



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**A IMPORTÂNCIA DA PAISAGEM E DOS EFEITOS ESTOCÁSTICOS NA
ESTRUTURAÇÃO DA METACOMUNIDADE DE ANUROS EM ÁREA RURAL**

TARIK ATHON KARDUSH

Foz do Iguaçu
2019

**A IMPORTÂNCIA DA PAISAGEM E DOS EFEITOS ESTOCÁSTICOS NA
ESTRUTURAÇÃO DA METACOMUNIDADE DE ANUROS EM ÁREA RURAL**

TARIK ATHON KARDUSH

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Michel Varajão Garey
Coorientador: Prof. Dr. Samuel Fernando Adami

TARIK ATHON KARDUSH

**A IMPORTÂNCIA DA PAISAGEM E DOS EFEITOS ESTOCÁSTICOS NA
ESTRUTURAÇÃO DA METACOMUNIDADE DE ANUROS EM ÁREA
RURAL**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA



Dr. Michel Varajão Garey

Orientador
UNILA



Dr. Fernando Rodrigues da Silva

UFSCar



Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

UNILA

Foz do Iguaçu, 29 de julho de 2019.

Ficha catalográfica

Dedico este trabalho à minha família
Eduardo, Marilda, Igor, Tamine, Léo e Duda

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais, Professor Eduardo e D. Marilda, pelos nobres ensinamentos durante a vida e pela ajuda emocional e financeira, que permitiram com que eu realizasse esse trabalho. Estendo este agradecimento aos meus queridos irmãos, Igor e Tamine, pelo carinho mais que fraterno, amizade e pelas boas energias mesmo estando longe, e também à Dani pela providencial ajuda com o *abstract*.

Agradeço ao meu orientador, Professor Michel, por compartilhar comigo o seu conhecimento, aquilo de mais valioso em um ser humano, também pela paciência, confiança e sabedoria em apontar a direção durante todo o ciclo de trabalhos que culminaram nesta dissertação. Também a todos os colegas do Laboratório de Ecologia de Metacomunidades, ao Roberto e Jean pela parceria e conversas sempre muito divertidas e enriquecedoras. Fátima, Derlis, Everton (UFPR) e Antonella, pelo auxílio durante as coletas, pelas pequenas “frias” que os coloquei, seja caindo na água, perdendo a chave do carro, passando um pouco de frio e muito calor, pela parceria e confiança nos cansativos, mas recompensadores momentos em campo. Agradeço em especial à Lara, pelas discussões que me mostraram outros pontos de vista, mas pelo carinho da primeira amizade num lugar totalmente novo. A todos estes que também me ajudaram nos processos de triagem, identificação e fixação dos espécimes coletados para este trabalho.

Ao Professor Samuel, pelo auxílio nas coletas e que sempre bem-humorado me ajudou a dominar as ferramentas de SIG disponibilizando um banco de dados valioso sem o qual seria impossível atingir os objetivos almejados. Agradeço ao Professor Thiago “Toyoyo” Souza (UFRPE) pelas considerações que ajudaram a melhorar muito a metodologia do projeto. Também ao Professor Fernando Rodrigues da Silva (UFSCar) por oportunizar minha participação em sua disciplina de Estatística Usando o R na UNESP-Rio Preto além de aceitar ser parte da banca de avaliação para defesa desta dissertação.

Agradeço a todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical da UNILA. Aos que tive mais contato, seja durante as ótimas disciplinas ou pela inspiração que me foi transmitida. Aos que tive pouco contato, pela dedicação em seu trabalho tão importante nesta grande engrenagem do ensino e da ciência. Agradeço especialmente ao Professor Cleto que me ajudou a desenvolver o estágio em docência de modo muito profissional, mas com leveza. Ao Professor Nuno e Professor Chiba pelos valiosos apontamentos para o melhoramento deste manuscrito. Agradeço ao Professor Zanella que, também na condição de coordenador, me auxiliou durante minha chegada ao programa de pós-graduação. Agradeço à PRPPG-UNILA por conceder a bolsa de mestrado DS-UNILA.

Aos colegas de mestrado, Jerson, Alejandra e Gabriel pelas discussões científicas em sala de aula e pelos poucos, mas divertidos momentos fora dela. Agradeço ao Marcos, pelas boas conversas, pela confiança e ajuda em dividir a moradia nesta empreitada.

