994). Entre os fatores abióticos heterogeneidade ambiental e os fatores meteorológicos locais são indicados como fatores importantes para a formação e manutenção das comunidades biológicas (Porter et al., 2000; Oseen e Wassarsug, 2002; Wells, 2007). Esses filtros podem organizar a estrutura das comunidades, permitindo o arranjo de espécies nas comunidades e suas variações no tempo e no espaço (Oseen e Wassarsug, 2002; Ricklefs e Lovette, 2009).

Para os anfíbios, que possuem estreita relação com o ambiente para execução de atividades biológicas (ex. reprodução e alimentação) e que tem atividade influenciada por fatores climáticos as variações dos fatores abióticos são mais proeminentes (Wells, 2007). A atividade sazonal e reprodutiva dos anuros é determinada por fatores abióticos como temperatura e precipitação (Oseen e Wassarsug, 2002; Wells, 2007; Hiert e Moura, 2010) e heterogeneidade de habitat por produzir segregação espacial das espécies nas comunidades (Kopp e Eterovick, 2006; Bastazini et al., 2007; Silva e

Rossa-Ferres, 2007) via competição de recursos espaciais, como local para vocalização e sítios de ovoposição (Crump, 1971; Wells, 2007), assumindo *a priori* que esses fatores podem ser considerados como recursos limitantes em algum momento para as espécies. A princípio, a grande sobreposição na utilização dos recursos e a dificuldade de experimentalmente determinar competição, tem levado ao aumento do poder de explicação das hipóteses associadas a outras possibilidades (Ernst e Roddell, 2006, 2008).

A compreensão da ação dos fatores bióticos e abióticos na estruturação temporal das comunidades de anuros em regiões costeiras (continentais e insulares), pode refinar o conhecimento sobre os mecanismos que promovem a reunião de comunidades. Isso porque apesar destas comunidades terem passado pelos mesmos filtros ambientais, as comunidades de ilhas podem apresentar dinâmicas e características, como baixa riqueza de espécies e alta dominância (Cap. II), diferentes das comunidades do continente (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Cap. II). As diferenças entre comunidades do continente e de ilhas podem ter sido geradas pelo período de “relaxamento” que a fauna passou durante o quaternário devido a colonização de novas áreas, conexão ou isolamento de populações, aumento ou redução do tamanho populacional, divergências evolutivas e extinções (Triantis et al., 2008; Losos e Ricklefs, 2009) devido a eventos de transgressões e regressões marinhas. Da mesma forma, esses efeitos resultaram na alterações em características de história de vida e comportamentais das espécies, como diminuição no tamanho e aumento na amplitude de nicho das espécies (Novosolov et al., 2013).

As variáveis climáticas são determinantes para a atividade dos anuros em regiões tropicais (Conte e Rossa-Ferres, 2006; Bastazini et al., 2007; Boquimpani-Freitas et al., 2007; Wells, 2007). No entanto, a influência desses fatores na dinâmica de comunidades continentais e insulares sobre uma mesma perspectiva temporal é incipiente. Apenas um estudo foi realizado em áreas continentais e insulares e os resultados indicam que localmente, durante o período reprodutivo, ocorre intensa sobreposição na atividade temporal e utilização espacial entre as espécies, os quais são dependentes das características reprodutivas (modo reprodutivo) das espécies nas comunidades (Zina et al., 2010).

Considerando que as comunidades insulares possuem dinâmicas diferentes e que a comparação entre continente e ilhas podem levar a determinar como os fatores associados ao espaço e ao tempo influenciam a formação e manutenção das

comunidades, os objetivos foram (1) determinar a estrutura da comunidade continental e insular e (2) entender como as variáveis meteorológicas influenciam na estrutura temporal da comunidade continental e insular e (3) determinar a composição e distribuição temporal das espécies na comunidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi conduzido em uma comunidade continental e uma insular do litoral norte do estado do Paraná, Brasil (Figura 1). A planície litorânea paranaense tem a ocorrência de morros e colinas, área de 6.600 km² e 90 km de extensão (Ângulo, 2004). O clima é subtropical úmido mesotérmico com verão quente (Cfa segundo Koppen) em que as temperaturas são superiores a 22°C no verão e a precipitação média anual é entre 1.800 e 2.100 mm distribuídos ao longo do ano (Maack, 2012). A região está na Mata Atlântica e localmente a vegetação pode ser classificada em duas fitofisionomias: áreas mangues e restingas e áreas de floresta ombrófila densa de terras baixas (FODTB) que ocorrem até 20 m de altitude (Maack, 2012).

As formações geológicas são de sedimentos continentais e costeiros (cordões litorâneos e estuarinos) e foram determinadas pelas variações do nível do mar durante o Quaternário em dois eventos geológicos, a Transgressão de Cananéia e a Transgressão de Santos (Ângulo, 2004). Durante a Transgressão de Cananéia ocorrida a ± 120 mil anos, o mar encontrava-se a oito metros acima do nível atual o que deixava a Serra do Mar em contato direto com o Oceano Atlântico (Ângulo, 2004). Neste momento, a planície litorânea e as ilhas que existem atualmente, como a Ilha do Mel, estavam submersas ou estavam reduzidas a pequenas ilhas (Ângulo, 2004). Após esse período, ocorreu uma fase regressiva do oceano (± 20 mil anos) que ampliou a planície litorânea, que passou a englobar as ilhas atuais como montanhas (Ângulo, 2004). Posteriormente, durante a Transgressão de Santos (± 6 mil anos) ocorreu a elevação do nível do mar (± 3.5 m acima do nível atual), seguida por uma pequena retração que definiu a conformação atual do litoral e acarretou na formação da maior parte da Ilha do Mel e de outras ilhas (Ângulo, 2004).

O estudo foi conduzido na Unidade de Conservação (UC) Florestas Estadual Floresta do Palmito (25°35'S, 48°33'O) que tem relevo plano com área de 5.3 km² e na Ilha do Mel (25°30'S, 48°20'O) que tem área de 28 km² e relevo plano com a ocorrência de morros (altitude máxima de 151 m). Na Ilha do Mel o estudo foi realizado na UC Estação Ecológica Ilha do Mel e no Parque Estadual Ilha do Mel. As duas localidades tem vegetação de restinga, mangue e áreas de FODTB (Maack, 2012). Em cada localidade foram amostrados ambientes secos no interior da mata por transectos e sítios de reprodução como poças, lagos artificiais e riachos. Os sítios de reprodução amostrados na Ilha do Mel foram dois riachos com fundo rochoso no interior da mata, cinco poças com vegetação arbustiva no interior e em área aberta com borda de mata e, um lago no interior da mata (artificial). Em Paranaguá os sítios de reprodução amostrados foram dois riachos no interior da mata com fundo arenoso e cinco poças em borda de mata.

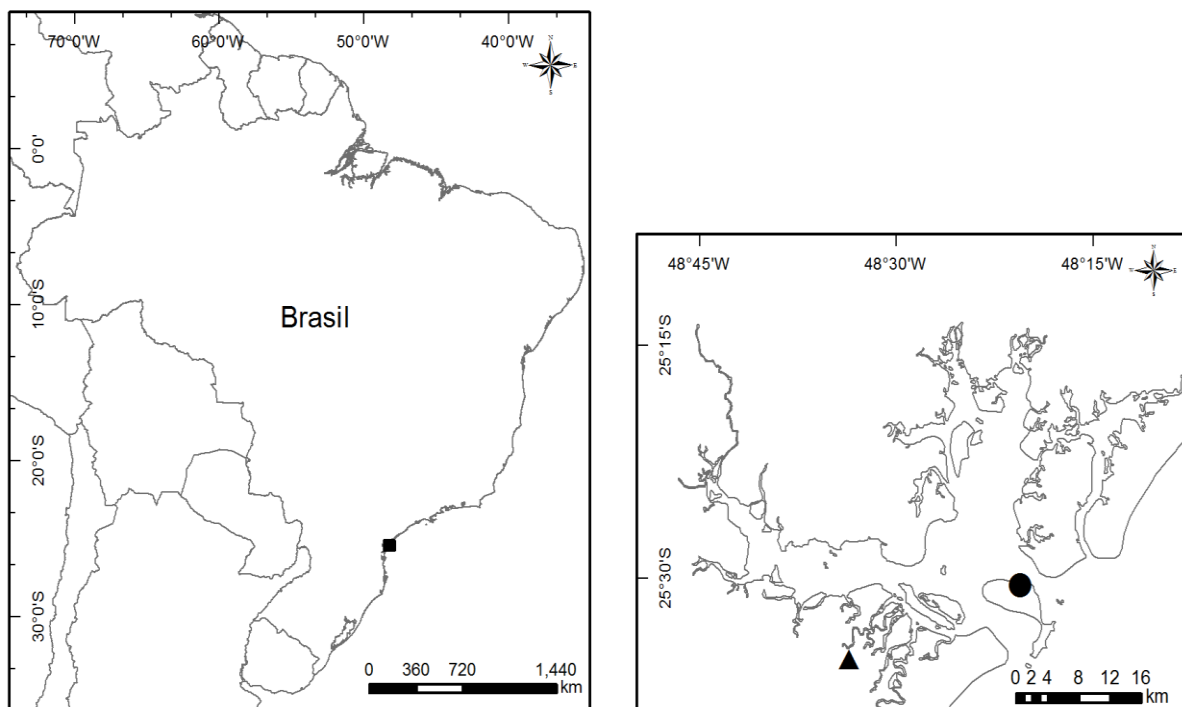


Figura 1: Mapa do Brasil com o estado do Paraná em preto, em destaque a região costeira do Paraná com a localização das comunidades de Ilha do Mel (círculo) e Paranaguá (triângulo).

Amostragem

Foram realizadas 17 amostragens mensais em cada localidade, sendo que, 12 amostragens foram realizadas entre os meses de julho de 2010 a junho de 2011 e cinco amostragens entre os meses de novembro de 2012 a março de 2013. Cada uma com

duração de quatro dias/noites com esforço amostral de duas pessoas totalizando 68 dias de amostragem em cada área. As amostragens foram de levantamento em sítios de reprodução (Crump e Scott Jr., 1994), busca ativa, busca auditiva (Scott Jr. e Woodward, 1994) e armadilhas de interceptação e queda *pitfall trap* (Corn, 1994), apenas na Ilha do Mel. A execução das metodologias teve como objetivo inventariar e estimar a abundância das espécies com base no número de machos em atividade de vocalização (a maior abundância ao longo da noite) ou, ainda, o número de indivíduos registrados visualmente (busca ativa), quando a espécie não foi encontrada em atividade de vocalização (Bertoluci e Rodrigues, 2002).

Os métodos de busca ativa e auditiva foram executadas durante seis horas de amostragem/dia (17:30 - 23:30 h) nos sítios de reprodução e transecções no interior da mata os quais foram amostrados separadamente durante quatro dias por mês. Em cada área foram estabelecidos 1 km de transecções (4 transecções de 250 metros por três metros de largura) que foram vistoriadas durante duas noites por mês. A ordem de amostragem das transecções foi definida por sorteio. O esforço amostral total realizado nas transecções foi de 204 h de amostragem (34 dias/6h pessoa dia) em cada local. A amostragem nos sítios de reprodução foi executada durante dois dias em cada amostragem sendo executada durante 20 minutos nos corpos hídricos (riachos, lagos e poças) pré-determinados em cada área.

As armadilhas de interceptação e queda, foram instaladas na Estação Ecológica Ilha do Mel e Parque Estadual Ilha do Mel (quatro estações em cada local). As estações foram instaladas em “Y” com 10 m de distância entre os vértices, totalizando 60 m de cerca guia. Cada estação foi constituída de quatro baldes plásticos de 50 l, entre os baldes foram instaladas cercas guias com 70 cm de altura e no interior dos baldes foram dispostas placas de isopor para evitar morte acidental de animais. As armadilhas permaneceram abertas durante os quatro dias de amostragem totalizando 96 h/balde por mês e foram vistoriadas a cada 12 h.

Os indivíduos capturados foram identificados, fotografados, liberados ou coletados como exemplar testemunho da localidade (*voucher*). Quando não foi possível a identificação das espécies em campo por características morfológicas, foi gravado o canto e coletado o indivíduo para auxiliar na identificação em laboratório. Os exemplares coletados foram mortos conforme a Resolução N°301, de 8 de Dezembro de 2012 Conselho Federal de Biologia e serão tombados na coleção científica herpetológica do Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI). O estudo foi

conduzido sob autorização ambiental de nº 23536-1 do ICMbio e 227.10 do Instituto Ambiental do Paraná.

Análise de Dados

Para comparar a riqueza observada com a riqueza estimada para cada área utilizamos o estimador não-paramétrico Chao 2 (Gotelli e Cowell, 2010). Este estimador de riqueza é baseado no número de espécies que ocorrem unicamente em uma ou duas amostras e é calculado com os dados de presença e ausência das espécies por evento de amostragem. Atualmente, os estimadores não-paramétricos baseados nas informações de espécies raras, são considerados os mais eficientes por apresentarem melhor desempenho na estimativa de riqueza mínima de espécies das comunidades em diferentes escalas espaciais (Magurran, 2011). A análise foi calculada a partir de 1000 aleatorizações no programa EstimateS versão 8.2.0 (Colwell, 2009).

Considerando que existe variação da riqueza de espécies das comunidades como consequência do esforço amostral comparamos a riqueza de espécies das comunidades através de análises de curvas de rarefação, que utiliza as variáveis abundância e riqueza de espécies de cada comunidade (Magurran, 2011). Este método permite a comparação da riqueza de espécies entre comunidades com diferentes esforços amostrais (Gotelli e Colwell, 2010; Magurran, 2011). O software PAST (Hammer et al., 2001) foi utilizado para gerar as curvas de rarefação.

Ainda, com base nos dados de abundância foram ajustadas curvas de distribuição de abundância para cada comunidade, assim, foram ajustados cinco modelos de distribuição de abundância: Log-normal, Zipf, Zipf-Mandelbrot (Modelos estatísticos), Série geométrica e Broken-Stick (Modelos biológicos) (McGill et al., 2007; Magurran, 2011). Os modelos de distribuição de espécies foram ajustados através da função *Radfit* na biblioteca Vegan 1.8-2 (Oksanen et al., 2010) do software estatístico R, versão 3.0.1 (R Core Team, 2013). A seleção do modelo com melhor ajuste aos dados foi feita utilizando-se o Critério de Akaike (AIC), onde os modelos que possuem o menor valor de AIC apresentam o melhor ajuste aos dados de abundância das espécies (Johnson e Omland, 2004). Além disso, estimou-se também o seu desvio e o ΔAIC , que é a diferença no valor de AIC de um modelo em relação ao modelo de melhor ajuste (menor valor de AIC). Valores de ΔAIC maiores do que dois (2) implicam em modelos com graus diferentes de informação (Johnson e Omland, 2004).

Calculamos os índices de diversidade, dominância e equitabilidade das comunidades para descrever a estrutura de cada comunidade. Para o cálculo da diversidade de espécies utilizamos o índice de diversidade alfa de Fisher que é pouco influenciado pelo tamanho da amostra ou pela abundância das espécies mais comuns (Magurran, 2011). Já, para a dominância utilizamos o índice de Simpson (D) onde o valor do índice indica o grau de dominância e reflete a probabilidade de dois indivíduos escolhidos ao acaso na comunidade pertencerem à mesma espécie. A equitabilidade foi calculada pelo índice de equitabilidade de Simpson ($E_{1/D}$) que é calculado dividindo a forma recíproca do índice de Simpson pelo número de espécies da amostra (Magurran, 2011). Os limites dos índices de equitabilidade e dominância ocorrem entre 0 a 1 sendo que os valores mais próximo de 1 indicam maior dominância e equitabilidade. Esses índices são pouco influenciados pela riqueza total de espécies e são calculados principalmente com base na abundância de cada espécie na comunidade, sendo considerados dentre as métricas disponíveis as medidas mais robustas (Magurran, 2011). Essas análises foram executadas no programa PAST versão 2.17b (Hammer et al., 2001).

Para caracterizar as tendências de variações temporais de atividade das comunidades utilizamos a análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS: *nonmetric multidimensional scaling*). O nMDS foi construído sobre uma matriz de distância de Bray-Curtis (dissimilaridade entre as estações) baseado na abundância das espécies. Para reduzir a influência de espécies muito abundantes, os dados de abundância foram transformados pelo método de Hellinger (Legendre e Gallagher, 2001). Desta forma, as matrizes de dados foram estruturadas como matrizes de abundância por comunidade em cada estação de amostragem. A distorção da ordenação pelo nMDS em relação à matriz de similaridade original foi determinada através da estatística chamada "stress" (S), cujos valores indicam os seguintes níveis de ajuste: 0.40 = ajuste fraco, 0.20 = regular, 0.10 = bom, 0.05 = excelente e 0.0 = perfeito (Rohlf, 2000). A análise foi realizada no software estatístico R, versão 3.0.1 pacote *vegan* (R Core Team, 2013).

Foi usada uma análise de componentes principais para reduzir a dimensão das variáveis (Legendre e Legendre, 1998) meteorológicas temperatura máxima, média e mínima (°C), umidade relativa do ar (%) e precipitação mensal (mm) devido à colinearidade inerente dessas variáveis. O critério de Broken Stick foi utilizado para a seleção dos eixos ou componentes principais (PC), considerando-se informativo para as

análises seguintes os componentes (PCs) que apresentarem valor maior do que a distribuição esperada ao acaso (Jackson, 1993). Assim, para avaliar a relação entre os descritores ambientais e a riqueza e abundância dos anuros foi usada uma regressão linear onde a riqueza e abundância mensal foram as variáveis resposta e os eixos do PCA a variável preditora. Os dados meteorológicos foram obtidos no Sistema Meteorológico do Estado do Paraná (SIMEPAR) e as análises foram realizadas no software estatístico R, versão 3.0.1 pacote *vegan* (R Core Team, 2013).

Considerando que existe variação temporal na atividade de espécies de anuros em uma comunidade, testamos a existência de partilha de nicho temporal das espécies para cada comunidade em diferentes escalas temporais. Assim, para cada localidade foi testada a existência de partilha na atividade temporal (1) entre as estações do ano (inverno, primavera, verão e outono) e (2) dentro de cada estação do ano. Para as análises foi considerado como inverno os meses de junho, julho e agosto, primavera os meses de setembro, outubro e novembro, verão os meses de dezembro, janeiro e fevereiro e outono março, abril e maio.

A sobreposição de nicho temporal foi calculada com base na abundância das espécies (porcentagem de ocorrência das abundâncias) através do Índice de Pianka (Castro-Arellano et al., 2010). O índice de sobreposição de nicho temporal varia entre 0 e 1 sendo que quanto mais próximo de 0 menor é a sobreposição de nicho e quanto mais próximo de 1 maior é a sobreposição. As análises foram realizadas no programa Time Overlap com o algoritmo Rosario que foi idealizado especificamente para estimativas de dados temporais (Castro-Arellano et al., 2010), a partir de 10.000 aleatorizações. Este algoritmo mantém a estrutura empírica dos dados ao criar cenários simulados entre as interações. A cada simulação são calculados os valores simulados de sobreposição e ao final das aleatorizações se determina valores de probabilidade de ocorrência da hipótese nula, neste contexto a ausência de partilha temporal.

RESULTADOS

A riqueza total é de 36 espécies sendo que, 14 são comuns nas duas localidades, 19 espécies foram registradas apenas em Paranaguá e quatro ocorreram apenas na Ilha do Mel. As espécies registradas estão distribuídas em dez famílias: Brachycephalidae, Centrolenidae, Craugastoridae, Hemiphractidae, Hylodidae, Odontophrynidae (1

espécie cada família), Bufonidae (2 espécies), Microhylidae (3 espécies), Leptodactylidae (6 espécies) e Hylidae (19 espécies) (Tabela 1). Destas, Bufonidae, Centrolenidae e Cycloramphidae foram registradas apenas no continente e Hylodidae apenas na ilha (Tabela 1).

