

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FERNANDA NATASCHA PIMENTEL FREITAS

**PADRÕES DE COCORRÊNCIA EM ANUROS DOS CAMPOS DA MATA
ATLÂNTICA**

CURITIBA
2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

FERNANDA NATASCHA PIMENTEL FREITAS

**PADRÕES DE COOCORRÊNCIA EM ANUROS DOS CAMPOS DA MATA
ATLÂNTICA**

Monografia apresentada à disciplina
BIO-028 Estágio Supervisionado em Biologia,
como pré-requisito à conclusão do Curso de
Bacharelado em Ciências Biológicas, Setor de
Ciências Biológicas, Universidade Federal do
Paraná.

Orientador: Dr. André Andrian Padial

Coorientador: Dr. Lucas Batista Crivellari

CURITIBA
2016

AGRADECIMENTOS

Inicialmente a minha família, em especial meu Pai Fernando, vulgo “Hernandes Pai Tatu”, minha mãe Vanessa, minha avó Maria, vulgo “Dona mocinha”, por todo carinho, amor, orações e esperança passada a cada dia que não deveria me desesperar, pois logo passaria a tempestade e iria estar feliz “lagarteando” sob o sol de um dia radiante. Aos meus irmãos Luma e Mateus pelo imensurável amor, carinho, abraços de urso e todo afeto e compreensão durante períodos conturbados.

Ao meu orientador André Andrian Padial, por ter aceito me orientar em um trabalho que aborda um grupo que o mesmo não possui muita “intimidade”. Pela tamanha EMPATIA com situações adversas durante esse trabalho e ano, paciência, conhecimentos (que como sempre agregaram imensamente na minha vida pessoal e acadêmica), bom humor, carisma e conselhos.

Ao meu co-orientador Lucas Batista Crivellari, pelos dados disponibilizados, considerações, dicas, conhecimentos repassados sobre os grupos (anfíbios e répteis) que tanto amo e almejo trabalhar, pelas saídas de campo extremamente agradáveis e amizade.

A Deus, pela força, fé, esperança e por ter colocado tantas pessoas amadas ao meu redor para me dar o apoio específico nos momentos mais precisos.

A minha amiga e prima Karin, vulgo “amora”, por seu carinho e amor, que muitas pessoas podem chamar de “peculiar”, contudo sem dúvidas é verdadeiro, único e eterno.

A minha amiga, irmã e parte da família Anna Victória, vulgo “Ovinho de Bacon”, por todo seu apoio e incentivo ao se tratar de realizar sonhos (sempre tentando me ajudar a minimizar as dificuldades e os inúmeros obstáculos), por todo carinho, amizade, ombro amigo e conselhos.

A minha GRANDE amiga e mãe “adotiva” da graduação e da vida Mônica Jordan e TODA sua família, por todo carinho e amor, mimos, puxões de orelha, “chacoalhões”, injeções de ânimo e serotonina, paciência e aos bilhões de conselhos.

Aos meus amigos e colegas de trabalho, Josiane, Rita, Marino por todo carinho, amizade, conselhos, paciência, gordices para minimizar os ânimos e empatia considerando o quanto a minha área diverge da atuação da empresa. E em especial a minha amiga e confidente Amanda Witt e amigo Elton, vulgo “Eltito”, pela

amizade que ultrapassa os laços profissionais, discrição, afeto, inúmeros abraços de urso, ombro amigo, sorrisos e pela credibilidade em aspecto profissional e pessoal.

As minhas mais novas amigas e nova “família” Mayssa, vulgo “Mayzinha” e Gabriele, vulgo “Gabe”, por terem me acolhido tão bem, por toda confiança e por fazerem do meu dia-a-dia mais alegre, afetuoso, cheio de músicas ecléticas, gordices, dietas, caras e bocas e repleto de gargalhadas e muita alegria. Não posso deixar de agradecer por todo carinho repleto de sinceridade dos meus novos focinhos Furiosa e Xerife.

A todos os meus outros amigos e colegas não citados mais que de alguma forma contribuíram para esse trabalho de forma direta (Thales) ou indireta muito obrigada.

LISTA DE TABELAS

Tabela 01. Matriz de presença (1) e ausência (0) das 54 espécies que compõe os 9 parques: APAS (Área de Proteção Ambiental Serra Dona Francisca); FLOP (Floresta Nacional do Pirai do Sul); PEGU (Parque Estadual do Guartelá); PEVV (Parque Estadual de Vila Velha); PNCG (Parque Nacional dos Campos Gerais); RFVS (Refúgio da Vida Silvestre Campos de Palmas); FLOI (Floresta Nacional de Irati); FERG (Fazenda Experimental Gralha Azul) e PEC (Parque Estadual do Caxambu)7

Tabela 02. Total de espécies registradas nas 9 Unidades de Conservação (UC) dos estados do Paraná e Santa Catarina. E número de corpos d'água que cada uma das espécies foi encontrada e suas respectivas UC's9

Tabela 03. Valores observados para os dois algoritmos, Fixo-Fixo (F-F) e Fixo-Proporcional (F-P), sendo o C-score (obs) e a média das simulações e as probabilidades para cada algoritmo sendo C-score (sim). Os valores destacados são significativos.....11

RESUMO

O presente estudo teve como objetivo testar os padrões de coocorrência através de modelos nulos de espécies de anuros dos campos naturais associados a Mata Atlântica. Isso foi feito para inferir se interações de competição podem ser apontadas como fatores que estruturam as assembleias de anuros ao longo desta paisagem regional típica da região sul do Brasil. Dados de 9 unidades de conservação distribuídas nos estados do Paraná e Santa Catarina foram tabulados em matrizes binárias de presença-ausência. A métrica utilizada para quantificar os padrões de coocorrência foi a de C-score, que calcula o padrão de segregação entre as espécies. Foram utilizados dois tipos de modelos nulos: um em que o somatório das linhas e colunas são mantidos fixos e outro que mantém linhas fixas e aleatoriza as colunas proporcionalmente. As análises foram realizadas em diferentes escalas em relação ao grão e extensão: i) “Metacomunidade regional”, com todas as Unidades de Conservação (UC) formando a extensão e cada UC como grão; ii) “Metacomunidade regional de extensão”, com todas as Unidades de Conservação (UC) formando a extensão e os corpos d’água como grão; e iii) “Metacomunidades locais”, com cada UC como a extensão e seus respectivos corpos d’água como grão. As análises foram realizadas com o software R através de 999 randomizações. Para todas as análises foi adotado o nível de significância de 0,05. Os resultados das análises dos padrões de coocorrência sugerem evidências de que tanto interações competitivas quanto agregação inter-específica apresentam um papel importante na estruturação das assembleias de anuros estudadas. Além disso, os resultados não foram similares em todas as escalas e considerando os dois modelos nulos utilizados.