Agradeço aos amigos de Curitiba, Henrique, João, Ghedin, Argos e Artur, pelas conversas, hora de cunho científico hora ordinário, sempre bem-humoradas e produtivas, pelos conselhos nos momentos difíceis e pela valiosa amizade nos momentos em que a vida não deveria ser levada tão a sério.

Aos amigos de longa data, Thamy, Liliam, Sabrina, Felqui, Nathan, Ligie, Otávio, Rodrigo, Marcel, Deise e Mari, pelas inúmeras atividades e estudos realizados durante a graduação, um dos momentos mais importantes para um biólogo, mas principalmente pelos momentos de diversão e por estarem nas minhas melhores histórias. Em especial ao Rafa Branco pelas palavras simples, mas sábias e que rendiam ótimas e altivas conversas.

Por fim, agradeço aos meus avós, Seu Dirceu e Dona Leonor, por sempre me levarem à praia quando ainda era pequeno, ali nasceu minha admiração pela natureza.

***Na floresta não existe ignorante ou sábio
Quando os ramos se agitam, a ninguém reverenciam***

Khalil Gibran

KARDUSH, Tarik Athon; ADAMI, Samuel Fernando; GAREY, Michel Varajão. **A importância da paisagem e dos efeitos estocásticos na estruturação da metacomunidade de anuros em área rural**. 2019. 44. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2019.

RESUMO

As mudanças na paisagem devido ações antrópicas têm resultado na perda e a fragmentação de habitats naturais, o que altera a quantidade e a qualidade dos ecossistemas aquáticos e terrestres. Essas alterações nos ecossistemas acabam por influenciar processos de seleção de habitat e dispersão, podendo isolar comunidades locais e conseqüentemente influenciar na dinâmica da metacomunidade. Neste trabalho verificamos a influência de fatores locais, da paisagem e espaciais na riqueza, composição e diversidade funcional de uma metacomunidade de anuros em estágio larval numa região rural do extremo oeste do Paraná, Brasil. Amostramos 20 corpos d'água lênticos na busca por larvas de anuros. Em cada ambiente amostramos a riqueza, composição e a diversidade funcional através da análise seis atributos de resposta. Em cada corpo d'água mensuramos seis variáveis para caracterizar os ambientes e avaliamos sete variáveis da paisagem ao redor de cada corpo d'água em *buffer* de 100 a 1000m de raio. Obtivemos as variáveis espaciais através da análise MEM. Para avaliar a relação dos preditores com a riqueza e diversidade funcional foi empregada a análise de Modelos Gerais Linearizados e para a composição a Análise de Redundância. Registramos 15 espécies de anuros pertencentes à quatro famílias: Hylidae (10 spp.), Leptodactylidae (3 spp.), Bufonidae (1 sp.) e Microhylidae (1 sp.). A variação na riqueza foi explicada pelo modelo espacial através do autovetor MEM 6. Nenhum dos conjuntos de variáveis analisadas explicou a variação na composição de espécies. Contudo, o modelo contendo todos os conjuntos de variáveis explicou 89% da variação na diversidade funcional, com as áreas de pastagem na paisagem negativamente associadas à diversidade funcional. Diferentemente do esperado, não encontramos um efeito mais forte das características da paisagem na estruturação da metacomunidade, exceto para a diversidade funcional. Verificamos que a riqueza de anuros foi estruturada espacialmente, o que pode surgir da natural falta de independência entre pontos amostrais num espaço geográfico, mas também ser fruto da interação das comunidades com algum fator espacialmente estruturado. A variação espacial na composição também foi estocástica. A metacomunidade anuros estudada encontra-se inserida num ambiente altamente modificado por ações antropogênicas passadas e a fauna das comunidades locais são compostas em sua maioria por espécies generalistas e relictuais gerando um padrão estocástico. Contudo, verificamos que o aumento nas áreas de pastagem resulta na diminuição da diversidade funcional. Áreas de pastagem apresentam pouca estratificação vertical, maior incidência de radiação solar e baixa umidade, dificultando a dispersão dos anuros adultos e podendo alterar as dinâmicas de deposição de matéria orgânica nos habitats utilizados pelas larvas, o que pode explicar a menor diversidade funcional em paisagens dominadas por pastagens. Deste modo, verificamos que a importância relativa dos processos estocásticos e baseados no nicho varia em função dos parâmetros da estrutura da metacomunidade.