A riqueza de espécies de Paranaguá é superior à riqueza da Ilha do Mel (Figura 2 e Tabela 2) sendo que, para uma abundância de 1500 indivíduos a riqueza em Paranaguá é de 31 espécies e na Ilha do Mel é de 18 espécies. A riqueza de espécies registrada nas comunidades é próxima a riqueza mínima estimada pelo Índice Chao 2 (Tabela 2). Além de maior riqueza de espécies a comunidade de Paranaguá teve maior abundância, diversidade, e equitabilidade que a comunidade da Ilha do Mel (Tabela 2). A comunidade da Ilha do Mel possui uma maior dominância que a comunidade de anuros de Paranaguá (Tabela 2). Em Paranaguá as espécies mais abundantes foram *D. elegans*, *D. minutus* e *S. imbegue* e as menos abundantes foram *B. hylax*, *P. maculiventris* e *E. bicolor*. Já na Ilha do Mel as espécies mais abundantes foram *S. imbegue*, *S. tymbamirim* e *L. bokermanni* e as menos abundantes *C. caramaschii*, *C. leucostica* e *S. incurssatus* (Tabela 1).

Analisando a distribuição da abundância de espécies, a comunidade de Paranaguá foi ajustada para os modelos Série geométrica e Zipf-Mandelbrot e a comunidade da Ilha do Mel foi ajustada no modelo Zipf-Mandelbrot (Tabela 3).

Tabela 1: Espécies de anfíbios anuros registradas nas comunidades de Paranaguá e Ilha do Mel e respectivas abundâncias e locais de registro. Ab = abundância total; Tra = transectos no interior da mata; Ri = riacho no interior da mata; Po = poças e La = lago artificial.

Famílias/Espécies	Paranaguá		Ilha do Mel						
	Ab	Tra	Ri	Po	Ab	Tra	Ri	Po	La
Família Brachycephalidae									
1. <i>Ischnocnema</i> aff. <i>guentheri</i>	10	■			3	■			
Família Bufonidae									
2. <i>Rhinella abei</i> (Baldissera-Jr., Caramaschi & Haddad, 2004)	109	■	■						
3. <i>Dendrophryniscus leucomystax</i> Izecksohn, 1968	80	■	■	■					
Família Centrolenidae									
4. <i>Vitreorana uranoscopa</i> (Müller, 1924)	9		■						
Família Craugastoridae									
5. <i>Haddadus binotatus</i> (Spix, 1824)	18	■		■	2	■			
Família Hemiphractidae									
6. <i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i>	8	■			5	■			■
Família Hylidae									
7. <i>Aplastodiscus albosignatus</i> (A. Lutz & B. Lutz, 1938)	6		■	■					
8. <i>Bokermannohyla hylax</i> (Heyer, 1985)	3	■	■	■					
9. <i>Dendropsophus elegans</i> (Wied-Neuwied, 1824)	250		■	■					
10. <i>D. berthalutzae</i> (Bokermann, 1962)	80			■					
11. <i>D. minutus</i> (Peters, 1872)	239	■		■	2			■	
12. <i>D. wernerii</i> (Cochran, 1952)	66			■					
13. <i>Hypsiboas albomarginatus</i> (Spix, 1824)	55	■							
14. <i>H. faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	78			■					
15. <i>Itapotihyla langsdorffii</i> (Duméril & Bibron, 1841)	22	■	■						
16. <i>Phyllomedusa distincta</i> A. Lutz in B. Lutz, 1950	15			■					
17. <i>Scinax argyreornatus</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	40	■			2	■		■	

18. <i>S. fuscovarius</i> (A. Lutz, 1925)	97				3				
19. <i>S. imbegue</i> Nunes, Kwet & Pombal, 2012	281				890				
20. <i>S. littoralis</i> (Pombal & Gordo, 1991)	9								
21. <i>S. perereca</i> Pombal, Haddad & Kasahara, 1995	17				1				
22. <i>S. aff. perpusillus</i>	78				59				
23. <i>S. rizibilis</i> (Bokermann, 1964)	12				30				
24. <i>S. tymbamirim</i> Nunes, Kwet & Pombal, 2012	157				200				
25. <i>Trachycephalus mesophaeus</i> (Hensel, 1867)	5								
Família Hylodidae									
26. <i>Crossodactylus</i> aff. <i>caramaschii</i>					1				
Família Leptodactylidae									
27. <i>Leptodactylus</i> aff. <i>bokermanni</i>	150				180				
28. <i>L. aff. latrans</i>	30				150				
29. <i>L. notoaktites</i> Heyer, 1978	3								
30. <i>Physalaemus</i> sp.					15				
31. <i>Physalaemus maculiventris</i> (Lutz, 1925)	1								
32. <i>Physalaemus</i> aff. <i>spiniger</i>	88								
Família Microhylidae									
33. <i>Chiasmocleis leucosticta</i> (Boulenger, 1888)					1				
34. <i>Elachistocleis bicolor</i> (Valenciennes in Guérin-Ménéville, 1838)	4				5				
35. <i>Stereocyclops incrassatus</i> Cope, 1870"1869"					2				
Família Odontophrynidae									
36. <i>Proceratophrys boiei</i> (Wied-Neuwied, 1825)	13								
Total	2033	21	10	20	1550	16	6	5	3

Tabela 2: Riqueza e abundância observada, riqueza estimada, índice de dominância, equitabilidade e, diversidade estimada (com intervalo de confiança) para a comunidade de Paranaguá e Ilha do Mel no estado do Paraná durante os meses de julho de 2010 e março de 2013.

	Paranaguá	Ilha do Mel
Riqueza observada	32	18
Riqueza estimada (Chao 2)	32 (32-32.7)	20.5 (18.4-33.65)
Riqueza da rarefação (1500 indivíduos)	31	18
Abundância	2033	1550
Diversidade (α)	5.4 (± 0.39)	2.86 (± 0.26)
Equitabilidade (1-D)	0.92	0.62
Dominância (D)	0.07	0.37

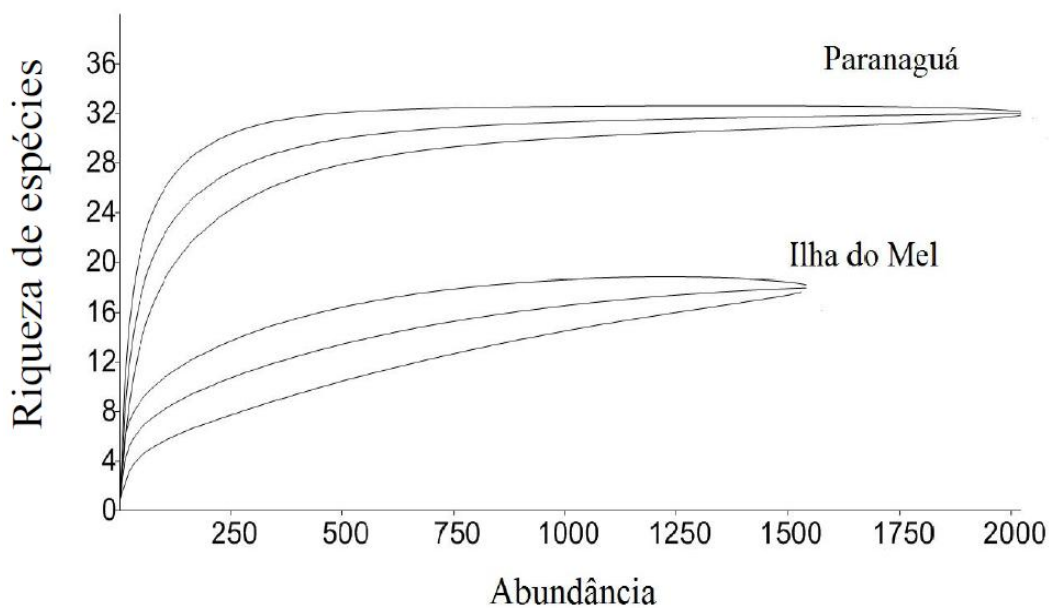


Figura 2: Curvas de Rarefação do número de espécies ponderadas pela abundância de indivíduos de anuros na Ilha do Mel e em Paranaguá entre os meses de julho de 2010 e março de 2013.

Tabela 3: Modelos de distribuição de abundância, ajustes e valores dos critérios de informação de Akaike (AIC) e do delta Δ AIC para os modelos de distribuição das abundância de espécies para Paranaguá e Ilha do Mel. Modelos com Δ AIC inferior a duas unidades são igualmente informativos.

Paranaguá			
Modelo	Deviance	AIC	Δ AIC
Série geométrica	31.122	201.043	0
Zipf-Mandelbrot	28.091	202.012	0.97
Log-normal	31.122	288.151	87.108
Broken-Stick	136.868	304.789	103.746
Zipf	344.526	516.447	315.404
Ilha do Mel			
Zipf-Mandelbrot	6.492	91.308	0
Série geométrica	18.014	98.829	7.521
Log-normal	18.597	101.412	10.104
Zipf	42.888	125.704	34.396
Broken-Stick	104.123	182.938	91.63

Um único eixo de componentes principais é suficiente para explicar a variação nos dados abióticos para as duas comunidades, de acordo com a partição de variação por broken-stick. Para ambas as comunidades o primeiro componente é formado pelas variáveis temperatura máxima, mínima, média e a precipitação, todas correlacionadas positivamente com o eixo (Tabela 4). Nesse eixo a variável umidade relativa possui um efeito negativo. Assim, o primeiro componente principal reflete as variações de temperatura e precipitação nos locais. Esse componente explica 84% da variação dos dados para a comunidade de Paranaguá e 76 % da variação nos dados abióticos para a Ilha do Mel.

A riqueza e a abundância mensal da comunidade de anuros de Paranaguá são relacionadas com as variáveis climáticas (PC1, $R = 0.73$, $p < 0.01$ e $R = 0.67$, $p = 0.01$, respectivamente). Da mesma forma, para a Ilha do Mel a riqueza e abundância mensal das espécies são relacionadas com as variáveis climáticas (PC1, $R = 0.75$, $p < 0.001$ e $R = 0.85$, $p < 0.001$, respectivamente).

Tabela 4: Valores da correlação das variáveis abióticas com o primeiro eixo da análise de componentes principais. Tmax = Temperatura máxima, Tmin = temperatura mínima, Tmed = temperatura média, Prec = precipitação e Umi = umidade relativa do ar (%).

Variável abiótica	Correlação	
	Ilha do Mel	Paranaguá
Tmax	0.97	0.81
Tmin	0.98	0.98
Tmed	0.99	0.99
Prec	0.94	0.97
Umi	-0.6	-0.79

Sazonalmente, a comunidade de Paranaguá teve grande diferença na riqueza de espécies entre os meses do ano sendo que, a maior riqueza de espécies e abundância foi entre os meses de novembro a janeiro e menores valores entre os meses de maio a julho (Figura 2). A comunidade da Ilha do Mel apresentou pequena variação da riqueza de espécies durante os meses do ano e a maior riqueza de espécies foi nos meses de setembro, dezembro, fevereiro e março e a menor riqueza em junho a agosto. Já, as maiores abundâncias foram nos meses de dezembro a fevereiro e os meses com as menores abundâncias foram maio a julho (Figura 3).

A atividade temporal dentro de cada comunidade é semelhante porque a congruência entre as ordenação das estações do ano ocorreu independentemente da localização geográfica da comunidade (Figura 4). No entanto, é possível identificar pequenas variações da posição em relação aos dois eixos. Para as duas localidades, o primeiro eixo do nMDS separa as estações do inverno das estações de verão e primavera. Para a Ilha do Mel este eixo separa também a estação do outono. O segundo eixo separa o inverno do outono das demais estações na Ilha do Mel e em Paranaguá separa o inverno e primavera do verão e outono.

As comunidades de Paranaguá e Ilha do Mel não tem maior sobreposição de nicho temporal entre as estações do ano do que esperado ao acaso (sobreposição de nicho médio observada = 0.62, $p = 0.62$ e sobreposição de nicho médio observada = 0.48, $p = 0.595$, para Paranaguá e Ilha do Mel respectivamente). Quando analisamos o padrão de distribuição temporal dentro de cada estação, a sobreposição não é maior que a esperada ao acaso para a Ilha do Mel nas estações do inverno (sobreposição de nicho médio observada = 0.45, $p = 0.95$), primavera (sobreposição de nicho médio observada = 0.41, $p = 0.84$), verão (sobreposição de nicho médio observada = 0.23, $p = 0.10$) e outono (sobreposição de nicho médio observada = 0.34, $p = 0.81$). Da mesma forma,

para Paranaguá não ocorre sobreposição temporal nas estações do verão (sobreposição de nicho médio observada = 0.43, $p = 0.06$), outono (sobreposição de nicho médio observada = 0.20, $p = 0.64$) e inverno (sobreposição de nicho médio observada = 0.23, $p = 0.56$). No entanto, para a comunidade de Paranaguá na primavera a sobreposição temporal é maior que o esperada ao acaso (sobreposição de nicho médio observada = 0.39, $p = 0.001$), indicando segregação temporal entre as espécies.

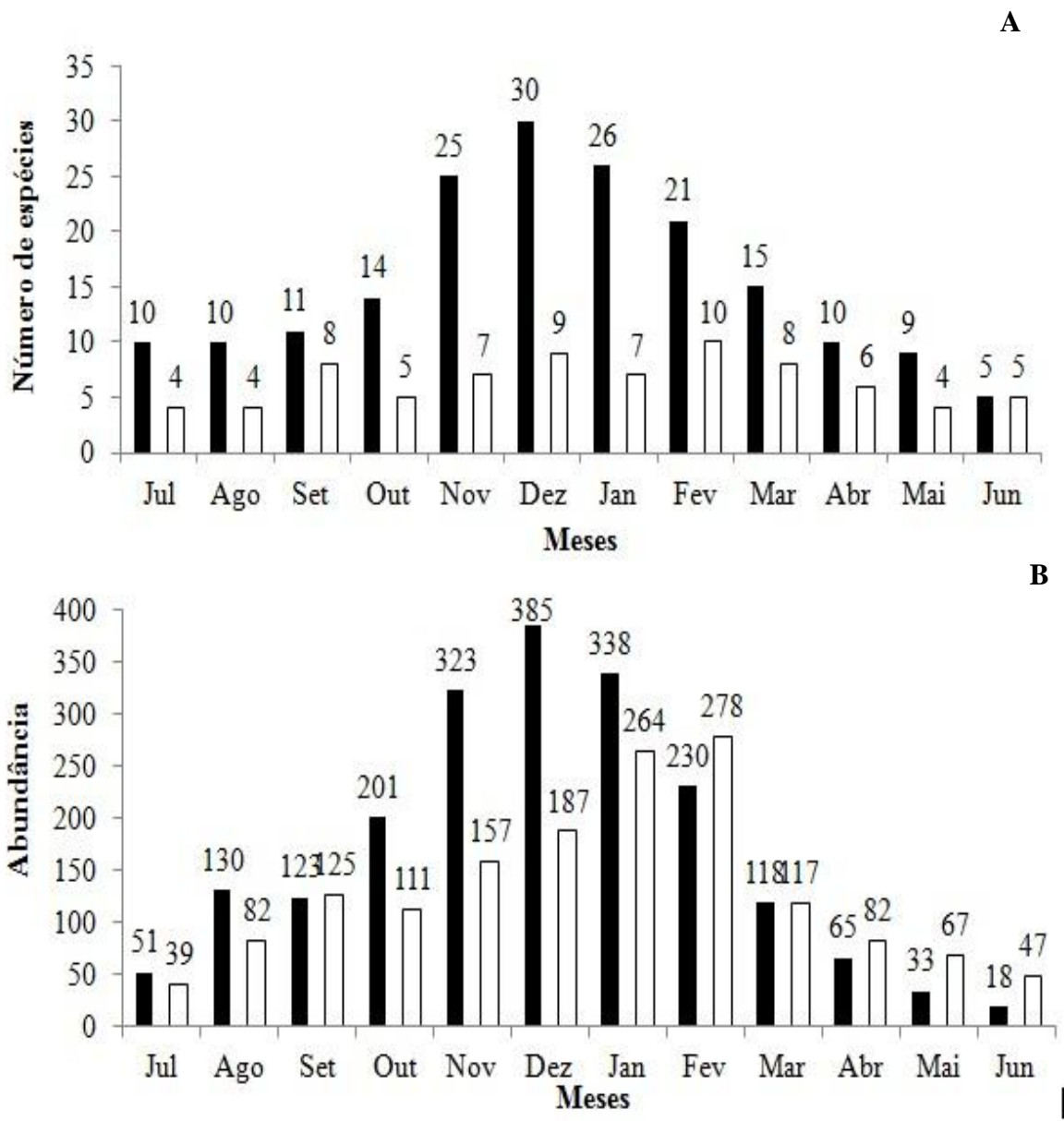


Figura 3: Riqueza (A) e abundância (B) de espécies para as localidades de Paranaguá (barras pretas) e Ilha do Mel (barras brancas) durante os meses de julho de 2010 a junho de 2011.

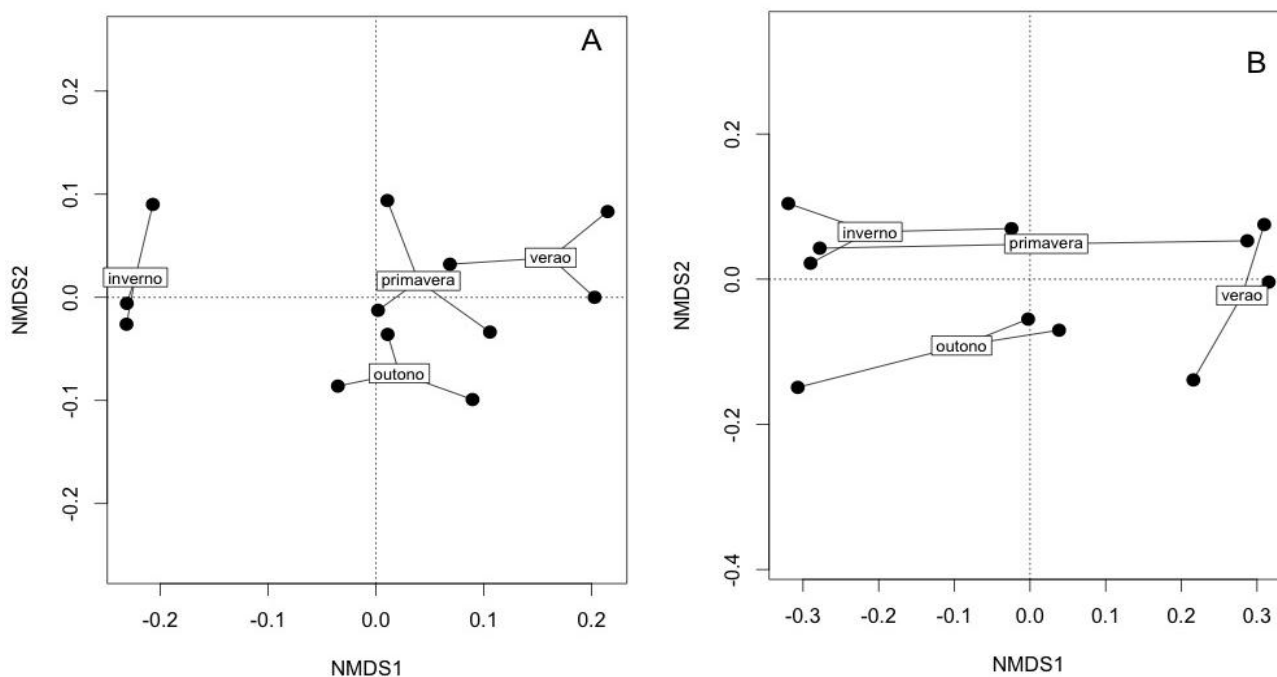


Figura 4. Posição das estações do ano no espaço reduzido formado pelos eixos do Escalonamento Multidimensional não Métrico (nMDS) para a localidade de Ilha do Mel (A, STRESS = 0,06) e Paranaguá (B, STRESS = 0,02) entre julho de 2010 e junho de 2011.