Palavras-chave: Anura, competição, agregação inter-específica, heterogeneidade ambiental, modelos nulos, Mata Atlântica, Unidades de Conservação.

ABSTRACT

This study aimed to test the co-occurrence patterns among species of anurans of natural fields associated with the Atlantic forest. This was done to speculate if competition interactions can be accounted as factors that compose the assemblies of anurans across the regional landscape, typical of the south region of Brazil. Data from 9 conservation units distributed in the states of Paraná and Santa Catarina were tabulated in binary matrices of presence-absence. The metric used to quantify the co-occurrence patterns were the C-score, which computes the segregation pattern between species. The algorithms that keeps the sum of each row fixed; and the one that keeps columns fixed and data proportionately randomized were used as null models. Analyses were performed at different scales considering the grain and extension: i) “Regional metacommunity” scope, in which all Conservation Units (UC) were used to construct a matrix which sampling units were UCs; ii) “Regional extension metacommunity” scope, in which all Conservation Units (UC) were used to construct a matrix which sampling units were water bodies; iii) “Local metacommunities”, in which matrix were constructed for each UC considering water bodies as sampling unites. Analyses were performed using the R Programming Language using 999 randomizations. For all the hypothesis tests it was adopted the level of significance of 0,05. C-score results showed patterns different than what was expected for a random sample, but some indicating species segregation possibly due to competitive interactions, and other species aggregation possibly due to environmental filtering. Also, results were not consistent considering spatial scales and the null model algorithms.

Palavras-chave: Anura, competition, interspecific aggregation, environmental heterogeneity, Atlantic Florest, conservation units.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	4
2.1. ÁREA DE ESTUDO	4
2.2. COLETA DE DADOS	5
2.3. TESTES DE PADRÕES DE COCORRÊNCIA.....	5
3. RESULTADOS	7
3.1. METACOMUNIDADES LOCAIS	Erro! Indicador não definido.
3.2. METACOMUNIDADE REGIONAL.....	Erro! Indicador não definido.
3.3. GRÃO ESPACIAL (Corpos d'água v.s. Parques "Uc's").....	Erro! Indicador não definido.
4. DISCUSSÃO	Erro! Indicador não definido.
5. CONCLUSÕES.....	Erro! Indicador não definido.
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	Erro! Indicador não definido.

1. INTRODUÇÃO

As interações entre as espécies que compõem uma comunidade ecológica são essenciais e limitantes para a coexistência. Grandes debates que aconteceram nas últimas décadas entre ecólogos giram em torno das razões pelas quais as interações se estabelecem, qual o número de espécies que coocorrem como as interações variam de acordo com as características de cada local (RICKLEFS, 2010).

Para verificar se determinado mecanismo ecológico pode influenciar na estruturação de uma dada comunidade, ecólogos utilizam alguns artifícios, abordagens e ferramentas metodológicas para obter respostas cada vez mais plausíveis (LEIBOLD et al., 2004). Dentre elas encontra-se a utilização de modelos nulos estruturados em algum processo ecológico ou evolutivo em específico, gerando padrões que seriam esperados na ausência do mecanismo em questão. Tal aleatorização é gerada para projetar um elemento estocástico vinculado a padrões que podem ser observados na natureza em oposição aos padrões matemáticos determinísticos (GOTELLI e GRAVES, 1996). Com essa abordagem podemos inferir uma hipótese nula na qual a comunidade em questão não sofre nenhuma interferência de mecanismos biológicos e que as variações ocorrem ao acaso (GOTELLI e GRAVES, 1996). Por exemplo, para verificar se uma comunidade é estruturada por processo de competição, é possível fazer uma análise dos padrões de coocorrência entre as espécies, isto é, são utilizadas matrizes de presença e ausência que resumem dados da ocorrência de um grupo de espécies em um conjunto de sítios amostrados (GOTELLI e GRAVES, 1996). Se a estrutura da comunidade deriva da competição, espera-se que a distribuição de espécies na matriz seja do tipo “tabuleiro de xadrez” (DIAMOND, 1975). Isso resulta em menor número de coocorrências do que o esperado ao acaso.

No entanto, a estrutura de uma comunidade não é determinada por um único processo, mas sim influenciada em distintas proporções por processos com efeitos independentes ou não que podem atuar de forma não mutuamente exclusiva e em diferentes escalas espaciais e temporais. Além das interações competitivas, outros mecanismos associados à predação e à tolerância aos gradientes ambientais são frequentemente utilizados para explicar a estrutura das assembleias em uma metacomunidade (VERREYDT et al., 2014). Por exemplo, anfíbios exibem um complexo repertório comportamental em relação à seleção de habitats quando

adultos, evitando se estabelecerem em determinados tipos de corpos d'água, devido a sua forma larval ser negativamente impactada pelas condições locais, sejam elas características abióticas (e.g., hidroperíodo) ou bióticas (e.g., presença de predadores como peixes) (SKELLY, 2001; RIEGER et al., 2004; KOPP et al., 2006; KERN et al., 2013). Neste contexto, podemos esperar que espécies com atributos de história de vida semelhantes, com mesmas necessidades de habitat e sob a influência de processos de seleção de habitat, possam coocorrer mais vezes que o esperado ao acaso.