Palavras-chave: metacomunidades. biodiversidade. paisagem. anuros. diversidade funcional.

KARDUSH, Tarik Athon; ADAMI, Samuel Fernando; GAREY, Michel Varajão. **Role of landscape and stochastic effects in structuring anuran metacommunity in rural areas.** 2019. 44. Master's thesis of the Graduate Program in Neotropical Biodiversity - Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2019.

ABSTRACT

Changes in the landscape due to anthropic actions have resulted in loss and fragmentation of natural habitats, which alters the quantity and quality of aquatic and terrestrial ecosystems. These changes in ecosystems end up influencing habitat selection and dispersal processes, which can isolate local communities and, consequently, influence the metacommunity dynamics. In this work, we verified the influence of local, landscape and spatial factors on species richness, composition and functional diversity of anurans metacommunity in a rural region located in the extreme west of Paraná, Brazil. We sampled tadpoles in 20 ponds, in each one, we recorded species richness, composition, and functional diversity through the analysis of six response attributes. In each pond, we measured six variables to characterize the local habitats and evaluated seven landscape variables around each water body in a buffer of 100 to 1000 m radius. We obtained the spatial variables through the MEM analysis. To access the relationship between the predictors and the species richness and functional diversity, we applied a Generalized Linear Model analysis, for species composition, a Redundancy Analysis was used. We recorded 15 species belonging to four families: Hylidae (10 spp.), Leptodactylidae (3 spp.), Bufonidae (1 sp.) and Microhylidae (1 sp.). Variation in species richness was explained by spatial model through the eigenvector MEM 6. None of the analyzed variables sets explained variation in species composition. However, the model containing all variables sets explained 89% of the variation in functional diversity, with pasture areas in the landscape negatively associated with functional diversity. Other than expected, we did not find a stronger effect of landscape on metacommunity structuring, except for functional diversity. We verified that the anurans richness was spatially structured which may arise from the natural lack of independence between sample points in a geographic space, or be the result of community interaction with some spatially structured factor. The spatial variation in species composition was also stochastic process. The metacommunity is inserted in a highly modified environment by past anthropogenic forces and the local communities fauna composed by generalist and relictual species, generating a stochastic pattern. Notwithstanding, we observed that the increase in pasture areas results in a decrease in functional diversity. Pasture areas present few vertical stratification, higher solar radiation and low humidity, making dispersal movements more difficult for adult anurans and changing the dynamics of organic matter deposition in the habitats used by the tadpoles, which may explain the lower functional diversity in dominated landscapes by pastures. In this way, we verified that the relative importance of stochastic and niche-based processes varies according to the parameters of the metacommunity structure.

Keywords: metacommunities. biodiversity. landscape. anurans. functional diversity.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Mapa do Brasil e do Paraná indicando a localização do presente estudo no extremo oeste do estado. a) Distribuição dos 20 corpos d'água amostrados em área rural entre as cidades de Foz do Iguaçu e Santa Terezinha de Itaipu, os pontos centrais (gradiente vermelho) indicam a riqueza de espécies de anuros em cada local; b) Detalhe dos polígonos referentes a cada um dos sete usos do solo caracterizados na região (indicados na legenda), os círculos concêntricos representam os 10 buffers (a cada 100 m de raio a partir do corpo d'água) gerados para o cálculo das áreas de cada uso do solo. 19
- Figura 2** - Alguns representantes da anurofauna da região rural do extremo oeste do Paraná registrados neste trabalho. a) *Dendropsophus nanus*; b) *Physalaemus cuvieri*; c) *Rhinella diptycha*; d) *Boana albopunctata*; e) *Leptodactylus podicipinus*; f) *Boana punctata*.26
- Figura 3** - Gráfico de dispersão mostrando a relação entre o índice de dispersão funcional de girinos e o tamanho das áreas de pastagem presentes num buffer de raio de 900 metros ao redor das comunidades locais da metacomunidade de anuros do oeste do Paraná. ...30