DISCUSSÃO

Ilhas possuem menor riqueza de espécies e diversidade do que comunidades no continente embora existam exceções (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Kier et al., 2009). Nossos resultados indicam que a comunidade de anuros insular, devido ao maior grau de dominância, tem menor riqueza e diversidade quanto comparada com a comunidade do continente. A comunidade de anuros da ilha tem 14 espécies a menos do que a comunidade do continente. Assim, existe uma maior homogeneidade na relação entre abundância e número de espécies em Paranaguá o que propicia uma maior diversidade e equitabilidade quando comparada a Ilha do Mel. Em contra partida, a alta dominância na Ilha do Mel deve-se a inversão dessas características. Isso pode ser observado, na comunidade de anuros da Ilha do Mel, pela ocorrência de poucas espécies muito abundantes (ex. *S. imbegue*, *L. latrans* e *L. bokermanni*) e a ocorrência de várias espécies pouco abundantes (ex. *I. guentheri*, *H. binotatus*, *C. caramaschii*, *C. leucosticta* e *S. incrassatus*).

O modelo de série geométrica, que melhor descreve a distribuição de abundância na comunidade de Paranaguá, tem como premissa a existência de uma divisão

hierárquica dos recursos na comunidade (McGill et al., 2007; Magurran, 2011), o que propicia uma maior equitabilidade e diversidade e menor dominância como indicado pelos nossos resultados. Assim, o ajuste da comunidade a este modelo reflete uma condição do habitat continental, que tende ter maior estabilidade e heterogeneidade ambiental e por consequência maior disponibilidade de recursos que ilhas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007), resultando em comunidades com maiores riqueza, diversidade e equitabilidade.

O modelo Zipf-Mandelbrot reflete uma condição limitada de recursos (McGill et al., 2007), geralmente registrada em habitats de baixa complexidade como ilhas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007) e poças por estares em área aberta. Assim, com esta limitação as comunidades teriam características como alta dominância representadas por poucas espécies muito abundantes, consequentemente baixa diversidade e equitabilidade como na Ilha do Mel. Possivelmente as mesmas características são encontradas para as poças em Paranaguá se observarmos a abundância das espécies nesses ambientes onde *D. minutus* e *S. imbegue* são as espécies com alto grau de dominância.

As comunidades estudadas tem variações na riqueza e abundância das espécies ao longo do ano correlacionadas às influências das variáveis climáticas temperatura (máxima, média e mínima) e precipitação, como registrada para outras comunidades na Mata Atlântica (Conte e Rossa-Feres, 2007; Armstrong e Conte, 2010; Zina et al., 2010). Assim, as diferenças de temperaturas e níveis de precipitação ao longo do ano (entre as estações) resultam em uma variação temporal de atividade nas comunidades. Como, as análises de sobreposição de nicho temporal, que são baseadas na teoria de competição, indicam que a atividade das espécies não é mais provável do que se espera ao acaso (salvo a estação da primavera em Paranaguá) as variações temporais identificadas nas comunidades são produto de respostas individualísticas (ex. restrições fisiológicas) aos fatores abióticos.

Embora na primavera em Paranaguá exista uma partilha temporal é mais provável que essa partilha seja derivada do aumento da riqueza de espécies em atividade de vocalização e consequentemente da abundância de espécies nas comunidades, nos meses de outubro e novembro devido ao estímulo das variáveis climáticas temperatura e precipitação. Assim, a diferença na abundância das espécies entre os meses de setembro e novembro, meses que constituem a primavera, levaram a partilha temporal indicando que ela não está relacionada a qualquer forma de interação biótica.

Com base em nossos resultado as comunidades insulares apresentam características de estrutura diferenciada das comunidades continentais onde em pequena escala ilhas são menos ricas e diversas que comunidades do continente e temporalmente, independente da posição da comunidade o clima é responsável pelos padrões de variação temporal de atividade das espécies nas comunidades.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ÂNGULO, R. J. 2004. Mapa do Cenozóico do litoral do Estado do Paraná. *Boletim Paranaense de Geociências* 55:25-42.

ARMSTRONG, C. G. & CONTE, C. E. 2010. Taxocenose de anuros (Amphibia: Anura) em uma área de Floresta Ombrófila Densa no Sul do Brasil. *Biota Neotropica* 10(1):039-046.

BASTAZINI, C. V., MUNDURUCA, J. F. V., ROCHA, P. L. B. & NAPOLI, M. F. 2007. Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the Restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. *Herpetologica* 63:459-471.

BOQUIMPANI-FREITAS, L., MARRA, R. V., VAN SLUYS, M. & ROCHA, C. F. D. 2007. Temporal niche of acoustic activity in anurans: interspecific and seasonal variation in a neotropical assemblage from south-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 28:269-276.

CASTRO-ARELLANO, I., LACHER, T. E., WILLIG, M. R. & RANGEL, T. F. 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in Ecology & Evolution* 1:311-318.

COLWELL, R. K. 2009. *EstimateS: statistical estimation of species richness and hared species from samples*. Versão 8.2.0. Disponível em <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Acesso em maio de 2013

CONTE, C. E. & ROSSA-FERES, D. C. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23(1):162-175.

CONTE, C. E. & ROSSA-FERES, D. C. 2007. Riqueza e distribuição espaço temporal de anuros em um remanescente de Floresta de Araucária no sudeste do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 24(4):1025-1037.

CORN, P. S. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. of species co-occurrence. Pp. 118-125 in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W. Hayek, L. C. E Foster, M. S. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*, Smithsonian Institution Press, Washington.

CRUMP, M. L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occasional papers of the museum of natural history, the University of Kansas* 3:1-62.

CRUMP, M. L. & SCOTT JR., N. J. 1994. Visual encounter surveys. Pp. 84-92 in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R.W. & Foster, M. S. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institute Press, Washington.

ERNST, R. & RÖDEL, M. O. 2006. Community assembly and structure of tropical leaf-Litter anurans. *Ecotropica* 12:113-129.

ERNST, R. & RÖDEL, M. O. 2008. Patterns of community composition in two tropical tree frog assemblages: separating spatial structure and environmental effects in disturbed and undisturbed forests. *Journal of Tropical Ecology* 24:111-120.

GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K. 2010. Estimating species richness. Pp. 39-54 in Magurran, A. E. & McGill, B. J. (eds.). *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford.

GRUEBER, C. E., NAKAGAWA, S., LAWS, R. J., & JAMIESON, I. G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24(4):699-711.

JOHNSON, J. B. & OMLAND, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19:101-108.

HAMMER, Ø., HARPER, D., & RYAN, P. D. 2001. *PAST: Paleontological Statistic Software Package for Education and Data Analyses*. Paleontologia Eletrônica 4:9.

HIERT, C. & MOURA, M. O. 2010. Abiotic correlates of temporal variation of *Hypsiboas leptolineatus* (Amphibia: Hylidae). *Zoologia* 27(5):703-708.

KIER, G., KREFT, H., LEE, T. M., JETZ, W., IBISCH, P. L., NOWICKI, C., MUTKE, J. & BARTHLOTT, W. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:9322-9327.

KOPP, K., SIGNORELLI, L. & BASTOS, R. P. 2010. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, Estado de Goiás, Brasil. *Iheringia Série Zoologia* 100(3):192-200.

KREFT, H., JETZ, W., MUTKE, J., KIER, G. & BARTHOLOTT, W. 2008. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters* 11:116-127.

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam. 853 pp.

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

LOSOS, J. B. & RICKLEFS, R. E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457:830-836.

MAACK, R. 2012. *Geografia física do estado Paraná*. Imprensa Oficial do Paraná, Curitiba. 526 pp.

MAGURRAN, A. E. 2011. *Medindo a diversidade biológica*. Editora da UFPR, Curitiba. 261 pp.

McGILL, B. J., ETIENNE, R. S., GRAY, J. S., ALONSO, D., ANDERSON, M. J., BENECHA, H. K., DORNELAS, B., ENQUIST, B. J., GREEN, J. L., HURLBERT, A. H., MAGURRAN, A. E., MARQUET, P. A., MAURER, B. A., OSTLING, A., SOYKAN, C. U., UGLAND, K. I. & WHITE, E. P. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10:995-1015.

NOVOSOLOV, M., RAIA, P. & MEIRI, S. 2013. *The island syndrome in lizards*. *Global Ecology and Biogeography* 22(2):184-191.

OKSANEN, J., GUILLAUME, B. F., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. 2010. *Vegan: community ecology package*. R package version 2.02. Disponível em <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em abril de 2013.

OSEEN, K. L. & WASSERSUG, R. J. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia* 133:616-625.

PARRIS, K. M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27:392-400.

- PIANKA, E. R. 1994. *Evolutionary Ecology*. 5° ed. HarperCollins, New York. 365 pp.
- PORTER, W. P., BUDARAJU, S., STEWART, W. E. & RAMANKUTTY, N. 2000. Calculating climate effects on birds and mammals: Impacts on biodiversity, conservation, population parameters, and global community structure. *American Zoologist* 40:597-630.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.
- RICKLEFS, R. E. & LOVETTE, I. J. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68:1142-1160.
- ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.
- SILVA, F. R. & ROSSA-FERES, D. C. 2007. Uso de fragmentos florestais por anuros (Amphibia) de área aberta na região noroeste do Estado de São Paulo. *Biota Neotropica* 7:1-7.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122(2):240-285.
- SCOTT JR., N. J., & WOODWARD, B. D. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: Surveys at breeding sites. Pp. 118-125 in Heyer, W. R., Donnely, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.C. E Foster, M. S. (eds). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- TRIANSTIS, K. A., MYLONAS, M. & WHITTAKER, R. J. 2008. Evolutionary species-area curves as revealed by single-island endemics: insights for the inter-provincial species-area relationship. *Ecography* 31:401-407.
- VASCONCELOS, T. S., SANTOS, T. G., HADDAD, C. F. B. & ROSSA-FERES, D. C. 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.
- WELLS, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, London. 1.400 pp.

ZINA, J. 2010. *Estudo comparativo da taxocenose de anuros de quatro municípios do Lagamar Paulista*. Tese de Doutorado. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

WHITTAKER, R.J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2007. *Island biogeography: ecology, evolution and conservation*. 2° ed. Oxford University Press, Oxford. 401 pp.

CAPÍTULO II

Comunidades de anuros em ilhas: estrutura e diversidade regional

RESUMO

Comunidades de ilhas têm características diferenciadas como baixa riqueza de espécies e alta taxa de endemismo se comparadas a comunidades continentais assim, fornecem perspectivas fundamentais sobre a formação e organização de comunidades biológicas. Considerando que os eventos geológicos do Quaternário influenciaram a composição e estruturação das comunidades costeiras devido a formação e colonização de novas áreas e isolamento da fauna em ilhas pela oscilação do nível do mar, estudamos comunidades de anuros em áreas continentais e insulares da plataforma continental do estado do Paraná, Brasil. Especificamente, o objetivo desse capítulo foi (1) caracterizar a composição e identificar variações na composição de espécies entre as comunidades continentais e insulares, (2) caracterizar a estrutura das comunidades e determinar a diferença dessas características entre as comunidades continentais e insulares e, (3) determinar a influência do habitat na composição das comunidades. Registramos 38 espécies sendo que a maioria das espécies ocorrem tanto em ilhas quanto no continente. Áreas do continente tiveram maior riqueza de espécies, maior relação entre riqueza e abundância de indivíduos e, maior diversidade e equitabilidade quando comparada as comunidades de ilhas. Já, ilhas tem maior dominância que comunidades continentais. As comunidades continentais são mais similares entre si do que com as comunidades insulares, estando a composição de espécies das comunidades determinada pelo habitat e não pela localização geográfica. A menor riqueza e diversidade em ilhas quanto comparadas com as comunidades do continente é devido ao maior grau de dominância que ocorre nas ilhas. A composição de espécies em cada ilha é diferente das comunidades continentais embora sejam bastante relacionadas estando a riqueza e composição determinada pelo habitat porque independente se é uma área insular ou continental as espécies tem a mesma ocupação espacial.

PALAVRAS-CHAVE: Anurofauna, ilhas continentais, distribuição espacial e lagamar do Paraná.

INTRODUÇÃO

A compreensão dos processos que atuam na estruturação de comunidades biológicas é uma das questões centrais em ecologia de comunidades (Graves e Gotelli, 1993; Gotelli e Graves, 1996; Chase, 2003). Nesse contexto, os ambientes insulares tem um importante papel por fornecem perspectivas fundamentais de padrões de especiação, reunião e estrutura de comunidades biológicas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009). Fatores como isolamento e tamanho da área são fundamentais para se compreender como foram formados os padrões de riqueza, abundância e composição de faunas insulares (Kreft et al., 2008). Assim, com base na Teoria de Biogeografia de Ilhas, a riqueza de espécies de uma ilha ou local é relacionada com o tamanho da área e com a distância do continente ou populações de origem (Rosenzweig, 1995; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). No entanto, fatores como origem geológica, o tempo de formação das ilhas e complexidade ambiental, influenciam a montagem e a estrutura das comunidades, o que torna um padrão de estruturação mais complexo (Whittaker et al., 2008; Triantis et al., 2012).

O histórico de formação das ilhas, além das características mencionadas, também é um fator que deve ser considerado na estruturação das comunidades. O histórico de flutuações do mar, principalmente os ocorridos no quaternário, influenciaram na formação das comunidades em ilhas não oceânicas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Kallimanis et al., 2009). As flutuações no nível do mar acarretaram o desaparecimento de áreas não inundadas (insulares ou continentais) pela elevação do nível do mar e a formação de ilhas por acúmulo de sedimentos modificando a conformação da costa (Ângulo, 2004). Essas modificações na costa levaram a alteração na disponibilidade de habitats costeiros (ex. número, tamanho e isolamento das ilhas) propiciando uma dinâmica de fragmentação, expansão e redução de ambientes terrestres que possivelmente refletiram na estruturação das comunidades da fauna regional e local (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009). O reflexo na fauna deve-se principalmente a eventos a colonização de novas áreas pelas espécies, conexão ou isolamento de populações, aumento ou redução do tamanho populacional, divergências evolutivas e extinções (Losos e Ricklefs, 2009).

As comunidades insulares tem características como riqueza e composição de espécies, grau de endemismo e relações intra e interespecíficas diferenciadas de áreas

continentais. Assim, considera-se que ambientes insulares são menos diversos e possuem um maior grau de espécies endêmicas quando comparados a ambientes continentais (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Kier et al., 2009). Da mesma forma, o tempo de formação e isolamento das ilhas pode produzir alterações em características de história de vida e comportamentais das espécies, como diminuição no tamanho e aumento na amplitude de nicho das espécies (Schlotfeldt e Kleindorfer, 2006; Novosolov et al., 2013).

No entanto, cada grupo animal responde de maneira singular a esses fatores, estando esta resposta dependente de fatores como a história de vida e características biológicas de cada animal, como capacidade de dispersão e seleção de habitat (Triantis et al., 2006; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Ricklefs e Lovette, 2009). Os anfíbios anuros são animais que tem dependência de características dos ambientes para execução de atividades biológicas básicas (ex. alimentação e reprodução) e a distribuição de algumas espécies relacionadas a habitat específicos (Buskirh, 2005; Wells, 2007). Assim, podemos considerar que a organização de comunidades insulares de anuros além de determinadas pelos processos históricos e evolutivos são determinadas também pelas características do habitat e por interações intraespecíficas (Morin, 1999).

A maioria das informações existentes de anuros em ilhas refere-se à diversificação dentro e entre linhagens (Barker et al., 2012; Bell et al., 2012; Blackburn et al., 2013) sendo que existem poucas abordagens relacionadas à ecologia de comunidades (Kadmon e Pulliam, 1993; Sfenthourakis e Triantis, 2009; Pitta et al., 2013). No Brasil, o conhecimento da anurofauna costeira está concentrada nos estados Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo e abrangem comunidades insulares e continentais em escala local. A abordagem principal tem sido a descrição faunística das comunidades (ex. Brasileiro et al., 2007; Wachlevski e Rocha, 2010) e o efeito de fatores bióticos e abióticos na estruturação dessas comunidades (Narvaes et al., 2009; Zina et al., 2010).

Poucos estudos no Brasil procuraram identificar padrões de riqueza, composição, co-ocorrência de espécies e o efeito do isolamento geográfico em populações e comunidades em escala regional (Rocha et al., 2008; Zina et al., 2010; Zina et al., 2012). Mas, esses estudos indicam que a estruturação das populações e comunidades foram influenciadas pelos eventos geológicos, principalmente os

registrados no Quaternário e, que ilhas apresentam baixa riqueza (Zina et al., 2012) e elevado endemismo se comparado a comunidades continentais.

Para entender melhor como os processos geológicos durante o quaternário influenciaram a distribuição da fauna em diferentes latitudes e como esses eventos atuaram para determinar a composição e estrutura das comunidades costeiras, estudamos comunidades de anuros em áreas continentais e ilhas da plataforma continental do estado do Paraná, Brasil. Especificamente, tivemos como objetivo nesse capítulo: (1) caracterizar a composição e identificar variações na composição de espécies entre as comunidades continentais e insulares, (2) caracterizar a estrutura das comunidades e determinar a diferença dessas características entre as comunidades continentais e insulares e, (3) determinar a influência do habitat na composição das comunidades.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Amostramos áreas continentais e insulares do litoral norte do estado do Paraná, Brasil. A planície litorânea paranaense tem a ocorrência de morros e colinas, área de 6.600 km² e 90 km de extensão. A largura varia entre 10 a 20 km, mas pode chegar a 50 km no município de Paranaguá (Ângulo, 2004). O clima é subtropical úmido mesotérmico com verão quente (Cfa segundo Koppen) em que as temperaturas são superiores a 22°C no verão e a precipitação média anual é entre 1.800 e 2.100 mm distribuídos ao longo do ano (Maack, 2012). A região está inserida no bioma Mata Atlântica e pode ser classificada em duas fitofisionomias: áreas de formações pioneiras com influência fluviais, marinhas ou flúvio-marinhas (ex. mangues e restingas) e áreas de floresta ombrófila densa de terras baixas (FOTB) que ocorrem até 20 m de altitude (Maack, 2012).

As formações geológicas são de sedimentos continentais e costeiros (cordões litorâneos e estuarinos) e foram determinadas principalmente pelas variações do nível do mar durante os ciclos glaciais e interglaciais no período Quaternário em dois eventos geológicos principais, a Transgressão de Cananéia e a Transgressão Santos (Ângulo, 2004). Historicamente, durante a Transgressão de Cananéia (± 120 mil anos), o mar

encontrava-se a oito metros acima do nível atual, o que deixou a Serra do Mar em contato direto com o Oceano Atlântico. Neste momento, a planície litorânea e as ilhas que existem atualmente, como a Ilha Rasa e a Ilha do Mel, estavam submersas ou estavam reduzidas a pequenas ilhas (Ângulo, 2004). Após esse período, ocorreu uma fase regressiva do oceano (± 20 mil anos) e o mar chegou a 130 m abaixo do nível atual o que ampliou a planície litorânea que passou a englobar as ilhas atuais como montanhas (Ângulo, 2004). Posteriormente, na Transgressão Santos (± 6 mil anos) ocorreu a elevação do nível do mar (± 3.5 m acima do nível atual), seguida por uma pequena retração. Esses movimentos definiram a conformação atual do litoral e formaram a maioria das ilhas existentes, como a Ilha do Mel e Ilha Rasa (Ângulo, 2004).