Os anfíbios são um excelente grupo para estudo de ecologia de comunidades, principalmente por formarem agregados conspícuos durante os eventos reprodutivos (CRIVELLARI, 2016). Nesses momentos, um grande número de interações intra e interespecíficas podem ser contempladas. Além disso, assembleias de anuros locais em um contexto de metacomunidades são facilmente delimitadas (CRIVELLARI, 2016). A compreensão dos padrões e dos processos subjacentes que influenciam a distribuição dos anfíbios são fundamentais porque os anfíbios são o grupo de vertebrados que proporcionalmente apresenta o maior número de espécies ameaçadas. Desencadeando assim, um rápido declínio populacional para diversas populações (IUCN, 2008), principalmente decorrente da perda e alteração de seus habitats específicos (STUART et al., 2004).

A definição da melhor escala para identificar padrões ecológicos ainda é controversa. De fato, padrões discrepantes podem surgir dependendo da extensão e do grão das unidades amostrais consideradas (LEVIN, 1992; CHAVE, 2013). Por exemplo, a coocorrência de espécies pode ser melhor identificada em escalas maiores, nas quais a filtragem ambiental deve atuar selecionando espécies com requerimentos ambientais similares (VAN DER PLAS et al., 2012).

Assim o objetivo desse trabalho é testar os padrões de coocorrência das espécies de anuros dos Campos da Mata Atlântica do sul do Brasil, testando se existe um padrão segregado (espécies coocorrem menos vezes que o esperado ao acaso), evidenciando assim a influência de interações competitivas; ou se existe um padrão agrupado (espécies coocorrem mais vezes que o esperado ao acaso) evidenciando a presença de conjuntos de espécies com os mesmos requerimentos de habitat e, portanto, sob a influência de processos de seleção de habitat. Além disso, o segundo objetivo é avaliar se os padrões de coocorrência variam de acordo com a extensão e o grão da metacomunidade considerada nas análises.

Embasados em um contexto teórico de metacomunidades, nós consideramos metacomunidades em escala local as assembleias de anuros dentro de uma mesma unidade de conservação (UC) e metacomunidades em escala regional como a soma das assembleias de anuros entre todas as UCs. Já em relação ao grão espacial, o qual está associado ao tamanho das unidades amostrais. Nós variamos o grão espacial, que está relacionado ao tamanho das unidades amostrais, considerando assembleias de anuros em cada corpo d'água e em cada UC como comunidade local.

Neste estudo, testamos as seguintes hipóteses: (1) Haverá maior coocorrência do que seria esperado ao acaso em escala regional (metacomunidade regional). Esta hipótese está embasada no fato dos anuros apresentarem baixa vagilidade (SMITH & GREEN, 2005) e uma grande variação em relação ao uso de diferentes habitats específicos que compõem uma paisagem (SEMLITSCH, 2008). Portanto, grande divergência em relação a diferentes tipos de recurso. Nesta escala, o efeito de competição seria diluído e, portanto, as espécies de anuros tenderiam a coocorrer em frequência maior do que o esperado ao acaso; 2) Por outro lado, haverá menor coocorrência do que seria esperado ao caso em escala local (metacomunidade local). Entre corpos d'água de uma mesma localidade, nós esperamos que populações irão interagir e, assim, haverá uma maior convergência em relação ao uso de recursos. Nesta escala, portanto, as espécies tenderiam a coocorrer em frequência menor que o esperado ao acaso.

MATERIAIS E MÉTODOS

1.1. ÁREA DE ESTUDO

Os dados foram obtidos Crivellari (2016). Esta base de dados foi composta por dados de abundância de espécies e variáveis ambientais, amostrados mensalmente ao longo de um ano em 91 corpos d'água ((açudes, poças temporárias, brejos e lagoas) distribuídos ao longo de nove Unidades de Conservação (UC) (as áreas apresentavam entre 8 aos 14 corpos d'água). As UC estão localizadas nos estados de Santa Catarina e Paraná (Figura 1), em regiões apresentam expressividade de campos naturais associados a formações florestais da Mata atlântica.