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Atributos funcionais mensurados para as 15 espécies de anfíbios em estágio larval registrados na área do estudo.....	22
Tabela 2 - Distribuição espacial das abundâncias das espécies de anfíbios anuros em estágio larval registradas nos corpos d'água lênticos na região do extremo oeste do Paraná, Brasil. pN= corpo d'água; Ab.T.= abundância total.	27
Tabela 3 - Modelos preditores gerados pela GLM para análise da variação espacial na riqueza de anuros na metacomunidade do oeste do Paraná. K = número de parâmetros do modelo; Δ AICc = diferença nos Critérios de Informação de Akaike corrigidos; wAICc = pesos dos Critérios de Informação de Akaike corrigidos.	28
Tabela 4 - Variáveis preditoras (locais do corpo d'água e da paisagem circundante) analisadas na pRDA para explicar a variação na composição de espécies de anuros em estágio larval em corpos d'água da região rural no extremo oeste do Paraná.	28
Tabela 5 - Modelos preditores gerados pela GLM para análise da variação espacial no índice de dispersão funcional de anuros na metacomunidade do oeste do Paraná. K = número de parâmetros do modelo; Δ AICc = diferença nos Critérios de Informação de Akaike corrigidos; wAICc = pesos dos Critérios de Informação de Akaike corrigidos.	29
Tabela 6 - Variáveis preditoras componentes do modelo global (AIC = 25.59) contendo as variáveis locais do corpo d'água, da paisagem circundante e da configuração espacial analisadas na GLM para explicar a variação no índice de dispersão funcional das comunidades locais de anuros em estágio larval em copos d'água da região rural do extremo oeste do Paraná.....	29

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	13
2 OBJETIVOS.....	17
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
4 RESULTADOS.....	25
5 DISCUSSÃO.....	31
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	35
7 REFERÊNCIAS.....	37

1 INTRODUÇÃO

Alterações ambientais devido as mudanças no uso do solo têm impactos diretos sobre a distribuição da biodiversidade (McGill *et al.* 2015). Habitats naturais cobriam continuamente grandes extensões de terra em suas condições originais, principalmente em ecossistemas florestais, como é o caso da Mata Atlântica na América do Sul (Ribeiro *et al.* 2009). Contudo, frente à ocupação humana, principalmente no estabelecimento da infraestrutura urbana e atividades agropecuárias (Czech *et al.* 2000), os ambientes naturais sofreram e ainda sofrem alterações estruturais importantes. As principais alterações na paisagem são a perda, a fragmentação (Faaborg *et al.* 1993; Fahrig 2017) e a conversão das paisagens naturais em paisagens antropizadas através das mudanças no uso do solo (Ellis *et al.* 2010), transformando paisagens antes contínuas em pequenas manchas do habitat original isoladas umas das outras e cercadas por uma matriz antropizada (Wilcove *et al.* 1986; Fahrig 2003).

A modificação da paisagem tem consequências nos gradientes ambientais e espaciais, pois as paisagens antropizadas são heterogêneas, apresentando diferentes tipos de uso de solo, alterando assim a quantidade e a qualidade dos ecossistemas (Tschardtke *et al.* 2005), podendo isolar algumas comunidades locais (Becker *et al.* 2010), e consequentemente influenciar a dinâmica da metacomunidade. Dentro das metacomunidades os gradientes ambientais podem gerar variações na qualidade das manchas (*i.e.*, comunidades locais), interferindo assim nas interações entre as espécies (Leibold *et al.* 2004; Cadotte & Tucker 2017; Leibold & Chase 2018). A influência dos gradientes ambientais e espaciais está associada as características da paisagem, pois o tipo de matriz existente entre as comunidades locais afeta diretamente a conectividade entre elas (Prevedello & Vieira 2010).

Modelos de metacomunidades denotam a importância da dispersão entre manchas adequadas ao estabelecimento das comunidades locais e da qualidade da matriz no seu entorno em determinar a persistência das populações e a estrutura e dinâmica das metacomunidades (Ovaskainen & Hanski 2003; Thompson *et al.* 2017). A dispersão dos organismos entre as comunidades locais é um fator importante para o estabelecimento da diversidade local (Cadotte 2006). Contudo, a dispersão opera na escala da paisagem, podendo desse modo, ser afetada pela qualidade da matriz circundante. Matrizes antrópicas tendem a restringir a movimentação dos organismos em comparação a matrizes naturais (Almeida-Gomes & Rocha 2014). Estradas, edifícios, muros e outras construções podem agir como barreiras ou filtros à dispersão entre habitats (Gascon *et al.* 1999),

rompendo as dinâmicas responsáveis pela manutenção das metacomunidades (Leibold *et al.* 2004; Parris 2006; Hamer & Parris 2011) ocasionando alterações na estruturação das comunidades locais. Quanto maior o grau de antropização, maior tende a ser a impermeabilidade da matriz. Deste modo, matrizes urbanas tendem a ser as mais impermeáveis, enquanto matrizes com vegetação, principalmente naturais tendem a ser mais permeáveis (Buskirk 2012).