Para fazer o contraste com as comunidades de anura em ilhas e planície litorânea foram estudadas duas áreas continentais localizadas nos municípios de Paranaguá ($25^{\circ}35'S$, $48^{\circ}33'O$) e Matinhos ($25^{\circ}45'S$, $48^{\circ}30'O$) e três ilhas, Ilha do Mel ($25^{\circ}30'S$, $48^{\circ}20'O$) no município de Paranaguá, Ilha Rasa ($25^{\circ}21'S$, $48^{\circ}24'O$) e Ilha de Superagui ($25^{\circ}28'S$, $48^{\circ}13'O$) no município de Guaqueçaba (Tabela 1, Figura 1). As localidades amostradas no geral tem relevo plano com a ocorrência de morros e as ilhas amostradas são separadas do continente pelo oceano salvo, a Ilha de Superagui que é separada por um canal artificial de água salgada aberto em 1953 para permitir a navegação entre os estados do Paraná e São Paulo, o Canal do Varadouro (Vivekananda, 1994).

Tabela 1: Locais amostrados, área total, característica da vegetação e dos sítios reprodutivos amostrados em cada localidade entre os anos de 2010 e 2013 no litoral paranaense. Característica da vegetação: Restinga (R), mangue (M), floresta ombrófila densa de terras baixas (FOTB), floresta ombrófila densa sub-montana (FODSM); Sítios reprodutivos: riachos no interior da mata com fundo arenoso (Ria) e riachos com fundo rochoso no interior da mata (Riro), poças com vegetação arbustiva no interior e em área aberta com borda de mata (Po) e lago artificial no interior da mata (La).

Local	Localidade	Área (km ²)	Vegetação	Sítio reprodutivos
Paranaguá	Floresta estadual do Palmito	5.3	R, FODTB	2 Ria, 5 Po
Matinhos	Parque Florestal do Rio da Onça	1.185	R, M e FODTB	2 Ria, 3 Po
Ilha Rasa	Ilha Rasa, Almeida e Ponta do Lanço	10,5	R, M e FODTB	1 Ria, 3 Po
Ilha do Mel	Ecológica Ilha do Mel e Parque	28	R, M e FODTB	2 Riro, 5 Po, 1
	Estadual Ilha do Mel			La
Ilha de Superagui	Parque Nacional de Superagui	15	R, M, FODTB e FODSM	4 Ria, 3 Po, 1 La

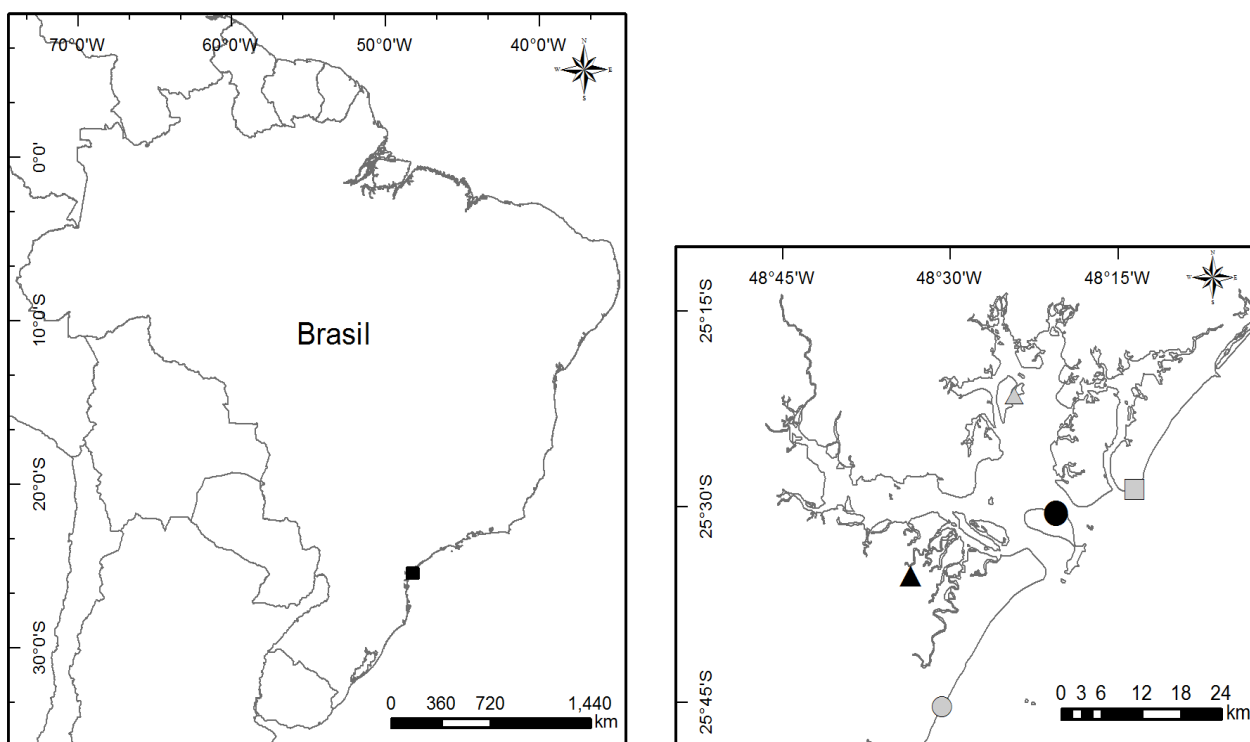


Figura 1: Mapa do Brasil e em destaque a região costeira do estado do Paraná com a localização das comunidades de Matinhos (círculo cinza), Paranaguá (triângulo preto), Ilha do Mel (círculo preto), Ilha de Superagui (quadrado cinza) e Ilha Rasa (triângulo cinza).

Amostragem

As amostragens foram realizadas entre os meses de julho de 2010 e março de 2013 utilizando os métodos de levantamento em sítios de reprodução (Crump e Scott Jr, 1994), busca ativa, busca auditiva (Scott Jr. e Woodward, 1994) e armadilhas de interceptação e queda (pitfall trap) (Corn, 1994). Durante as amostragens, a partir da vocalização e visualizações das espécies, foi realizada a identificação e estimada a abundância de machos para cada espécie, em cada área por amostragem.

As armadilhas de interceptação e queda, foram instaladas em quatro na Estação Ecológica Ilha do Mel e quatro no Parque Estadual Ilha do Mel. As estações foram instaladas em “Y” com 10 m de distância entre os vértices, totalizando 60 m de cerca guia. Cada estação foi constituída de quatro baldes plásticos de 50 l, entre os baldes foram instaladas cercas guias com 70 cm de altura e no interior dos baldes foram dispostas placas de isopor para evitar morte acidental de animais. As armadilhas permaneceram abertas durante os quatro dias de amostragem totalizando 96 h/balde por mês e foram vistoriadas a cada 12 h.

As localidades de Paranaguá e Ilha do Mel foram amostradas mensalmente por duas pessoas durante quatro dias/noites entre julho de 2010 e junho de 2011 (total de 48 dias/noites por local). Especificamente, os métodos aplicados foram levantamento em sítios de reprodução, busca ativa e busca auditiva e armadilhas de queda (apenas na Ilha do Mel). As amostragens foram conduzidas em sete sítios de reprodução em Paranaguá e oito na Ilha do Mel (Tabela 1) que eram vistoriados durante duas noites por evento amostral e em quatro transecções no interior da mata em cada local, que também eram vistoriadas durante duas noites por amostragem. A ordem de amostragem dos transectos foi aleatória definida por sorteio. As transecções tinham 250 metros de comprimento por três metros de largura que somados totalizaram 1 km de transecções.

Matinhos, Ilha de Superagui e Ilha Rasa foram amostradas durante o período reprodutivo dos anuros (novembro 2012 a março de 2013) quando as espécies estão reunidas em agregações reprodutivas, o que otimiza o esforço amostral. Em cada localidade com esforço amostral de quatro pessoas, foram realizados 16 dias de amostragem sendo que a duração de cada evento amostral variou entre dois a quatro dias. As localidades foram inventariadas pelos métodos de levantamento em sítios de reprodução, busca ativa e auditiva.

As amostragens foram conduzidas em quatro sítios de reprodução na Ilhas Rasa, oito na Ilha de Superagui e cinco em Matinhos que foram amostrados durante uma ou duas noites por evento amostral (Tabela 1). Além disso, duas transecções no interior da mata, em cada local, também foram amostradas durante uma ou duas noites por evento amostral. A ordem de amostragem aleatória definida por sorteio. As transecções tinham 1 km de comprimento por três metros de largura.

Os indivíduos amostrados foram identificados, fotografados, liberados ou coletados como exemplar testemunho da localidade (*voucher*). Quando não foi possível a identificação das espécies em campo por características morfológicas, foi gravado o canto e coletado o indivíduo para identificação em laboratório. Os exemplares coletados foram mortos conforme a Resolução N°301, de 8 de Dezembro de 2012 Conselho Federal de Biologia e serão tombados na coleção científica herpetológica do Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI). O estudo foi conduzido sob autorização ambiental de n° 23536-1 do ICMbio e 227.10 do Instituto Ambiental do Paraná.

Análise de Dados

Estudos de composição de comunidades em diferentes áreas, mesmo quando realizados com mesma metodologia e esforço amostral, podem produzir resultados distintos que afetam a quantificação da riqueza local (Hortal et al., 2006). Para comparar a riqueza observada para cada área utilizamos o estimador não-paramétrico Chao 2 (Gotelli e Colwell, 2010). Este estimador de riqueza é baseado em dados de presença e ausência das espécies por evento de amostragem e é calculado com base no número de espécies que ocorrem unicamente em uma ou duas amostras. Os estimadores não-paramétricos baseados nas informações de espécies raras, são considerados os mais eficientes por apresentar melhor desempenho na estimativa de riqueza mínima de espécies das comunidades em diferentes escalas espaciais (Magurran, 2011). Ambas as análises foram calculadas a partir de 1000 aleatorizações no programa EstimateS versão 8.2.0 (Colwell, 2009).

Para descrever a estrutura de cada comunidade utilizamos os índices de diversidade, dominância e equitabilidade. A diversidade de espécies foi estimada pelo índice de diversidade alfa de Fisher, que é pouco influenciado pelo tamanho da amostra ou pela abundância das espécies mais comuns (Magurran, 2011). A dominância foi calculada pelo índice de Simpson (D) onde, o valor do índice indica a probabilidade de dois indivíduos escolhidos ao acaso na comunidade pertencerem à mesma espécie. A equitabilidade foi calculada pelo índice de equitabilidade de Simpson ($E_{1/D}$) que é calculado dividindo a forma recíproca do índice de Simpson pelo número de espécies da amostra (Magurran, 2011). Os limites dos índices de equitabilidade e dominância ocorrem entre 0 a 1, sendo que quanto mais próximo de 1 maior a dominância ou equitabilidade na comunidade. Esses índices são considerados, dentre as métricas disponíveis, as medidas mais robustas, pois de são pouco influenciados pela riqueza total de espécies e são calculados principalmente com base na abundância de cada espécie na comunidade (Magurran, 2011). Essas análises foram executadas no programa PAST versão 2.17b (Hammer et al., 2001).

Considerando que existe uma relação direta entre a riqueza, abundância e esforço amostral a comparação entre as comunidades foi feita através de análises de curva de rarefação que utiliza as variáveis abundância e riqueza de espécies de cada comunidade (Magurran, 2011). Este método permite a comparação da riqueza de espécies entre comunidades com diferentes esforços amostrais (Gotelli e Colwell, 2010;

Magurran, 2011). As curvas de rarefação foram geradas no software PAST versão 2.17b (Hammer et al., 2001).

Para caracterizar a variação na composição de espécies entre as comunidades foi realizada uma análise de agrupamento sobre uma matriz de distância de Bray-Curtis (dissimilaridade entre as unidades analisadas) baseado na abundâncias das espécies em cada área. Para caracterizar as tendências de variação entre as comunidades e na utilização dos ambientes amostrados utilizamos a análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS: *nonmetric multidimensional scaling*). O nMDS foi construído a partir de uma matriz de distância de Bray-Curtis baseado na abundâncias das espécies nos ambientes amostrados (transectos e sítios de reprodução). Para reduzir a influência de espécies muito abundantes, os dados de abundância foram transformados pelo método de Hellinger (Legendre e Gallagher, 2001). Desta forma, as matrizes de dados foram estruturadas como matrizes de abundância por área e de abundância por ambiente de amostragem. A distorção da ordenação pelo nMDS em relação à matriz de similaridade original foi determinada através da estatística chamada "stress" (S), cujos valores indicam os seguintes níveis de ajuste: 0.40 = ajuste fraco, 0.20 = regular, 0.10 = bom, 0.05 = excelente e 0.0 = perfeito (Rohlf, 2000). A análise foi realizada no software estatístico R, versão 3.0.1 pacote *vegan* (R Core Team, 2013).

RESULTADOS

A riqueza total é de 38 espécies. Destas, seis espécies ocorreram apenas em ilhas, sete ocorreram apenas no continente e 25 espécies ocorrem nos dois locais. As comunidades com maior riqueza de espécies foram Paranaguá e Matinhos e as comunidades com menor riqueza de espécies foram Ilha Rasa e Ilha do Mel. A riqueza mínima de espécies estimada pelo Índice Chao 2 para as áreas continentais é próximos aos obtidos em campo (Tabela 2).

As comunidades de Ilha do Mel e Ilha Rasa têm menor riqueza de espécies com a mesma abundância de indivíduos amostrados, quando comparada a riqueza das comunidades de Ilha de Superagui, Matinhos e Paranaguá (Tabela 2 e Figura 2).

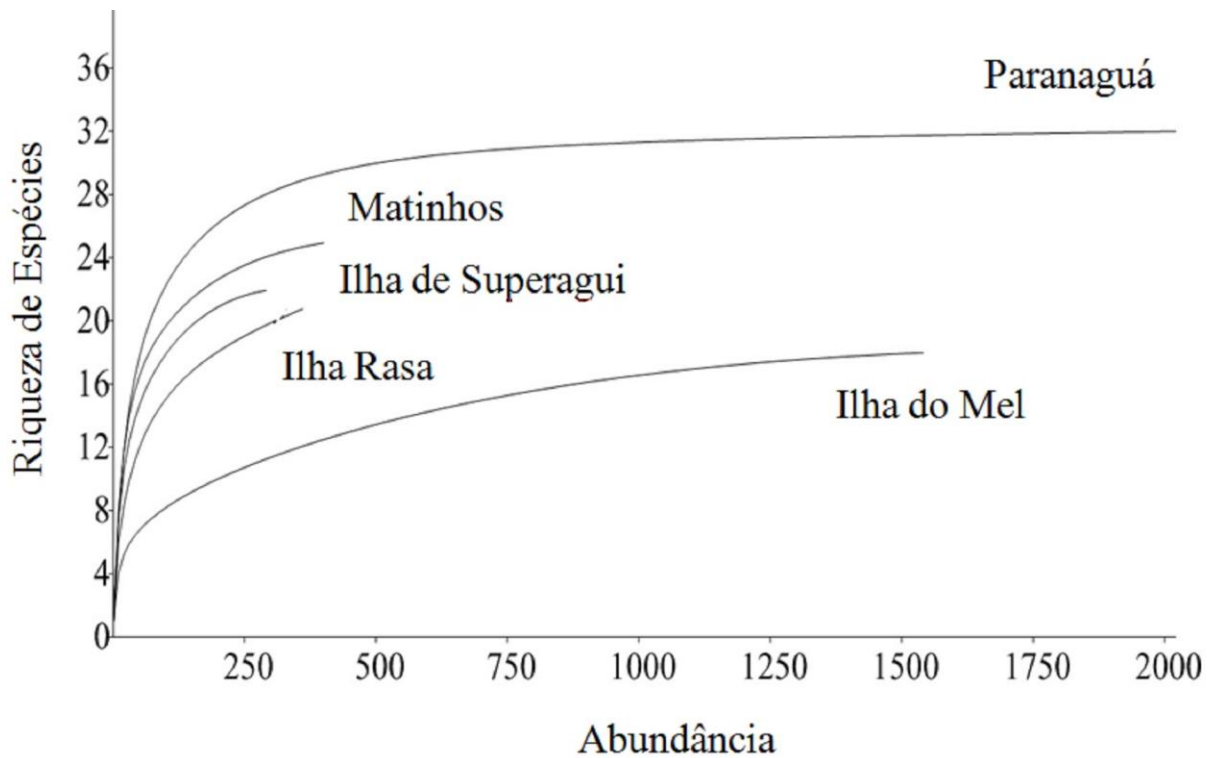


Figura 2: Curvas de Rarefação do número médios de espécies por abundância de indivíduos de anuros nas cinco localidades amostradas no litoral paranaense entre os meses de julho de 2010 e março de 2013.

As comunidades de Paranaguá, Matinhos e Ilha de Superagui tem maior valor de diversidade que as comunidades da Ilha Rasa e Ilha do Mel. Da mesma maneira, as comunidades de Paranaguá, Matinhos e Ilha de Superagui também têm maiores valores de equitabilidade que as comunidades de Ilha Rasa e Ilha do Mel. No entanto, as comunidades da Ilha do Mel e Ilha Rasa têm maior valor de dominância quando comparada as localidades Paranaguá, Matinhos e Ilha de Superagui (Tabela 2).

As espécies amostradas estão distribuídas em 10 famílias: Brachycephalidae, Centrolenidae, Craugastoridae, Hemiphractidae, Hylodidae, Odontophrynidae (1 espécie cada família), Bufonidae (2 espécies), Microhylidae (3 espécies), Leptodactylidae (6 espécies) e Hylidae (21 espécies) (Tabela 3). Destas, Centrolenidae foi registrada apenas no continente e Hylodidae apenas em ilhas.

As comunidades estão organizadas em um gradiente entre ilhas e comunidades continentais. A ordenação das comunidades indica que a composição da fauna das comunidades de Paranaguá, Matinhos e Ilha de Superagui formam um agrupamento mais similar entre si. As comunidades da Ilha do Mel e Ilha Rasa são isoladas deste núcleo principal com graus de dissimilaridade gradativamente maior (Figura 3).

A estrutura espacial dentro de cada comunidade é extremamente semelhante porque a congruência entre as ordenação dos sítios ocorreu independentemente da

localização geográfica da comunidade (Figura 4). O primeiro eixo do nMDS separa os sítios que possuem banhado dos sítios que ocorrem no interior de mata (rio, poça e chão da floresta). O segundo eixo permite identificar diferenças entre as unidades amostradas no interior da mata (quadrante negativo do primeiro eixo do nMDS). De maneira geral, essas áreas são extremamente semelhantes na composição. No entanto, os rios de interior de mata da Ilha do Mel possuem composição similar a encontrada nos banhados da Ilha de Superagui e Ilha Rasa.

Tabela 2: Riqueza e abundância observada, riqueza estimada, índice de dominância, equitabilidade e, diversidade estimada (com intervalo de confiança) para as comunidades no estado do Paraná estudadas entre os anos de 2010 e 2013.