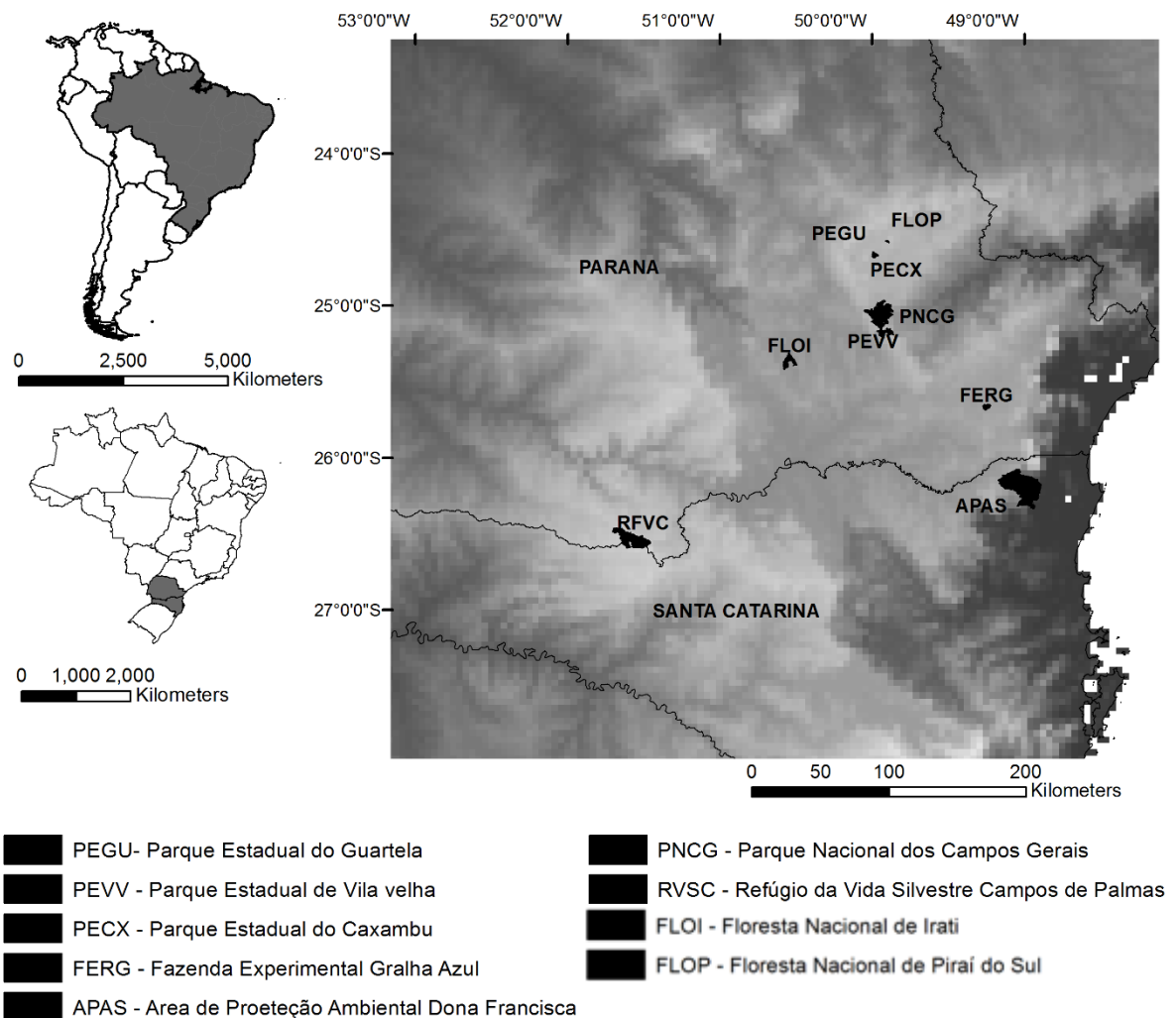


Figura 1. Mapa com a localização das áreas amostradas.

As nove unidades de conservação, distantes entre 7 km e 287 km em linha reta. As UC's representam um gradiente latitudinal Norte-Sul (24°30'00" a 26°36'36") e longitudinal Leste-Oeste (49°04'00" a 51°42'00") compreendendo uma extensa área de abrangência desta formação fitogeográfica.

A coleta de dados ocorreu entre fevereiro de 2013 à dezembro de 2014, amostrando 13 corpos d'água na Área de Proteção Ambiental Serra Dona Francisca (**APAS**), no município de Joinville, SC; 15 corpos d'água no Parque Nacional dos Campos Gerais (**PNCG**) e entorno, município de Castro, Ponta Grossa e Carambeí, PR; 8 corpos d'água no Parque Estadual de Vila Velha (**PEVV**), no município de Ponta Grossa, PR; 10 corpos d'água no Parque Estadual do Guartelá (**PEGU**), município de Tibagi, PR; 12 corpos d'água no Refúgio da Vida Silvestre Campos de Palmas (**RFVS**), município de Palmas, PR; 8 corpos d'água na Floresta Nacional de Irati (**FLOI**), município de Irati, PR; 8 corpos d'água na Fazenda Experimental Galha Azul (PUC – Paraná) (**FERG**), município de Fazenda Rio Grande, PR; 9 corpos d'água na Floresta Nacional de Piraí do Sul (**FLOP**), e entorno, município de Piraí do Sul, PR e 8 corpos d'água no Parque Estadual do Caxambu (**PEC**), município de Castro, PR (CRIVELLARI, 2016).

2.2. COLETA DE DADOS

As espécies foram registradas pelo método de amostragem em sítio de reprodução (SCOTT JR. & WOODWARD, 1994), sendo o perímetro de cada corpo d'água percorrido lentamente, e anotados todos os indivíduos avistados e/ou machos em atividade de vocalização. As amostragens foram realizadas no período noturno, entre 18:00 h até aproximadamente 0:00 h. Para minimizar as variações decorrentes do turno de vocalização das espécies, a sequência de amostragem nos diversos corpos d'água diferiu a cada visita (CONTE & ROSSA-FERES, 2006).

2.3. TESTES DE PADRÕES DE COCORRÊNCIA

A partir dos dados de ocorrência de espécies de anuros distribuídas ao longo dos diferentes corpos d'água foram geradas matrizes: i) nove para as assembleias de anuros dos corpos d'água de cada UC (padrão de coocorrência em metacomunidades locais com grão pequeno); ii) uma contemplando as espécies de

todos corpos d'água das diferentes unidade de conservação (padrão de coocorrência da metacomunidade regional com grão pequeno); e iii) outra onde as comunidades locais foram consideradas como sendo o conjunto de espécies de cada UC (padrão de coocorrência da metacomunidade regional com grão grande).

Os dados foram transformados em matrizes de presença/ausência e analisados através do software R, versão 3.3.2 (R CORE TEAM, 2016), sendo as análises realizadas a partir de 999 randomizações para gerar o valor de coocorrência esperado ao acaso na ausência mecanismos ecológicos que estructurem a comunidade analisada. Para tal análise foi utilizado o índice C-Score (STONE & ROBERTS, 1990) que calcula o padrão de segregação entre as espécies. Ademais, foram utilizados dois tipos diferentes de modelos nulos: fixo-fixo (linha fixa e coluna fixa, somatório das linhas e colunas devem ser iguais) e fixo-proporcional (linha fixa e colunas proporcionais, na qual o número de espécies que ocorre em cada local se mantém, sendo que sua distribuição mantém um padrão de proporcionalidade). Estes algoritmos são baseados em como a soma das linhas e das colunas, que representam a incidência da espécie e riqueza das unidades, são modificadas para produzir novos padrões de distribuição das espécies. Tais modelos nulos foram escolhidos pois o intuito era manter as diferenças de riqueza de espécies entre locais. Outros modelos menos conservadores não foram considerados, como aqueles que consideram que todas as espécies podem ser abundantes e raras, e todos os locais podem ter muitas ou poucas espécies. Nossa escolha foi baseada nas evidências que as espécies de fato diferem na sua estrutura de abundância relativa e que os locais apresentam diferentes características que conferem maior ou menor capacidade de conter espécies (CRIVELLARI, 2016).

Para estas análises o nível de significância adotado foi de 0,05.

3. RESULTADOS

O presente estudo registrou a riqueza de 54 espécies que abrangem as 9 Unidades de Conservação apuradas, sendo possível observar a distribuição quanto presença e ausência das mesmas conforme **Tabela 01**.