Para a melhor compreensão da dinâmica das metacomunidades em paisagens antropizadas, faz-se necessário avaliar os usos de solo na paisagem circundante, pois ela podem atuar influenciando na dispersão (Almeida-Gomes & Rocha 2014) e como geradoras de heterogeneidade espacial (Turner *et al.* 2001), principalmente para anuros que usam corpos d'água no meio de uma matriz antrópica para a reprodução e buscam abrigo em relictos florestais (Becker *et al.* 2010). De maneira geral, manchas de habitat em paisagens urbanas tendem a abrigar espécies diferentes em comparação com áreas naturais e tendem a abrigar uma menor riqueza de espécies de diferentes grupos taxonômicos (McKinney 2008), inclusive anuros (Hamer & Parris 2011). Matrizes agrícolas também podem impactar as comunidades de diversos organismos, inclusive anuros (Ferrante *et al.* 2017). Extensas áreas de cultivo e de pasto implicam na ausência de áreas de abrigo e sombreamento (árvores e arbustos) o que leva a um aumento da temperatura e redução da umidade do ar e do solo, afetando negativamente a capacidade de dispersão dos anuros (Pelinson *et al.* 2016).

A densidade de corpos d'água dispostos na paisagem também é um importante preditor da distribuição da biodiversidade de anuros. A densidade de corpos d'água pode afetar a dispersão dos organismos altamente dependentes da água por atuar como trampolins ecológicos (stepping stones) e até a riqueza de espécies, o que neste caso específico pode ser entendido ainda como fruto da relação espécie-área (Almeida *et al.* 2015). No caso dos anfíbios que são um grupo com uma capacidade de dispersão restrita (Smith & Green 2005) possuem a pele permeável e são ectotérmicos (Wells 2007), espera-se que as características da paisagem devam afetar fortemente as metacomunidades existentes em áreas antropizadas.

As metacomunidades também podem ser estruturadas por processos de seleção (*e.g.*, filtros ambientais e interações) que ocorrem em escala local (Vellend 2010). Para os anuros, as características estruturais dos ambientes utilizados para a reprodução podem ser determinantes da distribuição das espécies (Pelinson *et al.* 2016), e conseqüentemente da estrutura das comunidades (*i.e.*, riqueza e composição de espécies) em escala local (Silva *et al.* 2012) e da metacomunidade (Provete *et al.* 2014). Características ambientais

locais, como a qualidade e quantidade de vegetação ripária, porcentagem de vegetação aquática, área do corpo d'água (Silva *et al.* 2011; Silva *et al.* 2012), cobertura de dossel (Provete *et al.* 2014) e a presença de peixes predadores (Jeliazkov *et al.* 2014) são comumente apontadas como preditoras da riqueza e composição de anfíbios. Ambientes com maior estratificação vegetal na margem tende a abrigar uma maior riqueza de espécies, pois os diferentes níveis de estratificação vertical geram uma diversidade de microhabitats que podem ser explorados por diferentes espécies, permitindo que um maior número de espécies coexista (Silva *et al.* 2012). A cobertura de dossel interfere diretamente na disponibilidade de recursos e na qualidade do habitat, pela estrutura da vegetação ripária, deposição de matéria orgânica nos corpos d'água e no efeito de sombreamento, podendo influenciar a seleção de habitat para reprodução pelos anuros adultos e o estabelecimento das larvas (Werner *et al.* 2007; Stoler & Relyea 2010; Provete *et al.* 2014).