	Paranaguá	Matinhos	Ilha de Superagui	Ilha Rasa	Ilha do Mel
Riqueza observada	32	25	22	21	18
Riqueza estimada (Chao 2)	32 (32-32)	25 (25-30)	22 (22-48)	26 (32-33)	20.5 (18 -33)
Riqueza da rarefação (250 indivíduos)	27	23	21	18	10
Diversidade (α) \pm desvio padrão	5.4 (\pm 0.39)	5.85 (\pm 0.6)	5.42 (\pm 0.62)	4.79 (\pm 0.53)	2.86 (\pm 0.26)
Equitabilidade (1-D)	0.93	0.93	0.91	0.84	0.63
Dominância (D)	0.07	0.07	0.09	0.16	0.37

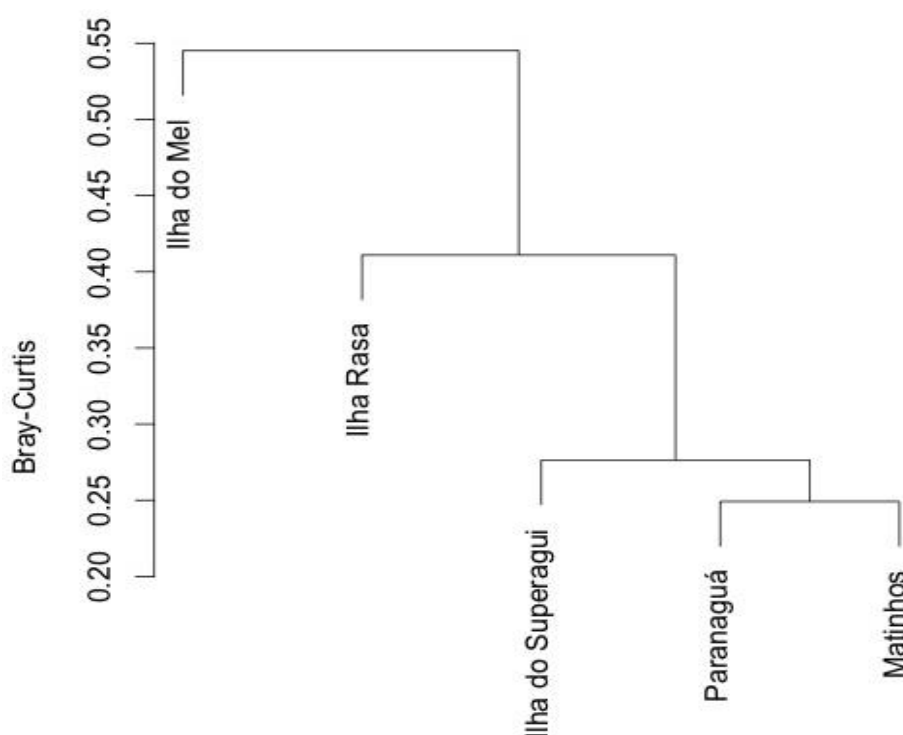


Figura 3. Análise de agrupamento construído a partir da distância de Bray-Curtis demonstrando a variação da composição entre as áreas estudadas.

Tabela 3: Tabela de espécies de anfíbios anuros registradas para as comunidades amostradas no litoral paranaense entre julho de 2010 e março de 2013 e os respectivos modos reprodutivos. PGUA = Floresta Estadual do Palmito, Paranaguá; MAT = Parque Estadual Rio da Onça, Matinhos; ISGUI = Ilha de Superagui; IRAS = Ilha Rasa; IMEL = Ilha do Mel; MR = modo reprodutivo.

Espécies	PGUA	MAT	ISGUI	IRAS	IMEL
Família Brachycephalidae					
1. <i>Ischnocnema</i> aff. <i>guentheri</i>					
Família Bufonidae					
2. <i>Rhinella abei</i> (Baldissera-Jr., Caramaschi e Haddad, 2004)					
3. <i>Dendrophryniscus leucomystax</i> Izecksohn, 1968					
Família Centrolenidae					
4. <i>Vitreorana uranoscopa</i> (Müller, 1924)					
Família Craugastoridae					
5. <i>Haddadus binotatus</i> (Spix, 1824)					
Família Hemiphractidae					
6. <i>Fritziana</i> aff. <i>fissilis</i>					
Família Hylidae					
7. <i>Aparasphenodon bokermanni</i> Pombal, 1993					
8. <i>Aplastodiscus albosignatus</i> (A. Lutz & B. Lutz, 1938)					
9. <i>Bokermannohyla hylax</i> (Heyer, 1985)					
10. <i>Dendropsophus elegans</i> (Wied-Neuwied, 1824)					
11. <i>D. berthalutzae</i> (Bokermann, 1962)					
12. <i>D. minutus</i> (Peters, 1872)					
13. <i>D. weneri</i> (Cochran, 1952)					
14. <i>Hypsiboas albomarginatus</i> (Spix, 1824)					
15. <i>H. faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)					
16. <i>Itapotihyla langsdorffii</i> (Duméril e Bibron, 1841)					
17. <i>Phyllomedusa distincta</i> A. Lutz in B. Lutz, 1950					
18. <i>Scinax argyreornatus</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)					
19. <i>S. aromothyella</i> Faivovich, 2005					
20. <i>S. fuscovarius</i> (A. Lutz, 1925)					

- 21. *S. imbegue* Nunes, Kwet e Pombal, 2012
- 22. *S. littoralis* (Pombal e Gordo, 1991)
- 23. *S. perereca* Pombal, Haddad e Kasahara, 1995
- 24. *S. aff. perpusillus*
- 25. *S. rizibilis* (Bokermann, 1964)
- 26. *S. tymbamirim* Nunes, Kwet e Pombal, 2012
- 27. *Trachycephalus mesophaeus* (Hensel, 1867)

Família Hyloidae

- 28. *Crossodactylus aff. caramaschii*

Família Leptodactylidae

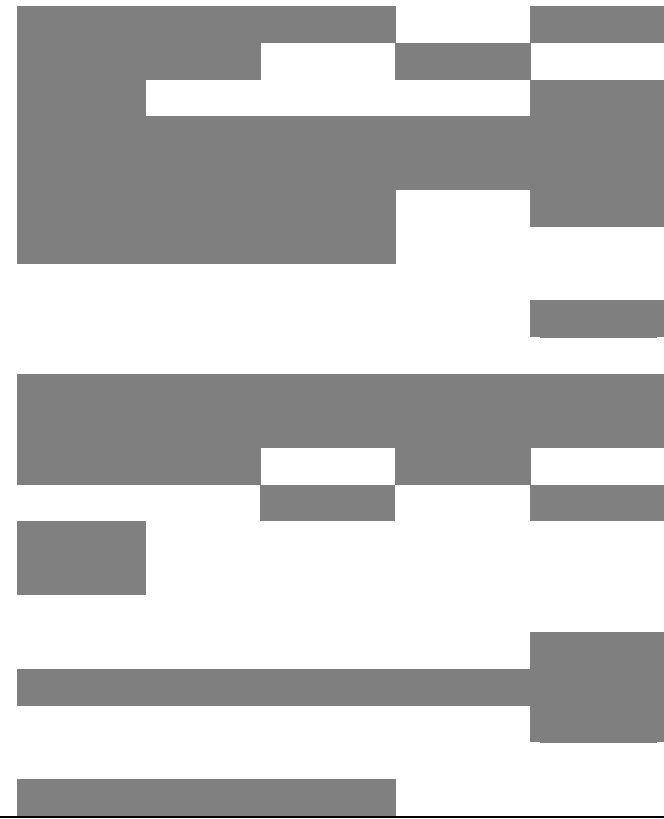
- 29. *Leptodactylus bokermanni* Heyer, 1973
- 30. *L. aff. latrans*
- 31. *L. notoaktites* Heyer, 1978
- 32. *Physalaemus* sp.
- 33. *P. maculiventris* (Lutz, 1925)
- 34. *P. aff. spiniger*

Família Microhylidae

- 35. *Chiasmocleis leucosticta* (Boulenger, 1888)
- 36. *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes in Guérin-Ménéville, 1838)
- 37. *Stereocyclops incrassatus* Cope, 1870"1869"

Família Odontophrynidae

- 38. *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied, 1825)



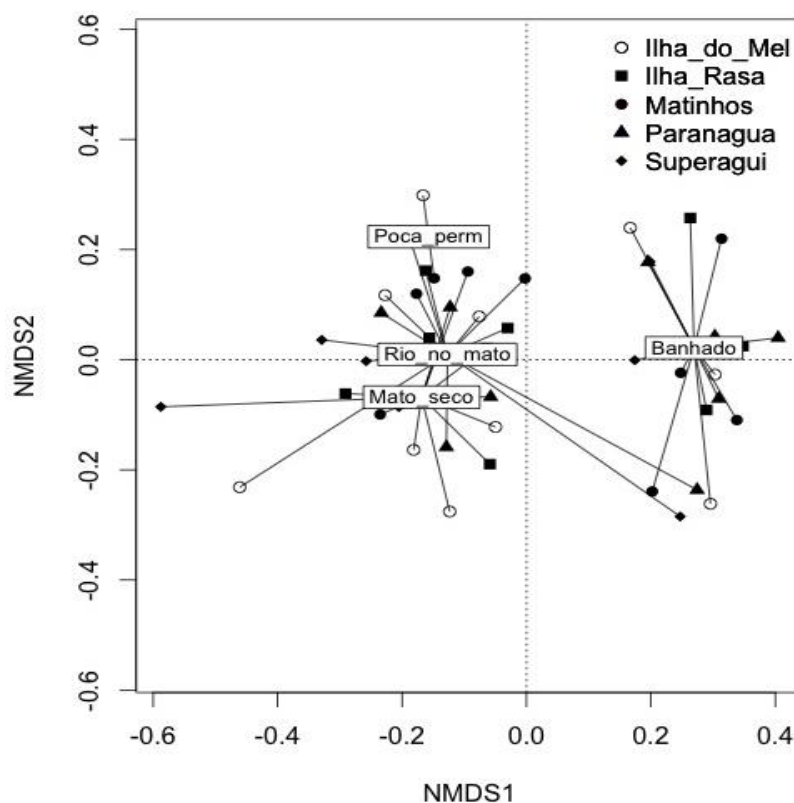


Figura 4. Posição das comunidades no espaço formado pelos dois eixos produzidos pelo Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS) baseado na composição de espécies de anuros em cada habitat amostrado em cada área. Os nomes das áreas correspondem ao centroide da distribuição dos pontos. STRESS = 0,19.

DISCUSSÃO

Ilhas possuem menor diversidade quando comparadas com comunidades no continente (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007, Kier et al., 2009) embora existam exceções (Santos et al., 2011). Nossos resultados indicam que as ilhas tem menor riqueza e diversidade quanto comparadas com as comunidades do continente. Isso ocorre possivelmente devido ao maior grau de dominância que ocorre nas comunidades insulares. A composição de espécies em cada ilha é diferente das comunidades continentais embora sejam bastante relacionadas, sugerindo uma formação por aninhamento (Cap. III). Embora a riqueza e portanto a composição sejam diferentes, nossos resultados indicam que a ocupação do espaço pelas espécies é o mesmo, independente da localização geográfica (se continental ou insular).

As comunidades de anuros tem menor riqueza o que indica que existe uma maior homogeneidade na abundância e número de espécies nas comunidades continentais o que propicia uma maior diversidade e equitabilidade. Já a alta dominância nas comunidades insulares (Ilha do Mel e Ilha Rasa) deve-se a inversão dessas

características. Isso pode ser observado também e pela ocorrência de algumas espécies muito abundantes (*S. imbegue*, *S. fuscovarius*, *H. albomarginatus* e *L. bokermanni*) e a ocorrência de várias espécies pouco abundantes (*I. guentheri*, *R. abei*, *H. binotatus*, *A. bokermanni*, *C. caramaschii*, *C. leucosticta* e *S. incrassatus*) nas ilhas (Cap. I).

As riquezas de espécies das ilhas no Paraná é bastante semelhante a riqueza da comunidades de anuros em outras ilhas da costa do Brasil (Cicchi et al., 2009; Zina et al., 2012) mas, como essas ilhas variam em tamanho, distância da costa e latitude é extremamente difícil identificar quais características das ilhas afetam a riqueza de espécies em comunidades insulares. Entre os fatores mais importantes para a formação de comunidade em ilhas, principalmente as de origem continental, estão os eventos geológicos que ocorreram durante o quaternário (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009) pois, durante a formação essas comunidades passaram por um período de “relaxamento” (*relaxation*) devido a colonização de novas áreas pelas espécies bem como, pela conexão ou isolamento de populações (Triantis et al., 2008; Fitzpatrick et al., 2009) assim, a riqueza de espécies dessas comunidades foi determinada também por esses fatores.

No caso das ilhas do litoral do Paraná, a composição das comunidades de anuros continentais são mais similares entre si e com a comunidade de anuros da Ilha de Superagui, em comparação com as comunidades de Ilha Rasa e Ilha do Mel. A maior similaridade da composição da comunidade de anuros da Ilha de Superagui com as comunidades continentais é porque a Ilha de Superagui era uma porção continental até 1953 (Vivekananda, 1994). Assim, os processos abióticos e bióticos que determinam a composição de espécies das comunidades foram muito similares acarretando uma maior similaridade na composição de espécies dessas comunidades.

As diferenças na composição das comunidades da Ilha Rasa e Ilha do Mel, pode estar relacionada ao tempo de origem das ilhas e ao “relaxamento” da biota. A Ilha Rasa teve origem a partir de acúmulo de sedimentos em fundos rasos durante o quaternário e a Ilha do Mel foi parcialmente formada por sedimentação marinha, embora as regiões mais altas nunca tenham sido submersas por transgressões marinhas (Ângulo, 2004). Assim a formação da comunidade de anuros da Ilha do Mel foi influenciada por dois processos sendo, um da biota existente nas pequenas ilhas anterior ao período da conexão com o continente, e outro pelo processo de conexão com as comunidades continentais. Já a comunidade da Ilha Rasa foi formada exclusivamente pelo processo de conexão entre comunidades continentais e insulares.

A heterogeneidade dos ambientes tem relação positiva com a riqueza de espécies e com a estruturação espacial nas comunidades. De maneira geral, quanto maior a variabilidade de habitat dentro de uma área, mais espécies podem ocupa-los (Rosenzweig, 1995; Ricklefs e Lovette, 1999; Hortal et al., 2009). No caso dos Anura, os ambientes de reprodução são propiciados pelas características do habitat que por sua vez são fundamentais para a presença de determinadas espécies em um determinado local (Wells, 2007). Assim, teoricamente, espécies generalistas no modo reprodutivo poderiam ser favorecidas durante a colonização de novas áreas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007) embora, a presença de poucos ambientes reprodutivos (Wells, 2007) também pudesse levar ao mesmo resultado, de maioria de espécies generalistas. No caso das Ilha do Mel e Ilha Rasa, o número e características dos ambientes reprodutivos não é diferente do que ocorre nas comunidades do continente, indicando que é possível que as espécies generalistas no modo reprodutivo tivessem vantagem na colonização desses ambientes, com ocorre em outro grupos (Piechnik et al., 2008; Holt, 2010; Santos et al., 2011).

Da mesma forma, a ocupação dos ambientes reprodutivos dentro de cada comunidades foi extremamente similar, ocorrendo independentemente do local da comunidade (ilha ou continente). Isso pode indicar que essas comunidades foram reunidas por filtros ambientais e que as características funcionais tem papel fundamental na estruturação das comunidades de anuros. No geral, as características ambientais tem sido as variáveis com maior poder de explicação para a diferença (ou semelhança) na composição de comunidades de anuros em diferentes escalas espaciais (Bastazini, 2007; Vasconcellos et al., 2010; Bonetti e Moura, dados não publicados).

Em escala global, existe uma relação entre características funcionais e reunião de comunidades por filtros ambientais (Ernst et al., 2012). No entanto, os preditores desta relação variam entre as regiões (Ernst et al., 2012) mas, as características ligadas a seleção de habitat foram bastante conservadas entre as regiões. Assim, embora não tenhamos testado nenhuma dessas características, as similaridades que encontramos na ocupação dos ambientes reprodutivos podem refletir os processos de reunião por filtros ambientais mediados pelas características reprodutivas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ÂNGULO, R. J. 2004. Mapa do Cenozóico do litoral do Estado do Paraná. *Boletim Paranaense de Geociências* 55:25-42.

ABRUNHOSA, P. A., WOGEL, H. & POMBAL JR., J. P. 2006. Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the atlantic florest, south-eastern Brazil. *Herpetological Journal* 16:115-122.

BASTAZINI, C. V., MUNDURUCA, J. F. V., ROCHA, P. L. B. & NAPOLI, M. F. 2007. Which environmental variables better explain changes in anuran community composition? A case study in the Restinga of Mata de São João, Bahia, Brazil. *Herpetologica* 63:459-471.

BARKER, B. S., RODRÍGUEZ-ROBLES, J., ARAN, V. S., MONTOYA, A., WAIDE, R. B. & COOK, J. 2012. Sea Level, topography and island diversity: phylogeography of the Puerto Rican red-eyed coquí, *Eleutherodactylus antillensis*. *Molecular Ecology* 21:6033-52.

BELL, R. C., BRASILEIRO, C. A., HADDAD, C. F. B. & ZAMUDIO, K. R. 2012. Evolutionary history of *Scinax* treefrogs on land-bridge islands in south-eastern Brazil. *Journal of Biogeography* 39:1733-1742.

BLACKBURN, D. C., SILER, C. D., DIESMOS, A. C., MCGUIRE, J. A., CANNATELLA, D. C. & BROWN, R. M. 2013. An adaptive radiation of frogs in a southeast Asian island archipelago. *Evolution* 67:2631-2646.

BRASILEIRO, C. A., HADDAD, C. F. B., SAWAYA, R. J. & SAZIMA, I. 2007. A new and threatened island dwelling species of *Cycloramphus* (Anura: Cycloramphidae) from southeastern Brazil. *Herpetologica* 63:501-510.

CASTANHO, L. M. 2000. *História natural de uma comunidade de anuros da região de Guaraqueçaba, litoral norte do Estado do Paraná*. Tese de Doutorado. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho.

CHASE, J. M. 2003. Community assembly: when does history matter? *Oecologia* 136:489-495.

CICCHI, P. J. P., SERAFIM, H., DE SENA, M. A., CENTENO, F. C. & JIM, J. 2009. Herpetofauna em uma área de Floresta Atlântica na Ilha Anchieta, município de Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9(2):201-212.

COLWELL, R. K. 2009. *EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Versão 8.2.0. Disponível em <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Acesso em maio de 2013.

CORN, P. S. 1994. Straight-line drift fences and pitfall traps. of species co-occurrence. Pp. 118-125 in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W. Hayek, L. C. E Foster, M. S. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*, Smithsonian Institution Press, Washington.

CRUMP, M. L. & SCOTT JR, N. J. 1994. Visual encounter surveys. Pp. 84-92 in Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R.W. & Foster, M. S. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity - Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institute Press, Washington.

FITZPATRICK, S., BRASILEIRO, C. A., HADDAD, C. F. B. & ZAMUDIO, K. R. 2009. Variation in genetic structure of an Atlantic coastal forest frog reveals regional differences in habitat stability. *Molecular Ecology* 18:2877-2896.

GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K. 2010. Estimating species richness. Pp. 39-54 in Magurran, A. E. & McGill, B. J. (eds.). *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford.

GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington. 368 pp.

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(3):207-217.

HADDAD, C. F. B., TOLEDO, L. F. & PRADO, C. P. A. 2008. *Anfíbios da Mata Atlântica: guia dos anfíbios anuros da Mata Atlântica*. Editora Neotropica, São Paulo. 244 pp.

HAMMER, O., HARPER, D., & RYAN, P. D. 2001. *PAST: Paleontological statistic software package for education and data analyses*. *Paleontologia Eletrônica* 4:9.

HOLT, R. D. 2010. Toward a trophic island biogeography: Reflections on the interface of island biogeography and food web ecology. Pp. 143-185 in Losos, J. B. E Ricklefs, R. E. (eds.). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

HORTAL, J., BORGES, P. A. & GASPAR, C. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75:274-287.