Tabela 01 - Matriz de presença (1) e ausência (0) das 54 espécies que compõe os 9 parques: APAS (Área de Proteção Ambiental Serra Dona Francisca); FLOP (Floresta Nacional do Pirai do Sul); PEGU (Parque Estadual do Guartelá); PEVV (Parque Estadual de Vila Velha); PNCG (Parque Nacional dos Campos Gerais); RFVS (Refúgio da Vida Silvestre Campos de Palmas); FLOI (Floresta Nacional de Irati); FERG (Fazenda Experimental Gralha Azul) e PEC (Parque Estadual do Caxambu).

ESPÉCIES	UNIDADES DE CONSERVAÇÃO								
	APAS	FLOP	PEGU	PEVV	PNCG	RVSC	FLOI	FERG	PEC
<i>Aplastodiscus albosignatus</i> (A. Lutz & B. Lutz, 1938)	1	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>Aplastodiscus ehrhardti</i> (Müller, 1924)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aplastodiscus perviridis</i> (A. Lutz in B. Lutz, 1950)	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Chiasmocleis leucosticta</i> (Boulenger, 1888)	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Bokermannohyla circumdata</i> (Cope, 1871)	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Bokermannohyla hylax</i> (Heyer, 1985)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus microps</i> (Cope, 1871)	1	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Dendropsophus nahdereri</i> (Lutz and Bokermann, 1963)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)	0	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>Dendropsophus weneri</i> (Cochran, 1952)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Elachistocleis bicolor</i> (Guérin-Méneville, 1838)	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Hypsiboas albomarginatus</i> (Spix, 1824)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hypsiboas albopunctatus</i> (Aquino et al., 2010)	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Hypsiboas bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Hypsiboas leptolineatus</i> (P. Braun & C. Braun, 1977)	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	1	1	1	1	1	0	1	1	1

Tabela 01 - continua

Tabela 01 - continuação

<i>Hypsiboas prasinus</i> (Burmeister, 1856)	0	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>Hypsiboas pulchellus</i> (Duméril & Bibron, 1841)	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Leptodactylus gracilis</i> (Duméril & Bibron, 1841)	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i> (Spix, 1824)	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i> (Steffen, 1815)	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Leptodactylus notoaktites</i> (Heyer, 1978)	1	1	0	0	1	0	0	1	0
<i>Leptodactylus plaumanni</i> (Ahl, 1936)	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Melanophryniscus vilavelhensis</i> (Steinbach-Padilha, 2008)	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Melanophryniscus sp</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Odontophrynus americanus</i> (Duméril & Bibron, 1841)	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Proceratophrys brauni</i> (Kwet & Faivovich, 2001)	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Proceratophrys boiei</i> (Wied-Neuwied, 1825)	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Pseudis cardosoi</i> (Kwet, 2000)	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Physalaemus cuvieri</i> (Fitzinger, 1826)	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Physalaemus gracilis</i> (Boulenger, 1883).	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Physalaemus lateristriga</i> (Steindachner, 1864)	1	1	0	0	1	0	0	1	1
<i>Physalaemus nanus</i> (Boulenger, 1888)	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Phyllomedusa distincta</i> (A. Lutz in B. Lutz, 1950)	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Phyllomedusa rustica</i> (Bruschi, Lucas, Garcia & Recco-Pimentel, 2015)	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i> (Pombal & Haddad, 1992)	0	1	1	1	0	0	0	1	1
<i>Rhinella abei</i> (Baldissera, Caramaschi & Haddad, 2004)	1	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Rhinella henseli</i> (A. Lutz, 1934)	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rhinella icterica</i> (Spix, 1824)	1	1	0	0	1	1	1	1	0
<i>Scinax aromothyella</i> (Faivovich, 2005)	1	1	0	1	0	1	0	1	1

Tabela 01 - continua

Tabela 01 - continuação

<i>Sphaenorhynchus caramaschii</i> (Toledo, Garcia, Lingnau & Haddad, 2007)	0	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Scinax catharinae</i> (Boulenger, 1888)	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Scinax fuscovarius</i> (A. Lutz, 1925)	1	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Scinax granulatus</i> (Peters, 1871)	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Scinax imbegue</i> (Nunes, Kwet & Pombal, 2012)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax perereca</i> (Pombal Jr., Haddad & Kasahara, 1995)	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Scinax rizibilis</i> (Bokermann, 1964)	1	1	0	1	1	0	1	1	1
<i>Scythrophrys sawayae</i> (Cochran, 1953)	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scinax squalirostris</i> (A. Lutz, 1925)	1	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Sphaenorhynchus surdus</i> (Cochran, 1953)	1	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Scinax uruguayus</i> (Schmidt, 1944)	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Scinax sp. (gr. ruber)</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Trachycephalus dibernardoii</i> (Kwet & Solé, 2008)	0	0	0	0	1	0	0	1	0

Ainda foi feita uma tabulação dos dados quanto a distribuição das espécies nos 91 corpos d'água e seus respectivos parques (Tabela 02).

Tabela 02 - Total de espécies registradas nas 9 Unidades de Conservação (UC) dos estados do Paraná e Santa Catarina. E número de corpos d'água que cada uma das espécies foi encontrada e suas respectivas UC's.