Diversos estudos já foram realizados com metacomunidades de anuros, tanto em ambientes preservados (*e.g.*, Provete *et al.* 2014; Almeida *et al.* 2015; Delatorre *et al.* 2015), quanto em paisagens antropizadas (*e.g.*, Prado & Rossa-Feres 2014). Nas paisagens antropizadas a dispersão tende a ser mais limitada que em ambientes naturais (Smith & Green 2005; Almeida-Gomes & Rocha 2014), contudo a permeabilidade da matriz é variável de acordo com o uso de solo (Taylor *et al.* 1993; Gobeil & Villard, 2002; Umetsu & Pardini 2007). Apesar dessas evidências estudos avaliando os impactos dos diferentes tipos de uso de solo da paisagem na dinâmica de metacomunidades são escassos (*e.g.*, Umetsu & Pardini 2007), principalmente para anfíbios (Collins & Fahrig 2017).

A maioria dos trabalhos com anuros se foca em analisar a riqueza e a composição das metacomunidades, sendo que essas facetas da biodiversidade não estão diretamente associadas ao funcionamento dos ecossistemas e podem mascarar os efeitos dos impactos antrópicos nos ecossistemas naturais (Ernst *et al.* 2007). Neste sentido, a diversidade funcional ajuda a entender os processos que influenciam o funcionamento das comunidades e ecossistemas, por unir conceitos de complementaridade no uso de recursos (*i.e.*, complementaridade e nicho ecológico) e de facilitação (Petchey & Gaston 2006). A morfologia das larvas de anuros são bastante variáveis entre as espécies e os atributos que os indivíduos possuem refletem tanto o uso do ambiente pelos indivíduos como a resposta dos mesmos às variações no ambiente atuando diretamente nos processos de funcionamento dos ecossistemas (Gómez *et al.* 2016). Desse modo, é esperado que os processos ecossistêmicos acabem variando também conforme as variações na diversidade funcional. Já foi demonstrado que características locais, como hidroperíodo e cobertura de dossel, podem influenciar os valores de diversidade funcional (Strauß *et al.* 2010, Lescano

et al. 2018), mas a paisagem no entorno dos habitats e as alterações nos usos do solo também tem sido apontados como importantes preditores do funcionamento dos ecossistemas (Ribeiro *et al.* 2017; Pereyra *et al.* 2018).

Deste modo, neste trabalho buscamos analisar os efeitos das características locais, da paisagem e espaciais na dinâmica de uma metacomunidade de anfíbios em termos de riqueza, composição e diversidade funcional.

2. OBJETIVOS

Para aprimorar os planos de conservação em ecossistemas rurais, é necessário que saibamos de que maneira as ações antrópicas influenciam a biodiversidade de anuros, e ainda em quais escalas tais atividades exercem sua maior influência. A fim de contribuir para o entendimento da distribuição da biodiversidade em paisagens antrópicas, buscamos verificar a influência das características ambientais locais, da paisagem e da estrutura espacial nos parâmetros estruturais de uma metacomunidade de anuros que se reproduzem em corpos d'água lênticos numa área modificada principalmente para atividades rurais.

Especificamente buscamos responder as seguintes perguntas: (i) qual a influência das características locais dos corpos d'água, da paisagem circundante e dos fatores espaciais na estrutura da metacomunidade de anuros em estágio larval?; e (ii) dentro de cada conjunto, qual variável ambiental melhor explica a variação na riqueza, composição e diversidade funcional da metacomunidade? Nossas previsões são de que as características da paisagem são mais importantes por influenciar a dispersão e a ocorrência das espécies. Dentre as variáveis da paisagem a presença de áreas de mata deve influenciar positivamente a riqueza e a diversidade funcional e favorecer a mudança na composição de espécies, por servir de abrigo para muitas espécies.

3 MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na região extremo oeste do estado do Paraná entre as cidades de Foz do Iguaçu (25°32'32.90"S / 54°35'5.52"W - WGS-84) e Santa Terezinha de Itaipú (25°26'43.41"S / 54°24'4.79"W - WGS-84) (Figura 1). A região possui o clima Cfa (*sensu* Köppen) subtropical úmido com verões quentes, a precipitação anual encontra-se entre 1600 e 1900 mm bem distribuída durante o ano, porém com maior concentração entre os meses de outubro a março. Outubro é o mês com maior precipitação 186 mm enquanto julho o mês com o menor volume de chuvas 92 mm. A temperatura média está entre 20 °C e 22 °C, sendo janeiro o mês mais quente com média de 26.3 °C e julho o mais frio com 16.6 °C de média (Alvares *et al.* 2013). A formação vegetal original desta região é da Floresta Estacional Semidecidual do bioma da Mata Atlântica (FSOSMA & INPE 2017). Esta formação vegetacional se estendia originalmente por grande parte do meio-oeste do Paraná (Morellato & Haddad 2000; FSOSMA & INPE 2017). Atualmente, devido as atividades antrópicas na região, restou o maior remanescente da Floresta Estacional Semidecidual (Parque Nacional do Iguaçu) e pequenos fragmentos florestais em diferentes estados de regeneração imersos em uma matriz agrícola composta principalmente por áreas de cultivo de grãos e pastagem (SOSMA & INPE 2017).