- HORTAL, J., TRIANTIS, K. A., MEIRI, S., THÉBAULT, E. & SFENTHOURAKIS, S. 2009. Island species richness increases with habitat diversity. *The American Naturalist* 174(6):205-217.
- KADMON, R. & PULLIAM, H. R. 1993. Island biogeography: Effect of geographical isolation on species composition. *Ecology* 74:977-981.
- KALLIMANIS, A. S., PETANIDOU, T., TZANOPOULOS, J., PANTIS, J. D. & SGARDELIS, S. P. 2009. Do plant-pollinator interaction networks result from stochastic process? *Ecological Modelling* 220:684-693.
- KIER, G., KREFT, H., LEE, T. M., JETZ, W., IBISCH, P. L., NOWICKI, C., MUTKE, J. & BARTHLOTT, W. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:9322-9327.
- KOPP, K., SIGNORELLI, L. & BASTOS, R. P. 2010. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, Estado de Goiás, Brasil. *Iheringia Série Zoologia* 100(3):192-200.
- KREFT, H., JETZ, W., MUTKE, J., KIER, G. & BARTHLOTT, W. 2008. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters* 11:116-127.
- LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- LOSOS, J. B. & RICKLEFS, R. E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457:830-836.
- MAACK, R. 2012. *Geografia física do estado Paraná*. Imprensa Oficial do Paraná, Curitiba. 526 pp.
- MAGURRAN, A. E. 2011. *Medindo a diversidade biológica*. Editora da UFPR, Curitiba. 261 pp.
- NARVAES, P., BERTOLUCI, J. & RODRIGUES, M. T. 2009. Anurofauna da floresta de restinga da estação ecológica Juréia-Itatins, sudeste do Brasil: composição de espécies, uso de hábitat e estações reprodutivas. *Biota Neotropica* 9(2): 000-000.
- NOVOSOLOV, M., RAIA, P. & MEIRI, S. 2013. The island syndrome in lizards. *Global Ecology and Biogeography* 22(2):184-191.
- PIECHNIK, D. A., LAWLER, S. P. & MARTINEZ, N. D. 2008. Foodweb assembly during a classic biogeographic study: species 'trophic breadth' corresponds to colonization order. *Oikos* 117:665-674.

PITTA, E., KASSARA, C., GIOKAS, S. & SFENTHOURAKIS, S. 2013. Compositional dissimilarity patterns of reptiles and amphibians in insular systems around the world. *Ecological Research* 28:633-642.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

ROCHA, C. F. D., HATANO, F. H., VRCIBRADIC, D. & VAN SLUYS, M. 2008. Frog species richness, composition and β -diversity in coastal Brazilian restinga habitats. *Brazilian Journal of Biology* 68(1):109-115.

RÖDEL, M. O. & DZIOCK, F. 2012. Common ancestry or environmental trait filters: cross-continental comparisons of trait-habitat relationships in tropical anuran amphibian assemblages. *Global Ecology and Biogeography* 21:704-715.

ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436pp.

SANTOS, A. M. C., WHITTAKER, R. J., TRIANTIS, K. A., BORGES, P. A. V., JONES, O. R., QUICKE, D. L. J. & HORTAL, J. 2011. Are species-area relationships from entire archipelagos congruent with those of their constituent islands? *Global Ecology and Biogeography* 19(4):527-540.

SCHLOTTFELDT, B. E. & KLEINDORFER, S. 2006. Adaptive divergence in the superb fairy-wren (*Malurus cyaneus*): A mainland versus island comparison of morphology and foraging behaviour. *Emu - Austral Ornithology* 106(4):309-319.

SCOTT JR., N. J., & WOODWARD, B. D. 1994. Standard techniques for inventory and monitoring: Surveys at breeding sites. Pp. 118-125 in Heyer, W. R., Donnely, M.A., McDiarmid, R.W., Hayek, L.C. & Foster, M. S. (eds). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington.

SFENTHOURAKIS, S. & TRIANTIS, K. A. 2009. Habitat diversity, ecological requirements of species and the small island effect. *Diversity and Distributions*, 15:131-140.

SILVA, H. R., CARVALHO, A. L. G. & BITTENCOURT-SILVA, G. B. 2008. Frogs of Marambaia: A naturally isolated restinga and Atlantic Forest remnant of southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8:167-174.

TRIANIS, K. A., GUILHAUMON, F. & WHITTAKER, R. J. 2012. The island species area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography* 39:215-231.

TRIANANTIS, K. A., MYLONAS, M. & WHITTAKER, R. J. 2008. Evolutionary species-area curves as revealed by single-island endemics: insights for the inter-provincial species-area relationship. *Ecography* 31:401-407.

TRIANANTIS, K. A., VARDINOYANNIS, K., TSOLAKI, E. P., BOTSARIS, I., LIKA, K. & MYLONAS, M. 2006. Re-approaching the small island effect. *Journal of Biogeography* 33:914-923.

VASCONCELOS, T. S., SANTOS, T. G., HADDAD, C. F. B. & ROSSA-FERES, D. C. 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.

VAN BUSKIRK, J. 2005. Local and landscape influence on Amphibian occurrence and abundance. *Ecology* 86(7):1936-1947

VIVEKANDA, G. 1994. The Superagui National Park: Problems concerning the protection of the black-faced lion tamarin, *Leontopithecus caissara*. *Neotropical Primates* 2:56-57.

WACHLEVSKI, M. & ROCHA, C. F. D. 2010. Amphibia, Anura, restinga of Baixada do Maciambu, municipality of Palhoça, state of Santa Catarina, southern Brazil. *Check list* 6(4):602-604.

WELLS, K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, London. 1.400 pp.

WHITTAKER, R. J., TRIANANTIS, K. A. & LADLE, R. J. 2008. A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *Journal of Biogeography* 35:977-994.

WHITTAKER, R. J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2007. *Island biogeography: ecology, Evolution and Conservation*. 2° ed. Oxford University Press, Oxford. 401pp.

ZINA, J. 2010. *Estudo comparativo da taxocenose de anuros de quatro municípios do Lagamar Paulista*. Tese de Doutorado. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

ZINA, J., PRADO, C. P. A., BRASILEIRO, C. A. & HADDAD, C. F. B. 2012. Anurans of the sandy coastal plains of the Lagamar Paulista, State of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 12(1):251-260.

CAPÍTULO III

Aninhamento em comunidades de anfíbios anuros em ilhas

RESUMO

O Aninhamento “*nestedness*” é proposto como um processo na formação de comunidades de ilhas continentais uma vez que, devido à alteração do nível do mar, durante o quaternário, ocorreram eventos de extinção e colonização que influenciaram a formação das comunidades. Considerando que a interação entre fatores ambientais, interações locais, efeitos históricos e ecologia das espécies atuam para produzir padrões de riqueza de espécies e o aninhamento, o objetivo desse capítulo foi identificar padrões de riqueza de espécies em comunidades de anuros em áreas continentais e insulares no Brasil e testar se as espécies tem um padrão aninhado de distribuição nas comunidades. Para isso, realizamos uma compilação bibliográfica de estudos da anurofauna continental e insular da região costeira dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro e testamos se a riqueza de espécies das ilhas é influenciada pela área da ilha ou pela distância do continente através de regressões lineares e se as comunidades são aninhadas pela métrica NODF no Programa Aminhado através de dois modelos nulos (CE e ER). Nossos resultados indicam que a riqueza de espécies das comunidades continentais é superior a riqueza de ilhas e a riqueza de espécies das ilhas varia com a área da ilha e não com a distância do continente. As comunidades são aninhadas sendo que grande parte das espécies que ocorrem no continente ocorrem em ilhas e composição das comunidades do Paraná e São Paulo são similares (continentais e insulares). O padrão aninhado é, teoricamente, produzido por processo de colonização e extinção devido a fragmentação de habitat e perda de área assim, os eventos geológicos do quaternário podem ter afetado a reunião das comunidade de anuros em ilhas. Da mesma forma, os padrões de distribuição das espécies indicam que características bionômicas das espécies são fundamentais para se compreender o padrão de coocorrência nas comunidades.

PALAVRAS-CHAVE: Anurofauna, ilhas continentais relação espécie área, Biogeografia de Ilhas .

INTRODUÇÃO

Determinar quais mecanismos regem os padrões de distribuição das espécies em comunidades biológicas é uma das questões centrais em ecologia de comunidades (Gotelli e Graves, 1996; Chase, 2003; Sutherland et al., 2013). No entanto, ocorreu uma mudança de um paradigma onde apenas processos ecológicos locais de interação de espécies formam as comunidades, para a inclusão de processos que ocorrem em escalas maiores (Wiens e Donoghue, 2004). Atualmente, os processos em largas escalas de tempo (históricos e evolutivos) determinam o pool de espécies disponíveis regionalmente e os mecanismos (como a dispersão e os filtros ambientais) promovem a alocação das espécies nas comunidades, em que os fatores locais (como competição, predação e requerimento de nicho) estruturam as comunidades (Leibold et al., 2004; Cottenie, 2005)

Entre os mecanismos propostos para explicar a distribuição e riqueza de espécies nas comunidades biológicas estão os processos que determinam o pool regional de espécies (Ricklefs, 1987; Rosenzweig, 1995, Chown e Gaston, 2000, Wiens e Donoghue, 2004). Em menor escala esses fatores estão relacionados com história geológica e climática regional, interações interespecíficas (Schoener, 1983; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007) e características biológicas e de história de vida das espécies (Flojgaard et al., 2011; Hawkins et al., 2011).

A história geológica e climática regional tem efeito na formação das comunidades porque determinam padrões regionais de riqueza de espécies pelos eventos de especiação, colonização e extinção (Buckley e Jetz, 2007; Dobrovolski et al., 2012). No entanto, a forma e a intensidade da ação desses mecanismos são determinados por características associadas a história de vida das espécies e interações intra e interespecíficas. A influência dessas características na resposta dos diferentes grupos de fauna em regiões costeiras pelos eventos geológicos e climáticos ocorreu, principalmente, durante o quaternário (Whittaker e Fernández-Palacios 2007), relacionada a alteração do nível dos oceanos. Assim, durante a fase regressiva dos oceanos ocorreram processos de dispersão e colonização de novas áreas sendo que a manutenção das populações nesses ambientes insulares recém formados é relacionada a fatores como tolerância fisiológica e características comportamentais (ex. capacidade de dispersão e comportamento migratórios). Desta forma, essa colonização ou extinções

determinadas pelas características de história de vida das espécies definiram a composição e riqueza de espécies das comunidades resultando em um padrão aninhado “*Nested*” nas comunidades (Atmar e Paterson 1993, Flojgaard et al., 2011).

No padrão aninhado as comunidades locais são consideradas subgrupos de espécies da comunidade fonte. Essas diferenças entre as comunidades são produzidas pela relação entre as dinâmicas de extinção e colonização, mediadas pelas respostas individualistas das espécies como consequência da fragmentação do habitat durante o processo de formação dos ambientes (Patterson e Atmar, 1986; Wright e Reeves, 1992; Worthen, 1996). Desta forma, o aninhamento é proposto como um padrão na formação de comunidades de ilhas continentais uma vez que, devido a alteração do nível do mar durante o quaternário ocorreram eventos de extinção e colonização que determinaram a formação das comunidades (Simberloff e Martin, 1991; Wright et al., 1998; Meyer e Kalko, 2008).

No entanto, no caso de ilhas as características como tamanho da ilha (área) e a distância com a fonte colonizadora (isolamento) fazem parte do processo de formação ou montagem das comunidades e, portanto, produzem efeito no grau de aninhamento (Bolger et al., 1991; Cook et al., 1995; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). A relação entre a área das ilhas e isolamento com os eventos de colonização e extinção são a base da Teoria de Biogeografia de Ilhas. Esta teoria, pensada para ilhas oceânicas, tem a premissa de que a taxa de extinção varia em função da área da ilha e a taxa de colonização altera em função do isolamento (Whittaker e Fernández-Palacios 2007). Assim, ilhas menores teriam maior taxa de extinção que ilhas maiores e ilhas mais distantes do continente (comunidade fonte) teriam uma menor taxa de colonização se comparada a ilhas próximas ao continente (Rosenzweig 1995, Whittaker e Fernández-Palacios 2007). No entanto, fatores como origem das ilhas e características biológicas (ex. capacidade de dispersão) do grupo animal estão diretamente relacionadas a este padrão.

A reunião de comunidades por mecanismos de aninhamento foi descrita para mamíferos, aves, répteis, insetos, plantas e anfíbios (Soulea et al., 1988; Blake, 1991; Bolger et al., 1991; Cutler, 1991; Cook e Quinn, 1995; Hecnar e M’Closkey, 1997; Moreira et al., 2012), indicando a generalidade dos mecanismos envolvidos. Os anfíbios possuem estreita relação com o ambiente de tal forma que a distribuição e atividade de algumas espécies é dependente das características do clima e do habitat (Wells, 2007; Cap. II). Esse efeito ambiental sobre o padrão de distribuição das espécies influencia a

reunião das comunidades de anura. Por exemplo, Moreira et al. (2012) encontraram um padrão de reunião de comunidades por aninhamento que é dependente do hidroperíodo e do tamanho das poças. Já, em Hecnar e M'Closkey (1997) o padrão de aninhamento das comunidades estudadas foi função do tipo de habitat, presença de predadores e da história de vida das espécies. Nesse sentido, a incidência das espécies foi positivamente correlacionada com a capacidade de dispersão sendo que bons dispersores foram menos aninhados do que espécies com baixa capacidade de dispersão (Hecnar e M'Closkey, 1997).

Considerando que os anuros são dependentes do ambiente para o desenvolvimento de atividades biológicas como reprodução, tem capacidade de dispersão limitada e a estrutura de comunidades em ilhas foi determinada pela dinâmica de colonização e extinção durante o quaternário, hipotetizamos que o mecanismo de reunião de comunidades de anuros em ilhas seja o aninhamento. Assim, o objetivo desse capítulo foi determinar se comunidades de anuros em ilhas são subgrupos de comunidades continentais em ambientes costeiros no Brasil. Especificamente, tivemos como objetivo: (1) caracterizar a composição e identificar variações na composição de espécies entre as comunidades continentais e insulares, (2) com base na Teoria de Biogeografia de Ilhas testar se a riqueza de espécies das ilhas varia com a área da ilha e distância do continente, (3) identificar se as comunidades tem um padrão de aninhado de distribuição das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Estudamos com base na literatura comunidades de áreas continentais e insulares do litoral dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro, Brasil. A região está inserida no Bioma Floresta Atlântica e a vegetação pode ser classificada em áreas de formações pioneiras com influência fluviais, marinhas ou flúvio-marinhas (ex. mangues e restingas), áreas de floresta ombrófila densa de terras baixas que ocorrem até 20 m de altitude e áreas de floresta ombrófila densa sub-montana (Maack, 2012). Em relação ao clima, segundo Koppen, o litoral paranaense e paulista (porção sul) tem clima Cfa, a porção norte do litoral paulista tem clima Am e o litoral do Rio de Janeiro tem clima Aw.

O relevo regional da planície litorânea é plano com a ocorrência de morros e colinas em áreas continentais e insulares. As formações geológicas são de sedimentos continentais e costeiros (cordões litorâneos e estuarinos) que foram determinadas principalmente pelas variações do nível do mar durante o Quaternário em dois eventos geológicos principais, a Transgressão de Cananéia e a Transgressão de Santos (Ângulo, 2004). Durante a Transgressão de Cananéia (± 120 mil anos), o mar encontrava-se a oito metros acima do nível atual, o que deixou a Serra do Mar em contato direto com o Oceano Atlântico. Neste momento, a planície litorânea e algumas ilhas que existem atualmente estavam submersas ou estavam reduzidas a pequenas ilhas (Ângulo, 2004). Após esse período, ocorreu uma fase regressiva do oceano (± 20 mil anos) e o mar recuou cerca de 130 m abaixo do nível atual fato que ampliou a planície litorânea que passou a englobar as ilhas atuais como montanhas (Ângulo, 2004). Posteriormente na Transgressão Santos (± 6 mil anos) ocorreu a elevação do nível do mar (± 3.5 m acima do nível atual), seguida por uma pequena retração. Esses movimentos definiram a conformação atual do litoral e formou a grande parte das ilhas existentes atualmente (Ângulo, 2004). Assim, as áreas estudadas tem histórico de formação e isolamento semelhante (Ângulo, 2004) embora, existam diferenças nas características geomorfológicas como área e altitude (Tabela 1).

Coleta de dados

Foi realizada uma compilação bibliográfica de estudos da anurofauna continental e insular da região costeira dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro (Tabela 1). Ao total foram obtidos dados de presença de espécies em 31 comunidades das quais 15 são comunidades insulares e 16 comunidades continentais. Dessas, nove são no estado do Paraná (três insulares e seis continentais), oito em São Paulo (cinco insulares e três continentais) e 13 no Rio de Janeiro (sete insulares e seis continentais) (Figura 01 e Tabela 01). Uma matriz de presença e ausência das espécies em cada comunidade reuniu a composição de todas as comunidades. Estimamos também dados de distância do continente e área da ilha no caso de estudos realizados em ilhas (Tabela 01) para testar se existe relação entre área da ilha e isolamento com a riqueza de espécies de cada ilha.

Tabela 1: Comunidades utilizadas para descrever a composição de cada local no continente e nas ilhas dos estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro na confecção da matriz de dados do presente trabalho bem como os dados de área total e distância do continente (DC) das comunidades insulares.