ESPÉCIES	Nº DE CORPOS D'ÁGUA	PARQUES (UC's)
<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	15	APAS, FLOP, PEVV, PNCG, FERG E PECX
<i>Aplastodiscus ehrhardti</i>	1	APAS E PEGU
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	19	APAS, FLOP, PEGU, PEVV, PNCG, RFVS, FLOI E FERG
<i>Chiasmocleis leucosticta</i>	5	PNCG, RFVS E FERG
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	4	APAS E FERG
<i>Bokermannohyla hylax</i>	1	APAS
<i>Dendropsophus micros</i>	20	APAS, FLOP, PEVV, PNCG, FERG E PECX
<i>Dendropsophus minutus</i>	70	APAS, FLOP, PEGU, PEVV, PNCG, RFVS, FLOI, FERG E PECX
<i>Dendropsophus nahdereri</i>	4	APAS

<i>Dendropsophus sanborni</i>	20	FLOP, PEVV, PNCG, RFVS, FERG E PECX
<i>Dendropsophus weneri</i>	2	APAS
<i>Elachistocleis bicolor</i>	5	APAS E FERG
<i>Hypsiboas albomarginatus</i>	2	APAS
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	30	APAS, FLOP, PEGU, PEVV, PNCG, FLOI, FERG E PECX
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	57	APAS, FLOP, PECXC, PNCG E RFVS
<i>Hypsiboas leptolineatus</i>	7	RFVS
<i>Hypsiboas faber</i>	39	APAS, FLOP, PEGU, PEVV, PNCG, FLOI, FERG E PECX
<i>Hypsiboas prasinus</i>	29	FLOP, PEGU, PNCG, RFVS, FLOI, FERG E PECX
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	1	RFVS
<i>Leptodactylus gracilis</i>	7	PEGU E PNCG
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1	PEGU
<i>Leptodactylus latrans</i>	64	APAS, FLOP, PEGU, PEVV, PNCG, RFVS, FLOI, FERG E PECX
<i>Leptodactylus notoaktites</i>	19	APAS, FLOP, PNCG E FERG
<i>Leptodactylus plaumanni</i>	12	APAS E RFVS
<i>Melanophryniscus vilavelhensis</i>	4	PEGU E PEVV
<i>Melanophryniscus sp</i>	1	APAS
<i>Odontophrynus americanus</i>	14	APAS, PEGU, PEVV, PNCG, FLOI E FERG
<i>Proceratophrys brauni</i>	3	PEGU E PEVV
<i>Proceratophrys boiei</i>	14	APAS, FLOP, PNCG E FERG
<i>Pseudis cardosoi</i>	1	RFVS
<i>Physalaemus cuvieri</i>	65	APAS, FLOP, PEGU, PNCG, RFVS, FLOI, FERG E PECX
<i>Physalaemus gracilis</i>	52	APAS, FLOP, PEGU, PNCG, RFVS, FLOI, FERG E PECX
<i>Physalaemus lateristriga</i>	17	APAS, FLOP, PNCG, FERG E PECX
<i>Physalaemus nanus</i>	3	APAS E PNCG
<i>Phyllomedusa distincta</i>	3	PNCG
<i>Phyllomedusa rustica</i>	1	RFVS
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	16	FLOP, PEGU, PEVV, FERG E PECX
<i>Rhinella abei</i>	33	APAS, FLOP PEVV, PNCG, FERG E PECX
<i>Rhinella henseli</i>	1	PEGU E FLOI
<i>Rhinella ictérica</i>	19	APAS, PNCG, RFVS, FLOI E FERG
<i>Scinax aromothyella</i>	17	APAS, PEVV, RFVS, FERG E PECX
<i>Sphaenorhynchus caramaschii</i>	15	FLOP, PEVV, PNCG, FERG E PECX
<i>Scinax catharinae</i>	3	APAS E PNCG
<i>Scinax fuscovarius</i>	25	APAS, FLOP, PEGU, PNCG, FLOI E FERG
<i>Scinax granulatus</i>	14	APAS, RFVS
<i>Scinax imbegue</i>	3	APAS
<i>Scinax perereca</i>	37	APAS, FLOP, PEGU, PNCG, FLOI, FERG E PECX
<i>Scinax rizibilis</i>	17	APAS, FLOP, PEVV, PNCG, FERG E PECX

<i>Scythrophrys sawayae</i>	2	APAS
<i>Scinax squalirostris</i>	25	APAS, FLOP, PEGU, PEVV E RFVS
<i>Sphaenorhynchus surdus</i>	5	APAS, PNCG E RFVS
<i>Scinax uruguayus</i>	14	PEGU, PNCG E RFVS
<i>Scinax sp gr ruber</i>	15	PEGU, PEVV E PNCG
<i>Trachycephalus dibernardoi</i>	3	PNCG E FERG

Para cada uma das UC foi feita a média, número mínimo e máximo de espécies encontradas.

3.1. METACOMUNIDADE REGIONAL

Ao analisarmos o padrão de coocorrência das espécies distribuídas nas UC's ao longo de todo cenário regional, evidenciamos um padrão de coocorrência menor do que seria esperado ao acaso para o modelo fixo-fixo, e um padrão de coocorrência maior do que seria esperado ao acaso para o modelo fixo-proporcional (Tabela 3).

3.2. METACOMUNIDADE REGIONAL DE EXTENSÃO

Os resultados da análise de C-score para a metacomunidade regional, aquela onde a matriz analisada continha todas as metacomunidades locais evidenciou um padrão de coocorrência menor do que o esperado ao acaso para ambos os modelos nulos, i.e., o valor de C-score observado nessa escala foi significativamente menor do que os valores de C-score simulados (Tabela 3).

3.3. METACOMUNIDADES LOCAIS

Os resultados da métrica de C-score levando em consideração metacomunidades de cada UC, evidenciou três UCs em que a distribuição das espécies não diferiu do que se esperaria ao acaso, enquanto que quatro UCs apresentaram um padrão de distribuição de “tabuleiro de xadrez”; onde as espécies coocorrem menos vezes do que seria esperado ao acaso (i.e. C-score observado maior que o simulado). Nesses casos, o modelo nulo fixo-fixo sempre evidenciou diferenças significativas, e o modelo fixo-proporcional evidenciou menor coocorrência do que o simulado somente em uma das unidades de conservação.

Nas outras duas UCs, foram encontrados valores de C-score observado menores do que o simulado.

Tabela 03 - Valores observados para os dois algoritmos, Fixo-Fixo (F-F) e Fixo-Proporcional (F-P), sendo o C-score (obs) e a média das simulações e as probabilidades para cada algoritmo sendo C-score (sim). Os valores destacados são significativos (menores que 0,05 ou maiores que 0,95). Os resultados estão mostrados para as metacomunidades regionais com diferentes grãos (ver métodos) e para cada unidade de conservação: APAS (Área de Proteção Ambiental Serra Dona Francisca); FLOP (Floresta Nacional do Pirai do Sul); PEGU (Parque Estadual do Guartelá); PEVV (Parque Estadual de Vila Velha); PNCG (Parque Nacional dos Campos Gerais); RFVS (Refúgio da Vida Silvestre Campos de Palmas); FLOI (Floresta Nacional de Irati); FERG (Fazenda Experimental Gralha Azul) e PEC (Parque Estadual do Caxambu).

Áreas	C-score (obs)	Modelo	C-score (sim)	P(obs≥sim)
Conjunto Total de Espécies – Metacomunidade Regional	94,732	F-P	89,712	0,002
		F-F	91,23	0,001
Conjunto total dos parques Grão Espacial Regional	1,9182	F-P	2,2856	0,996
		F-F	1,7435	0,001
FLOI	1,2667	F-P	1,6058	0,877
		F-F	1,2072	0,16
APAS	4,8175	F-P	4,6272	0,19
		F-F	4,6951	0,994
FERG	1,754	F-P	1,8625	0,757
		F-F	1,6097	0,992
FLOP	4,8175	F-P	2,3979	0,374
		F-F	2,4204	0,119
PEGU	3,0936	F-P	3,0233	0,456
		F-F	2,9393	0,018
PEVV	11,756	F-P	13,823	0,833
		F-F	11,189	0,028
PNCG	7,4172	F-P	6,7904	0,04
		F-F	6,9865	0,001
RFVS	2,1368	F-P	2,4543	0,867
		F-F	2,1044	0,327
PEC	2,1985	F-P	2,2346	0,559
		F-F	2,0516	0,014

4. DISCUSSÃO

Nossos resultados corroboram apenas parcialmente nossas hipóteses. Ao contrário do esperado, o padrão de coocorrência de espécies de anuros observado foi menor do que o esperado em escala regional, sugerindo que interações como competição podem estruturar a comunidade nessa escala. Somente quando consideramos o modelo fixo-proporcional e com grão espacial grande que evidenciamos agregação inter-específica em escala regional. Em escala local, nossa hipótese de que o padrão de coocorrência indicaria possíveis efeitos de competição foi corroborado em quatro das nove unidades de conservação; e o padrão contrário foi observado em duas das unidades de conservação. Nessa escala, o modelo fixo-fixo foi o que principalmente detectou efeitos, e o modelo fixo-proporcional apresentou resultados significativos em apenas uma unidade de conservação (indicando menor coocorrência do que seria esperado). Ainda é possível levar em conta que a escala adotada como regional não possua extensão suficiente a ponto de permitir as coocorrências esperadas.

Foi proposto por Gotelli & McCabe (2002) que a estruturação das assembleias das anuros difere de outros grupos biológicos. Segundo os autores, animais de tamanho reduzido e de baixa vagilidade estariam menos sujeitos a opressões de estruturação, conseqüentemente os valores obtidos de coocorrência tendem a ser semelhantes ao esperado ao acaso. Contudo, animais que possuem maior capacidade de se movimentar podem também apresentar os mesmos resultados. Isso acontece quando análises são feitas levando em conta todas as espécies de uma forma geral, não considerando quais espécies utilizam de maneira igual ou similar o mesmo recurso. Tal filtro relacionado a guildas ecológicas auxilia na interpretação de interações competitivas (GOTELLI & ENTSMINGER, 2007; BOTH, 2009). Isso sugere que os padrões de coocorrência devem depender da escala e dos atributos das espécies, como mencionado de estudo. Apesar de não encontrarmos padrões consistentes em cada escala espacial, nós geramos evidências de que mudar a escala espacial, tanto em termos de grão quanto extensão, pode mudar a interpretação do padrão de coocorrência.

Ao observar menor coocorrência do que seria esperado pelos modelos nulos, sugerimos que interações competitivas são importantes estruturadores das

comunidades. No entanto, não podemos desconsiderar que o padrão segregado de distribuição das espécies seja decorrente também da heterogeneidade ambiental (PROVETE, 2010). A composição de espécies de anfíbios nesta paisagem naturalmente fragmentada formada pelo mosaico de campos naturais e floresta com araucária é constituída tanto por espécies preferencialmente campícolas quanto por espécies preferencialmente florestais, além daquelas espécies generalistas e adaptadas a distúrbios antrópicos. O registro de espécies que ocorrem exclusivamente em áreas de campos naturais e daquelas exclusivamente florestais parecem ser um fator preponderante a ser considerado para um padrão segregado ao longo do desta paisagem regional, uma vez que as espécies se restringem a seus habitats específicos (CRIVELLARI et al., 2014). Isso pode explicar o fato de não encontrarmos um padrão recorrente de coocorrência. Se em uma UC a diferença dos corpos d'água for maior que em outro, o efeito da estruturação pela filtragem ambiental deve interagir com outros mecanismos de estruturação de comunidades, como interações competitivas. Apesar disso, padrões de coocorrência sugerindo interações competitivas foram comuns em escala local. Isso pode ser esperado, pois em escala local as condições ambientais são parecidas e a limitação por dispersão deve ser menor, fazendo com que a coocorrência das espécies seja influenciada por mecanismos ambientais. Podendo ser por seleção de habitat e ainda devido a competição em outra escala.

Apesar de não ser sempre o mesmo, os padrões de coocorrência foram sempre diferentes do modelo nulo (maioria indicando competição) em escala regional. Em extensão regional mas com pequeno grão (corpos d'água como unidade amostral), o gradiente ambiental é maior e os padrões de coocorrência podem ser mais bem observados e diferentes dos modelos nulos. Nesse caso, a suspeita de que a menor coocorrência do que seria esperado ao acaso também pode ser devido à diferença local nas condições ambientais poderia ser ainda mais provável (CRIVELLARI et al., 2014). Isso também deve explicar a razão pela qual os modelos nulos apresentaram respostas opostas em extensão regional e grão grande. Ao juntar espécies que ocorrem em diferentes corpos d'água na mesma unidade amostral (UC), padrões de coocorrência maiores do que seria esperado ao acaso devido a filtragem ambiental são esperados quando comparado com um modelo fixo-proporcional. Entretanto, ao fixar os totais de espécies e UC's (modelo nulo fixo-fixado), um padrão de competição é observado pois as possibilidades

matemáticas de coocorrência são mais conservativas. Esses resultados evidenciam que a escolha dos modelos nulos é chave para interpretação dos padrões de coocorrência, o que já 16 foi intensamente debatido em um período do desenvolvimento da ciência Ecologia conhecido como “guerra dos modelos nulos” (FOX, 2011).