UF	Local	Área (ha)	Coordenada	DC (Km)	Fonte
PR	Morretes	---	25°29'S - 48°50'O	---	Armstrong e Conte, 2010
PR	Morretes	---	25°26'S - 48°52'O	---	Costa e Hartmann, 2005
PR	Guaraqueçaba	---	25°16'S - 48°19'O	---	Castanho, 2000
PR	Guaraqueçaba	---	25°09'S - 48°16'O	---	Garey e Hartmann, 2012
PR	Paranaguá	---	25°35'S - 48°33'O	---	Leivas e Moura, <i>in prep.</i>
PR	Matinhos	---	25°45'S - 48°30'O	---	Leivas e Moura, <i>in prep.</i>
PR	Ilha do Mel	2.800	25°30'S - 48°20'O	3	Leivas e Moura, <i>in prep.</i>
PR	Ilha Rasa	1.050	25°21'S - 48°24'O	0.6	Leivas e Moura, <i>in prep.</i>
PR	Ilha de Superagui	1.500	25°28'S - 48°13'O	0.2	Leivas e Moura, <i>in prep.</i>
SP	E.E Juréia	---	24°31'S - 47°16'O	---	Pombal e Gordo, 2004; Narvaes et al., 2009
SP	Iguape	---	24°41'S - 47°31'O	---	Zina et al., 2012
SP	Pariquera-açú	---	24°38'S - 47°48'O	---	Zina et al., 2012
SP	Ilha de São Sebastião	33.593	23°55'S - 45°24'O	2	Sawaya, 1999; Centeno, 2008
SP	Ilha Comprida	18.900	25°00'S - 47°52'O	0.4	Zina et al., 2012
SP	Ilha do Cardoso	13.600	25°03'S - 48°05'O	0.2	Bertoluci et al., 2007; Vilela et al., 2011; Pinheiro et al., 2009; Zina et al., 2012,
SP	Ilha de Cananéia	12.500	24°55'S - 47°53'O	0.3	Zina et al., 2012
SP	Ilha Anchieta	830	23°27'S - 45°02'O	0.5	Cicchi et al., 2009
RJ	Saquarema	---	22°50'S - 42°27'O	---	Abrunhosa et al., 2006
RJ	Jurubatiba	---	22°17'S - 41°41'O	---	Rocha et al., 2008
RJ	Praia das Neves	---	21°15'S - 40°56'O	---	Teixeira et al., 2002
RJ	Restinga de Grumari	---	23°02'S - 43°32'O	---	Telles et al., 2012
RJ	Massambaba	---	22°56'S - 42°12'O	---	Rocha et al., 2008
RJ	Grussaí	---	21°44'S - 41°02'O	---	Rocha et al., 2008
RJ	Barras de Maricá	---	22°57'S - 42°50'O	---	Rocha et al., 2008
RJ	Ilha Grande	19.300	23°08'S - 44°10'O	3	Sluys et al., 2007; Silva e Silva, 2013
RJ	Ilha da Marambaia	4.200	23°04'S - 43°58'O	9.5	Silva et al., 2008; Bittencourt-Silva e Silva, 2013
RJ	Ilha de Itacuruçá	994	22°56'S - 43°53'O	0.2	Bittencourt-Silva e Silva, 2013
RJ	Ilha da Gipóia	603.3	23°02'S - 44°22'O	0.7	Bittencourt-Silva e Silva, 2013
RJ	Ilha de Jaguanum	252	23°00'S - 43°55'O	6.6	Bittencourt-Silva e Silva, 2013
RJ	Ilha de Itanhangá	31.1	22°59'S - 44°24'O	1.3	Bittencourt-Silva e Silva, 2013
RJ	Ilha da Mãe	17.4	22°59'S - 43°03'O	1	Bittencourt-Silva e Silva, 2013

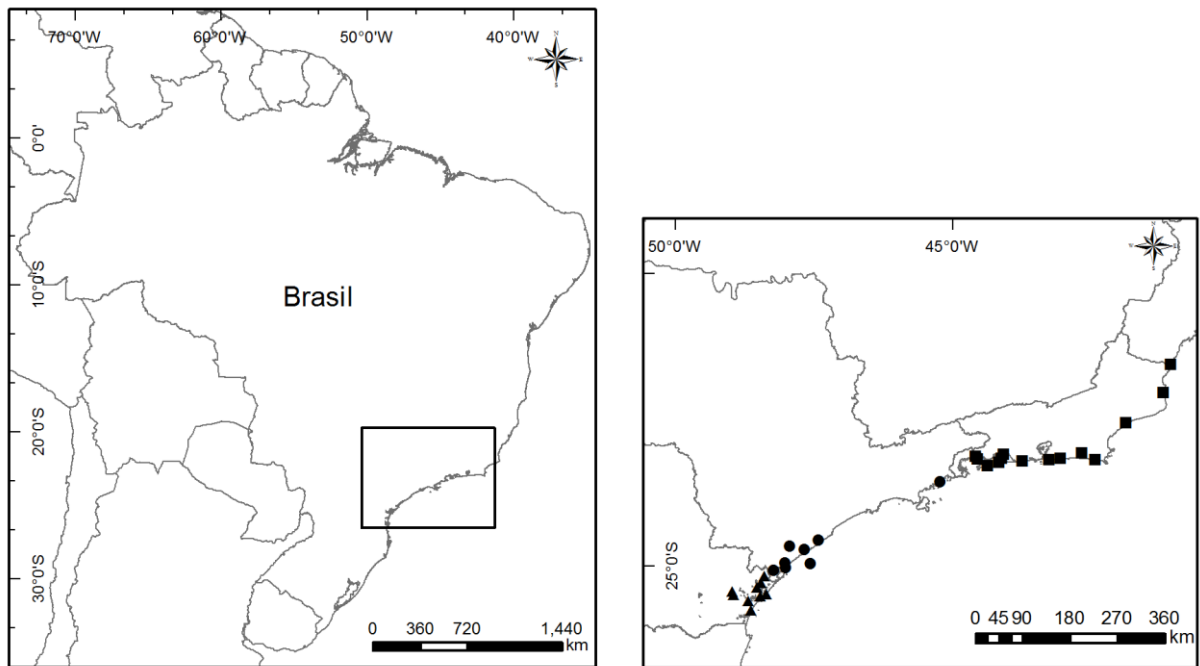


Figura 1: Mapa do Brasil e em detalhe a região costeira com as comunidades analisadas no estado do Paraná (triângulo), São Paulo (círculo) e Rio de Janeiro (quadrado).

Análise de Dados

Para testar se a riqueza das ilhas tem relação com a área das ilhas e como a distância do continente utilizamos testes de regressão linear simples. Assim, os testes foram realizados entre a riqueza de espécies e as variáveis preditoras área da ilha (ha) e distância do continente (km). Para seguir as premissas dos modelos lineares as variáveis foram logaritmizadas. As análises executadas no programa PAST versão 2.17b (Hammer et al., 2001).

Para caracterizar a variação na composição de espécies entre as comunidades foi realizada uma análise de agrupamento sobre uma matriz de distância de Dice baseado na presença das espécies em cada área. Para caracterizar a relação entre as comunidades utilizamos a análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS: *nonmetric multidimensional scaling*). O nMDS foi construído sobre uma matriz de distância de Dice baseado na presença das espécies nas comunidades formando uma matriz de presença de espécies por comunidade em cada estado. A distorção da ordenação pelo nMDS em relação à matriz de similaridade original foi determinada através da estatística chamada "stress" (S), cujos valores indicam os seguintes níveis de ajuste: 0.40 = ajuste fraco, 0.20 = regular, 0.10 = bom, 0.05 = excelente e 0.0 = perfeito (Rohlf,

2000). Para testar se os agrupamentos formados nMDS correspondiam a grupos discretos de comunidades utilizamos uma Anova multivariada por distâncias (PERMANOVA, Anderson, 2001). A probabilidade de ocorrência dos grupos foi determinada por permutação (999). As análises foram realizadas no software estatístico R, versão 3.0.1 pacote *vegan* (R Core Team, 2013).

Como a opção de estruturação por respostas individualistas (sem interação biótica) foi testado o grau de aninhamento das comunidades continentais e insulares através do teste métrico NODF (Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill, Almeida-Neto et al., 2008), no programa ANINHADO (Guimarães e Guimarães, 2006). NODF é uma métrica de aninhamento menos propensa a erros do tipo I quando comparada a outras métricas utilizadas, como a Temperatura (T) proposta por Atmar e Patterson (1993) (Almeida-Neto et al., 2008).

O aninhamento foi testado com a base de dados de incidências (presença e ausência) das espécies nas comunidades. Como o cálculo de NODF é positivamente influenciado pelo preenchimento da matriz e insensível a forma e tamanho (Almeida-Neto et al., 2008) a matriz foi ordenada em ordem decrescente de acordo com riqueza de espécies (iniciando com as comunidades mais ricas). As probabilidades de aninhamento foram testadas por aleatorização (1000 aleatorizações) usando dois modelos nulos, ER e CE. No Modelo nulo ER as presenças das espécies são distribuídas aleatoriamente dentro de qualquer célula da matriz e, no modelo nulo CE é fixado as linhas (espécies) e as aleatorizações ocorrem entre as colunas (áreas). O modelo nulo ER implica que todas as comunidades tem a mesma chance de ter qualquer número e composição de espécies, o que retira qualquer efeito intrínseco das comunidades, como o tamanho da área (no caso das ilhas). Já, o algoritmo CE mantém a riqueza de cada comunidade, preservando as características do ambiente que produziram esse padrão.

Em um primeiro momento a análise foi realizada com todas as espécies registradas nos estudos ($n = 179$ espécies), ou seja, incluindo espécies com identificação em nível de gênero ou inconsistente (ex. sp. aff. e cf.). Posteriormente, essas espécies foram excluídas da matriz ($n = 118$ espécies) e os testes realizados. Assim, seria possível identificar possíveis variações qualitativas no resultado em função da matriz adotada. Embora os resultados da análise de aninhamento não diferiram qualitativamente optamos, em uma postura conservadora, em apresentar os resultados com base na matriz de espécies com identificação precisa. Assim a matriz para as análises de aninhamento foi constituída por 118 espécies.

RESULTADOS

Oitenta e sete espécies ocorrem no continente e 82 nas ilhas estando distribuídas em 11 famílias: Hylidae (60 espécies), Leptodactylidae (12 espécies), Bufonidae (10 espécies), Microhylidae e Cycloramphidae (oito espécies cada família), Brachycephalidae (7 espécies), Hylodidae (5 espécies), Craugastoridae (3 espécies), Centrolenidae e Odontophrynidae (com duas espécies cada família) e Hemiphractidae (1 espécie) (Anexo 1).

As comunidades do continente tiveram maior número de espécies (variação entre 31 e 4 espécies; média $18.6 \pm$ desvio padrão 5.4 espécies) do que comunidades insulares (variação entre 21 e 1 espécie; média 15.2 ± 4.2 espécies). O litoral do Paraná tem maior riqueza de espécies nas comunidades continentais (variação entre 31 e 24 espécies; média 27.5 ± 3.1 espécies) e insulares (variação entre 21 e 17 espécies; média 19.6 ± 6.8 espécies) quando comparada com a riqueza das comunidades dos estados de São Paulo (variação entre 28 e 19 espécies; média 23.3 ± 11.2 espécies para o continente e variação entre 27 e 14 espécies; 18 ± 6.8 espécies para ilhas) e Rio de Janeiro (variação entre 21 e 4 espécies; média de 9.14 ± 6.4 espécies para continente e variação entre 29 e 1 espécie ; 11.4 ± 10.1 espécies para ilhas).

A riqueza de espécies da ilha aumenta com a área da ilha ($R = 0.62$; $p < 0.01$; Riqueza = $0.13 + 0.41\text{área}$). No entanto, a riqueza de espécies da ilha não é uma função da distância da ilha ao continente ($R = -0.07$; $p = 0.78$; Riqueza = $0.97 + -0.94 \text{área}$) (Figura 2).

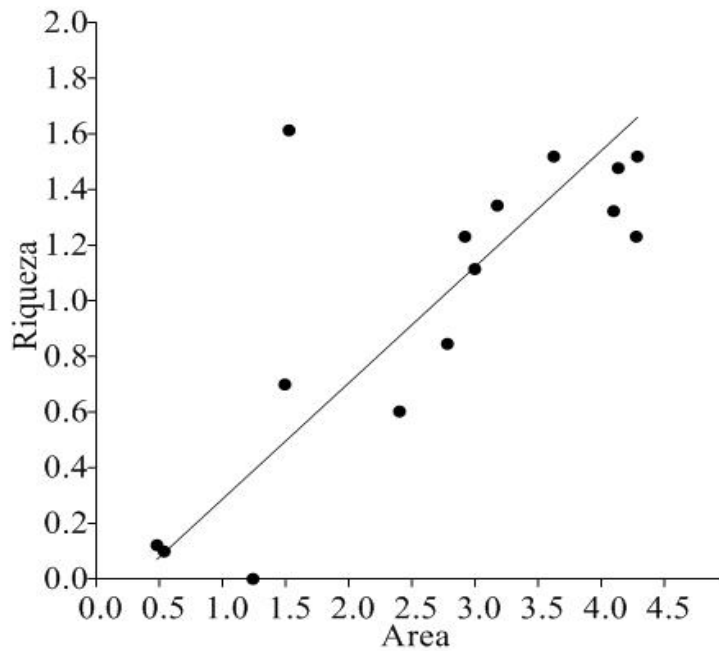


Figura 2: Regressão Linear entre a riqueza de espécies (*log*) e a variável preditora área das ilha (*ha log*) da região costeira dos Estados do Paraná, São Paulo e Rio de Janeiro.

A composição de espécies nas comunidades continentais e insulares pode ser dividida em três grandes grupos (1) espécies que ocorrem na maioria das comunidades continentais e insulares (ex. *H. albomarginatus* em 26 comunidades, *H. binotatus* e *L. latrans* em 20 comunidades, e *H. faber* em 19 comunidades), (2) espécies que foram registradas em poucos locais (ex. *S. incrustratus*, *S. parkeri* e *A. passarelli* em duas comunidades cada espécie) e (3) espécies que tem coocorrência mediada considerando todas as comunidades (ocorrem em seis a doze comunidades), no entanto, quando verificada a coocorrência em áreas próximas (ex. litoral de um estado) elas ocorrem praticamente em todas as comunidades. Essas espécies podem ser representados por *S. argyreonatus* e *P. distincta* que coocorrem em praticamente todas as comunidades do Paraná e São Paulo e não são registradas para o Rio de Janeiro (12 e 16 localidades respectivamente) e *A. brunoi*, *D. dicipens* e *M. microps* que ocorrem em seis comunidades cada espécie no Rio de Janeiro (seis comunidades cada espécie) (Anexo 1).

A ordenação (cluster) das comunidades indica que a composição da fauna das comunidades de Paraná e São Paulo independente se são insulares ou continentais são mais similares que entre si quando comparada as comunidades do Rio de Janeiro. (Figura 3). Da mesma forma, a ordenação (nMDS) das comunidades indica que o primeiro eixo do nMDS separa as comunidades do estado do Paraná e São Paulo das comunidades do Rio de Janeiro. Assim, a composição das comunidades do estado do

São Paulo e Paraná formam um núcleo mais similar entre si do que as comunidades do Rio de Janeiro (Figura 4). O segundo eixo permite identificar diferenças na composição das comunidades continentais e insulares de cada estado, embora, algumas ilhas possuem semelhança acentuada com as comunidades do continente do que a de outras ilhas. A análise de variância multivariada por distância indica que tanto a composição de espécies entre estados quanto entre ilhas e continentes tem diferenças significativas e que existe uma interação entre esses fatores (Tabela 2).

A análise de aninhamento mostrou que a composição de espécies nas comunidades tem um padrão aninhado quando ordenada de acordo com a riqueza de espécies (NOFD = 13.74) independente do modelo nulo utilizado (NOFD ER = 8.29 e NOFD CE = 10.66; $p < 0,01$ para ambos os modelos nulos)

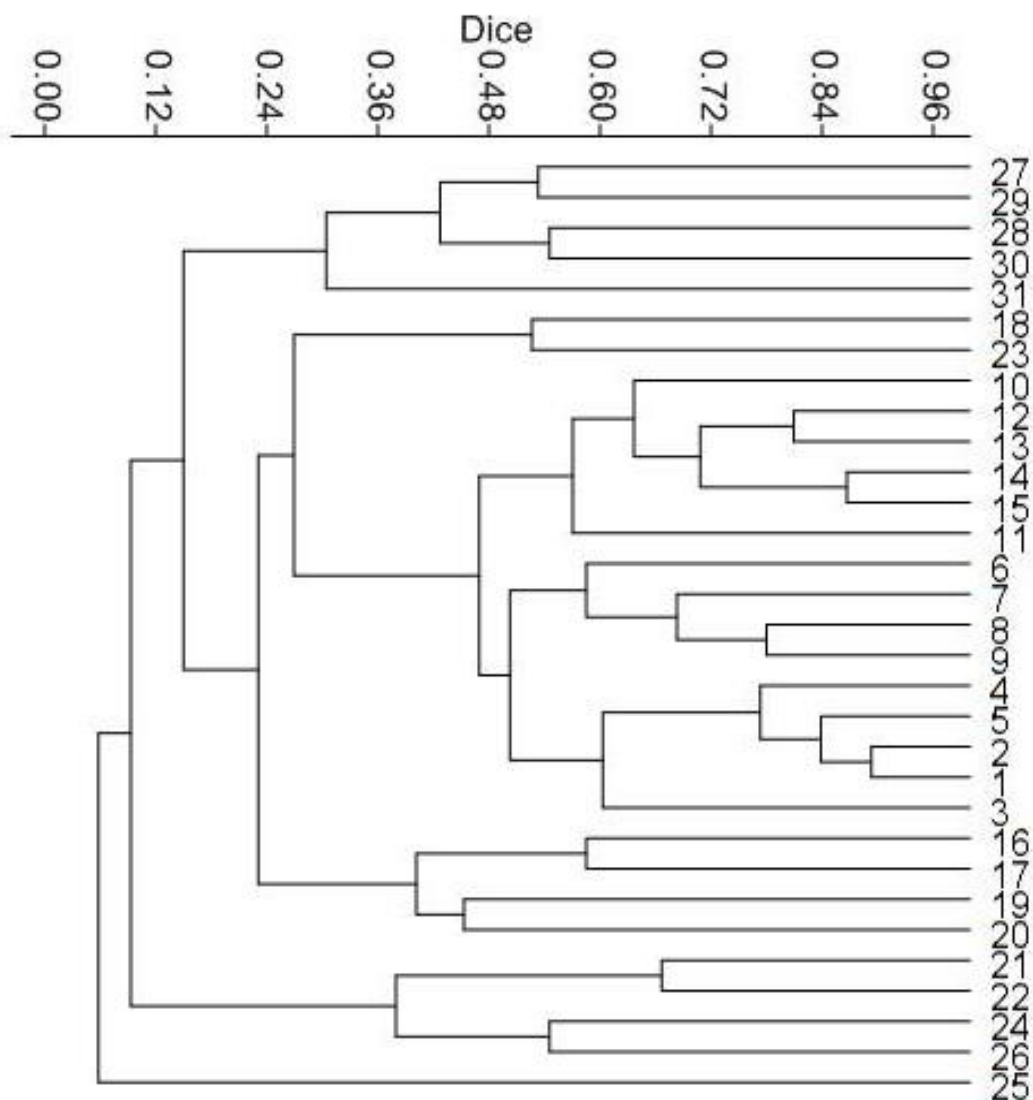


Figura 3. Análise de agrupamento construído a partir da distância de Dice demonstrando a variação da composição entre as áreas estudadas. PR: (1) Paranaguá, (2) Matinhos, (3) Ilha do Mel, (4) Ilha Rasa, (5) Ilha de Superagui, (6 e 7) Morretes, (8 e 9)

Guaraqueçaba; SP: (10) Ilha do Cardoso, (11) Estação Ecologica da Juréia, (12) Iguape, (13) Pariquera-Açú, (14) Ilha de Cananéia, (15) Ilha Comprida, (16) Ilha Anchieta, (17) Ilha de São Sebastião; RJ: (18) Saquarema, (19) Ilha de Marambai, (20) Ilha Grande, (21) Jurubatiba, (22) Praia das Neves, (23) Restinga de Grumari, (24) Massambaba, (25) Grussaí, (26) Barra de Maricá, (27) Ilha de Itacuruçá, (28) Ilha da Gipóia, (29) Ilhas de Jaguanum, (30) Ilha de Itanhangá e (31) Ilha Mãe.

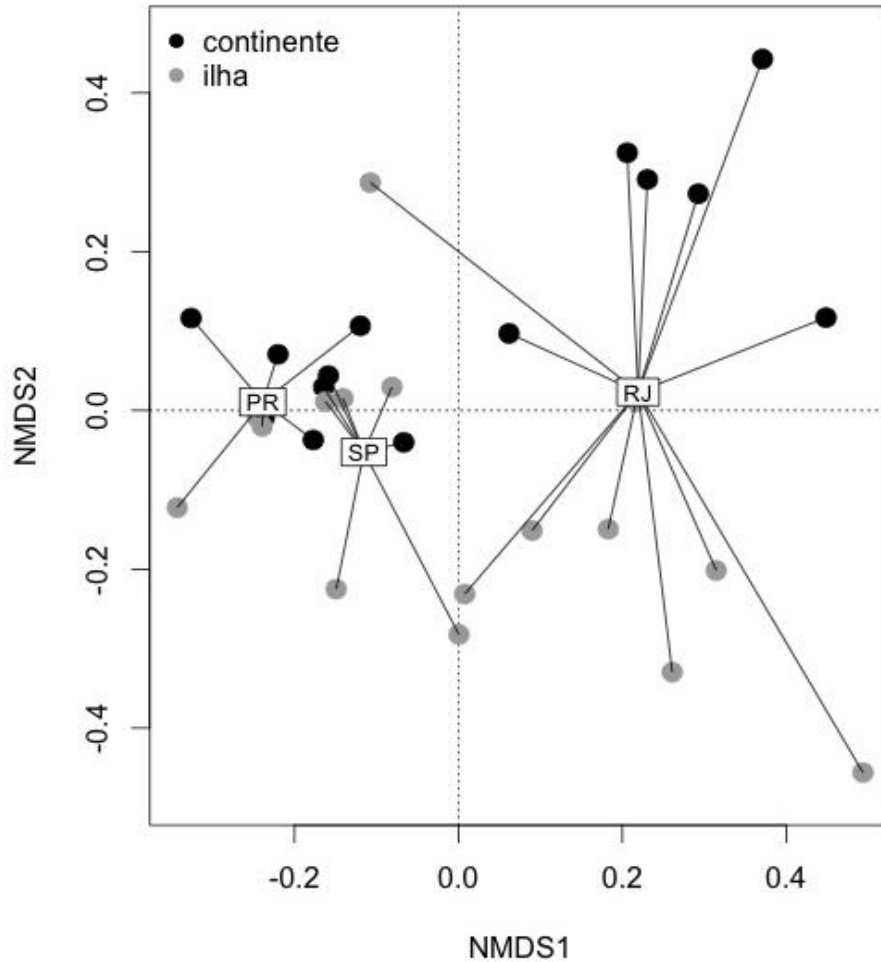


Figura 4. Posição das comunidades continentais e insulares no espaço formado pelos dois eixos produzidos pelo Escalonamento Multidimensional não Métrico (nMDS) baseado na composição de espécies de anuros das comunidades dos estados do Paraná (PR), São Paulo (SP) e Rio de Janeiro (RJ). STRESS = 0,12.