5. CONCLUSÕES

Considerando todos os resultados, nosso estudo sugere que os padrões de coocorrência em anuros de campos naturais da Mata Atlântica indicam tanto possíveis efeitos de competição quanto de agregação inter-específica. Ao contrário do esperado, as diferenças entre os padrões de coocorrência não estão diretamente associadas à escala do estudo com as expectativas de que maior competição ocorre em escalas menores e maior agregação por filtragem ambiental ocorre em escalas maiores. Entretanto, geramos evidências de que a mudança de escala de fato afeta as conclusões sobre possíveis determinantes na estrutura das comunidades (VAN BUSKIRK, 2005). Além disso, reforçamos a discussão de que as conclusões sobre padrões de coocorrência são contingenciais ao modelo nulo utilizado. Visto que grupos funcionais de anfíbios podem apresentar diferentes respostas aos gradientes ambientais locais e regionais, sugerimos que o estudo dos padrões de coocorrência sejam também realizados considerando diferentes guildas (eg., florestais v.s. campícolas) que compõe as espécies apuradas, e/ou utilizando traços funcionais como preditores dos possíveis mecanismos estruturados das assembleias.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BOTH, C. **Riqueza, composição de guildas e padrões de co-ocorrência de comunidades de girinos em polas do sul do Brasil.** Fevereiro, 2009. 86 Pág. Tese (Mestrado em Ciência – ênfase em Ecologia. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre. Rio Grande do Sul, 2009;

CHAVE, J., 2013. **The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years?.** Ecology Letters;

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: 162-175;

CRIVELLARI, L.B., LEIVAS, P.T., CÉSAR, J.L.M., GONÇALVES, D.S., MELLO, C.M., ROSSA-FERES, D.C. & CONTE, C.E., 2014. **Amphibians of grasslands in the state of Paraná, southern Brazil (Campos Sulinos).** Herpetology Notes 7: 639–654;

CRIVELLARI, L. B. **Anfíbios dos Campos da Mata Atlântica: Influência relativa de Gradientes Ambientais e Espaciais nos Padrões de Diversidade e Estrutura Filogenética.** 2016. 141 Pág. Tese (Doutorado em Biologia Animal). UNESP – Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. São José do Rio Preto. São Paulo, 2016;

DIAMOND, J.M., 1975. **Assembly of Species Communities.** Belknap Press, Harvard University;

FOX J.W., Vasseur D.A., Hausch S. & Roberts J. (2011). **Phase locking, the Moran effect and distance decay of synchrony: experimental tests in a model system.** Ecology letters 14, 163–168.

GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R., 1996. **Null Models in Ecology.** Washington, D.C., Smithsonian Institution Press;

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

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

IUCN - CONSERVATION INTERNATIONAL, NATURESERVE, 2008: **Global amphibian assessment.** <http://www.globalamphibians.org>;

KERN, M.M., NASSAR, A.A., GUZY, J.C. & DORCAS, M.E., 2013. **Oviposition site selection by spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*) in an isolated wetland.** Journal of Herpetology 47: 445–449;

KOPP K., WACHLEVSKI M. & ETEROVICK P.C., 2006. **Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs.** Canadian Journal of Zoology 84: 136–140;

LEIBOLD, M.A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J.M., HOOPEES, F., HOLT, R.D. SHURIN, J.B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A., 2004. **The meta-community concept: a framework for multi-scale community ecology.** Ecology Letters 7: 601–613;

LEVIN, S. A., 1992. **The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture.** Ecology 73, 1943-1967;

PROVETE, D. B. **Uso de Recursos e Padrão de Co-ocorrência com Insetos Predadores em Comunidades Sub-tropicais de Girinos.** 2010. 98 Pág. Tese (Mestrado em Biologia Animal). UNESP – Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. São José do Rio Preto. São Paulo, 2016;

R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016. **A language and environment for statistical computing, reference index version 3.3.2.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available: <https://cran.r-project.org>;

RICKLEFS, R., 2010. **A Economia da Natureza**. 6. ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan;

RIEGER, J.F.E., BINCKLEY, C.A., RESETARITS, W.J. & RESETARITS JR., W.J., 2004. **Larval performance and oviposition site preference along a predation gradient**. *Ecology* 85: 2094–2099;

SCOTT JR., N.J., WOODWARD, B.D., 1994. **Surveys at breeding sites**. In: **/Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians**. Heyer, W.R., Donnelly, M.A., McDiarmid;

SEMLITSCH, R.D., 2008. **Differentiating migration and dispersal processes for pond-breeding amphibians**. *Journal of Wildlife Management* 72: 260–267;

SKELLY, D.K., 2001. **Distribution of pond-breeding anurans: an overview of mechanisms**. *Israel Journal of Zoology* 47: 313–332;

SMITH, M.A., & GREEN, D.M., 2005. **Dispersal and the metapopulation in amphibian and paradigm ecology: are all amphibian conservation populations metapopulations?**. *Ecography* 28: 110–128

STONE, L. & ROBERTS, A., 1990. **The checkerboard score and species distributions**. *Oecologia*;

STUART, S.N., CHANSON, J.S., COX, N.A, YOUNG, B.E, RODRIGUES, A.S.L., FISCHMAN, D.L. & WALLER, RW., 2004. **Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide**. *Science* 306: 1783–1786;

VAN DER PLAS, F., ANDERSON, T. M., OLFF, H., 2012. **Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work**. *Ecological Society of America*, 93(4): Pág. 836-846;

VERREYDT, D., DE MEESTER L., DECAESTECKER, E., VILLENA, MJ., VAN DER GUCHT K., VANNORMELINGEN, P., VYVERMAN, W., DECLERCK, SAJ., 2012.

Dispersal-mediated trophic interactions can generate apparent patterns of dispersal limitation in aquatic metacommunities. *Ecol. Lett.* 15:218-226