Tabela 2: Resultados da anova multivariada (PERMANOVA) por matriz de distância. A partição da variação entre estados e local (continente ou ilha) foi feita com base em uma matriz de similaridade de Dice com a probabilidade determinada usando 999 aleatorizações.

	Df	SQ	MS	F	R ²	P
Estado	2	2.85	1.429	7.11	0.298	0.002
Local	1	0.77	0.770	3.83	0.080	0.001
Estado e local	2	0.92	0.459	2.28	0.096	0.005
Resíduos	25	5.02	0.200	0.524		

DISCUSSÃO

Ilhas continentais por terem idade e histórico de formação conhecido fornecem perspectivas dos mecanismos responsáveis pela de reunião das comunidades biológicas (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007; Losos e Ricklefs, 2009). Nossos resultados indicam que a riqueza de espécies das comunidades continentais é superior a riqueza de ilhas e que a riqueza de espécies das ilhas varia com a área da ilha, mas não com a distância do continente. As comunidades são aninhadas sendo que grande parte das espécies que ocorrem no continente ocorrem em ilhas. A composição das comunidades do Paraná e São Paulo são mais similares entre si (continentais e insulares) quando comparadas com a composição das comunidades de anura do Rio de Janeiro.

A relação entre área e riqueza de espécies encontrada para a região estudada pode ser atribuída ao fato que ambientes com maiores áreas tem maior heterogeneidade ambiental o que propicia a maior disponibilidade de recursos favorecendo a ocorrência de um maior número de espécies (Ricklefs e Lovette, 1999; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). Ou seja, a área pode estar representando diversas características do habitat (ex. diversidade de ambientes reprodutivos), topográficas (ex. altitude) e vegetacionais (Rosenzweig, 1995; Ricklefs e Lovette, 1999; Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). Já, a ausência de efeito da distância da provável fonte de colonização (continente) com a riqueza pode ser atribuído a fatores como proximidade das ilhas do continente (em geral entre 0.2 a 9.5 km) ou a existência de ilhas grandes próximas ao continente o que dificultaria identificar essa relação, embora o mecanismo não seja totalmente claro.

O aninhamento das comunidades indica que as ilhas são formadas por subconjuntos de espécies das comunidades continentais (com maior riqueza de espécies) considerando, que a maioria das espécies registradas no continente (comunidade fonte) ocorrem nas ilhas. Desta forma a composição de espécies nas comunidades continentais e insulares pode ser dividida em três grandes grupos assim, os padrões de coocorrência das espécies nas comunidades dentro de cada grupo diferenciam a composição da fauna entre os Estados, bem como indicam uma maior similaridade na composição da fauna entre as comunidades de anura dos estados de São Paulo e Paraná. A maior similaridade na composição da fauna entre os estados do Paraná e São Paulo indica que durante o processo de formação as comunidades passaram pelos mesmos filtros ambientais e

climáticos e foram colonizados a partir de um pool de espécies similar (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007).

A formação das comunidades insulares se deu a partir de eventos de colonização e extinção que ocorreram durante processos de expansão e retração da plataforma continental pela oscilação do nível do mar no Quaternário (Lara e Patton, 2000; Carnaval e Moritz, 2008; Fitzpatrick et al., 2009). Os processos de colonização devem ter ocorrido a partir de uma fase regressiva do oceano (± 20 mil anos) que expos as áreas alagadas da planície costeira. Já os processos de extinção pode ter ocorrido durante a Transgressão de Santos (± 6 mil anos) pela elevação do nível do mar que definiu a formação das ilhas e costa brasileira (Ângulo, 2004), devido ao isolamento das populações e perda de áreas e habitat nos ambientes recém formados (Whittaker e Fernández-Palacios, 2007). Portanto, o aninhamento das comunidades indicado por nossos resultados que é proposto como padrão para as comunidades de ilhas continentais é provavelmente produto dos processos de colonização e extinção ocorridos durante o quaternário (Wright et al., 1998; Hecner et al., 2002; Meyer e Kalko, 2008).

Nesses processos as características de história de vida são associadas à probabilidade de colonização e extinção (Hecnar e M'Closkey, 1997; Moreira et al., 2012). Entre os atributos biológicos que podem influenciar a capacidade de colonização estão o tamanho corpóreo, a capacidade de dispersão e restrições fisiológicas (Price et al., 2011; Srinivasan et al., 2014). Em nossos resultados as espécies com maior tamanho corpóreo como *H. binotatus*, *H. albomarginatus*, *H. faber* e *L. latrans* ocorrem em mais de 50 % das comunidades, indicando uma tendência de que espécies maiores tem maior capacidade de dispersão e capacidade de colonização quando comparada a espécies de pequeno porte. No entanto para os anuros, animais com dispersão ativa, porém limitada, a falha na colonização das áreas costeiras pode estar relacionado a restrições fisiológicas principalmente pela perda de água devido a alta salinidade (Watling et al., 2009) ou associação com habitats específicos (Hecner et al., 2002).

Os eventos geológicos do quaternário podem ter afetado a reunião das comunidade de anuros em ilhas. O padrão aninhado é, teoricamente, produzido por processo de colonização e extinção devido a fragmentação de habitat e perda de área. A princípio, esse é o padrão de formação das ilhas dos sistemas estudados. Da mesma maneira, os padrões de distribuição das espécies indicam que características bionômicas das espécies são fundamentais para se compreender o padrão de coocorrência nas comunidades.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRUNHOSA, P. A., WOGEL, H. & POMBAL JR., J. P. 2006. Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the atlantic florest, south-eastern Brazil. *Herpetological Journal* 16:115-122.

ALMEIDA-NETO, M., GUIMARÃES, P., GUIMARÃES JR., LOYOLA, P. R., & W. ULRICH. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. *Oikos* 117:1227-1239.

ANDERSON, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.

ÂNGULO, R. J. 2004. Mapa do Cenozóico do litoral do Estado do Paraná. *Boletim Paranaense de Geociências* 55:25-42.

ARMSTRONG, C. G. & CONTE, C. E. 2010. Taxocenose de anuros (Amphibia: Anura) em uma área de Floresta Ombrófila Densa no Sul do Brasil. *Biota Neotropica* 10(1):039-046.

ATMAR, W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113:1-20.

ATMAR, W. & PATTERSON, B. D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats. *Oecologia* 96:373-382.

BERTOLUCI, J., BRASSALOTI, R. A., RIBEIRO JR., J. W., VILELA, V. M. F. N. & SAWAKUCHI, H. O. 2007. Species composition and similarities among anuran assemblages of forest sites in southeastern Brazil. *Scientia Agricola* 64(4):364-374.

BITTENCOURT-SILVA, G. B. & SILVA, H. R. 2013. Insular Anurans (Amphibia: Anura) of the coast of Rio de Janeiro, Southeast, Brazil. *Check List* 9(2): 225-234.

BLAKE, J. G. 1991. Nested subsets and the distribution of birds on isolated woodlots. *Conservation Biology* 5:58-66.

BOLGER, D. T., ALBERT, A. C. & SOULEÂ, M. E. 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: sampling, extinctions, and nested species subsets. *American Naturalist* 137:155-166.

BUCKLEY, L. B. & JETZ, W. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274:1167-1173.

CARNAVAL, A. C. & MORITZ, C. M. 2008. Historical climate modeling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography* 35:1187-1201.

CASTANHO, L. M. 2000. *História natural de uma comunidade de anuros da região de Guaraqueçaba, litoral norte do Estado do Paraná*. Tese de Doutorado. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho.

CENTENO, F. C. 2008. *Diversidade e uso do ambiente pelos anfíbios e répteis da Ilha de São Sebastião, Ilhabela, SP*. Dissertação de Mestrado. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

CHASE, J. M. 2003. Community assembly: when does history matter?. *Oecologia* 136:489-495.

CHASE, M. & HOOPES, M. F. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7:601-613.

CHOWN, S. L. & GASTON, K. J. 2000. Areas, cradles, and museums: the latitudinal gradient in species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15:311-315.

CICCHI, P. J. P., SERAFIM, H., DE SENA, M. A., CENTENO, F. C. & JIM, J. 2009. Herpetofauna em uma área de Floresta Atlântica na Ilha Anchieta, município de Ubatuba, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9(2):201-212.

COOK, R. R. & QUINN, J. F. 1995. The influence of colonization in nested species subsets. *Oecologia* 102:413-424.

COSTA, T. R. N. 2006. *Riqueza e biologia de anfíbios anuros em uma área de Mata Atlântica no município de Morretes*. Monografia de bacharel. Universidade Federal do Paraná.

COTTENIE, K. 2005. Integrating Environmental and Spatial Processes in Ecological Community Dynamics. *Ecology Letters* 8(11):1175-82.

CUTLER, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology* 5:496-505.

DOBROVOLSKI, R., MELO, A. S., CASSEMIRO F. A. S. & DINIZ-FILHO, J. A. F. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity, *Global Ecology and Biogeography* 21(2): 191-197.

FITZPATRICK, S., BRASILEIRO, C. A., HADDAD, C. F. B. & ZAMUDIO, K. R. 2009. Variation in genetic structure of an Atlantic coastal Forest frog reveals regional differences in habitat stability. *Molecular Ecology* 18:2877-2896.

- GAREY, M. V. & HARTMANN, M. T. 2012. Anurans of Reserva Natural Salto Morato, municipality of Guaraqueçaba, State of Paraná, southern Brazil. *Biota Neotropica* 12(4): 137-145.
- GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington. 368 pp.
- GUIMARAES, P. R. & GUIMARAES, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21:1512-1513.
- HAMMER, O., HARPER, D. & RYAN, P. D. 2001. *PAST: Paleontological Statistic Software Package for Education and Data Analyses*. *Paleontologia Eletrônica* 4:9.
- HECNAR, S. J., CASPER, G. S., RUSSELL, R. W. & ROBINSON, J. N. 2002. Nested species assemblages of amphibians and reptiles on islands in the Laurentian Great Lakes. *Journal of Biogeography* 29:475-489.
- HECNAR, S. J. & M'CLOSKEY, R. T. M. 1997. Patterns of Nestedness and Species Association in a Pond-Dwelling Amphibian Fauna. *Oikos* 80(2):371-381.
- LARA, M. C. & PATTON, J. L. 2000. Evolutionary diversification of spiny rats (genus *Trinomys*, Rodentia: Echimyidae) in the Atlantic Forest of Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 130:661-686.
- LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P. J., LOSOS, J. B. & RICKLEFS, R. E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457:830-836.
- MAACK, R. 2012. *Geografia física do estado Paraná*. Imprensa Oficial do Paraná, Curitiba. 526 pp.
- MEYER, C. F. J. & KALKO, E. K. V. 2008. Bat assemblages on neotropical land-bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence patterns. *Diversity and Distribution* 14:644-654.
- MOREIRA, L. F. B. & MALTCHIK, L. 2012. Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33:261-271.
- NARVAES, P., BERTOLUCI, J. & RODRIGUES, M. T. 2009. Anurofauna da Floresta de Restinga da Estação Ecológica Juréia-Itatins, Sudeste do Brasil: composição de espécies, uso de hábitat e estações reprodutivas. *Biota Neotropica* (9):1-7.

PATTERSON, B. D. & ATMAR, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28:65-82.

PINHEIRO, S. C. P. 2009. *Anurofauna de serapilheira de diferentes formações vegetais ao longo de um gradiente altitudinal no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, município de Cananéia, SP*. Dissertação de Mestrado. Piracicaba: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

POMBAL JR., J. P. & GORDO, M. 2004. Anfíbios anuros da Juréia. Pp. 243-256 in Marques, O. A. V. & Duleba, W. (eds.). *Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente físico, flora e fauna*. Holos Editora, Ribeirão Preto.

PRICE, S. F., PAYNE, A. J., HOWAT, I. M. & SMITH, B. E. 2011. Committed sea-level rise for the next century from Greenland ice sheet dynamics during the past decade. *PNAS* 108(22):8978–8983.

RICKLEFS, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235:167-171.

RICKLEFS, R. E. & LOVETTE, I. J. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species–area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68:1142-1160.

ROCHA, C. F. D. 2007. Ecological parameters of the leaf-litter frog community of an Atlantic Rainforest area at Ilha Grande, Rio de Janeiro state, Brazil. *Austral Ecology* 32: 254-260.

ROCHA, C. F. D., HATANO, F. H., VRCIBRADIC, D. & VAN SLUYS, M. 2008. Frog species richness, composition and β -diversity in coastal Brazilian restinga habitats. *Brazilian Journal of Biology* 68(1):109-115.

ROSENZWEIG, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge. 436pp.

SAWAYA R. J. 1999. *Diversidade, densidade e distribuição altitudinal da anurofauna de serapilheira da Ilha de São Sebastião, SP*. Dissertação de Mestrado. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

SCHOENER, T. W. 1983. Field Experiments on Interspecific Competition. *The American Naturalist* 122(2):240-285.

SILVA, H. R., CARVALHO, A. L. G. & BITTENCOURT-SILVA, G. B. 2008. Frogs of Marambaia: a naturally isolated Restinga and Atlantic Forest remnant of southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 8:167-174.

SLUYS, M. V., VRCIBRADIC, D., ALVES, M. A. S., BERGALLO, H. G. SOULE, M. E., BOLGER, D. T., ALBERTS, A. C., WRIGHT, J., SORICE, M. & HILL, S. 1988. Reconstructed dynamics of rapid extinctions of chaparral-requiring birds in urban habitat islands. *Conservation Biology* 2:75-92.

SIMBERLOFF, D. & MARTIN, J. L. 1991. Nestedness of insular avifaunas: simple summary statistics masking complex species patterns. *Ornis Fennica* 68:178-192.

SRINIVASAN, U., TAMMA, K. & RAMAKRISHNAN, U. 2014. Past climate and species ecology drive nested species richness patterns along an east-west axis in the Himalaya Umesh Srinivasan, Krishnapriya Tamma and Uma Ramakrishnan. *Global Ecology and Biogeography* 23: 52-60.

SUTHERLAND, W. J., FRECKLETON, R. T. P., GODFRAY H. C. J., BEISSINGER, R., BENTON, T., CAMERON, D. D., CARMEL, Y., COOMES, A. D., COULSON, T., EMMERSON, M. C., HAILS, R. S., HAYS, G. C., HODGSON, D. J., HUTCHINGS, M. J., JOHNSON, D., JONES, J. P. G., KEELING, M. J., KOKKO, H., KUNIN, W. E., LAMBIN, X., LEWIS, O. T., MALHI, Y., MIESZKOWSKA, N., MILNER-GULLAND, E. J., NORRIS, K., PHILLIMORE, A. B., PURVES, D. W., REID, J. M., REUMAN, D. C., THOMPSON, K., TRAVIS, J. M. J., TURNBULL, L. A., WARDLE, D. A. & WIEGAND, T. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* 101:58-67.

TEIXEIRA, R. L., SCHINEIDER, J. A. & ALMEIDA, G. I. 2002. The occurrence of amphibians in bromeliads from a southeastern Brazilian restinga habitat, with special reference to *Aparasphenodon brunoi* (Anura, Hylidae). *Brazilian Journal of Biology* 62(2):263-268.

TELLES, F. B. S., MENEZES, V. A., CARNEIRO, T. M., DORIGO, T. A., WINCK, G. R. & ROCHA, C. F. D. 2012. Anurans from the "Restinga" of Parque Natural Municipal de Grumari, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Check List* 8(6):1267-1273.

VILELA, V. M. F. N., BRASSALOTI, R. A. & BERTOLUCI, J. 2011. Anuran fauna of the restinga forest of the Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Southeastern Brazil: species composition and breeding site utilization. *Biota Neotropica* 11(1):83-94.

WATLING, J. I., GEROW, K. & DONNELLY, M. A. 2009. Nested species subsets of amphibians and reptiles on Neotropical forest islands. *Animal Conservation* 12:467-476.

WELLS, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, London. 1.400 pp.

WIENS, J. J. & DONOGHUE, M. J. 2004. Historical Biogeography, Ecology and Species Richness. *Ecology & Evolution* 19(12):639-44.

WORTHEN, W. B., CARSWELL, M. L. & KELLY, K. A. 1996. Nested subset structure of larval mycophagous fly assemblages: nestedness in a non-island system. *Oecologia* 107:257-264.

WRIGHT, D. H., PATTERSON, B. D., MIKKELSON, G. M., CUTLER, A. & REEVES, J. H. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92:416-428.

WHITTAKER, R.J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2007. *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. 2° ed. Oxford University Press, Oxford. 401 pp.

ZINA, J., PRADO, C. P. A., BRASILEIRO, C. A. & HADDAD, C. F. B. 2012. Anurans of the sandy coastal plains of the Lagamar Paulista, State of São Paulo, Brazil. *Biota Neotropica* 12(1):251-260.

<i>Itapotihyla langsdorffii</i> (Duméril e Bibron, 1841)	1		1					1	1			1	1			1		1
<i>Phasmahyla guttata</i> (A. Lutz, 1924)													1			1		
<i>Phyllodytes luteolus</i> Wied-Neuwied, 1824																		1
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i> Boulenger, 1882																1		
<i>P. distincta</i> A. Lutz in B. Lutz, 1950	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1		1					
<i>P. rohdei</i> Mertens, 1926																1		1
<i>Scinax argyreornatus</i> (Miranda-Ribeiro, 1926)	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1				1
<i>S. alter</i> (B. Lutz, 1973)							1			1				1	1	1		1
<i>S. aromothyella</i> Faivovich, 2005				1														
<i>S. cuspidatus</i> (A. Lutz, 1925)							1		1					1	1	1	1	
<i>S. fuscovarius</i> (A. Lutz, 1925)	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1	1		1				
<i>S. hayii</i> (Barbour, 1909)							1		1	1			1	1				1
<i>S. imbegue</i> Nunes, Kwet e Pombal, 2012	1	1	1		1													
<i>S. jureia</i> (Pombal e Gordo, 1991)										1								
<i>S. littoralis</i> (Pombal e Gordo, 1991)	1	1		1		1	1	1	1	1	1		1					
<i>S. perereca</i> Pombal, Haddad e Kasahara, 1995	1		1			1		1	1		1							
<i>S. perpusillus</i> (A. Lutz e B. Lutz, 1939)	1	1	1	1	1													
<i>S. rizibilis</i> (Bokermann, 1964)	1	1	1	1	1	1	1											
<i>S. similis</i> (Cochran, 1952)																	1	1
<i>S. tymbamirim</i> Nunes, Kwet e Pombal, 2012	1	1	1		1													
<i>S. tupinamba</i> Silva and Alves-Silva, 2008																		1