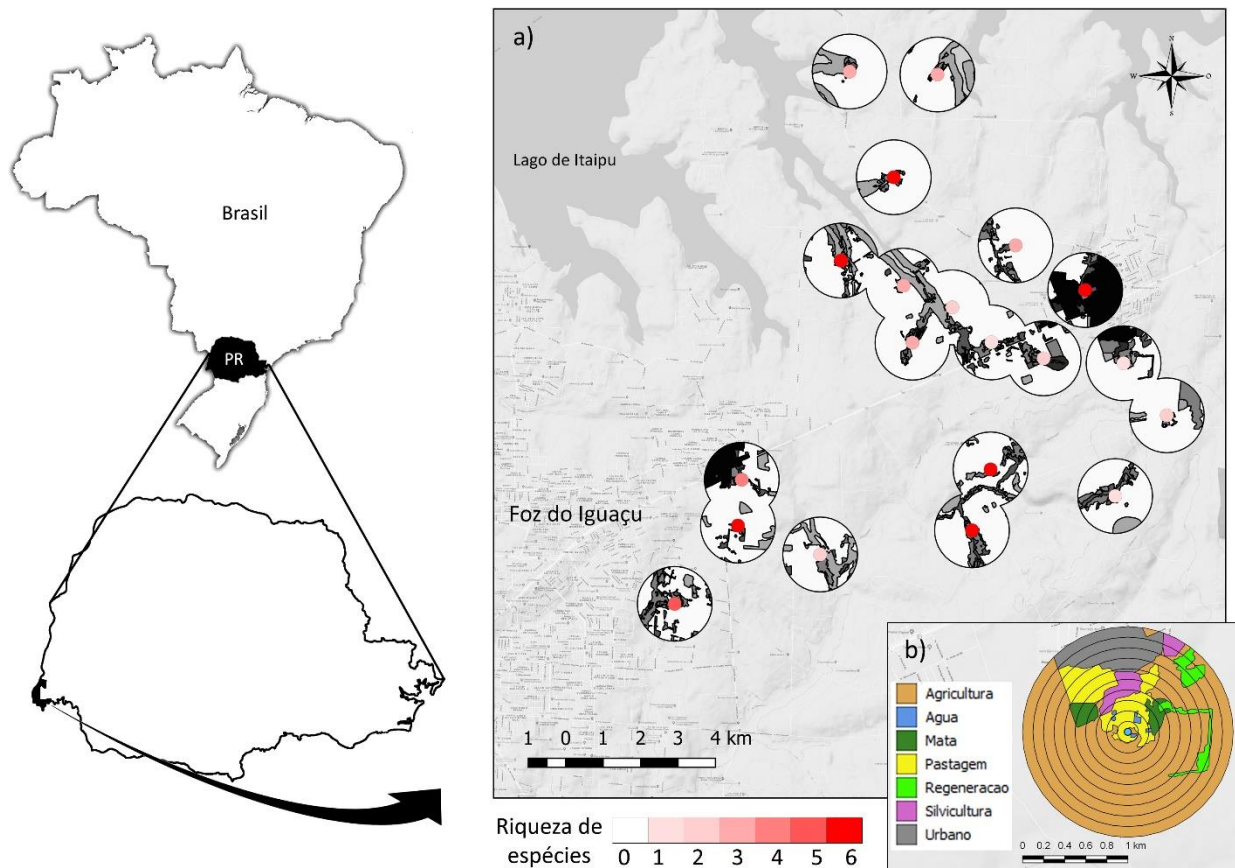


Figura 1 - Mapa do Brasil e do Paraná indicando a localização do presente estudo no extremo oeste do estado. a) Distribuição dos 20 corpos d'água amostrados em área rural entre as cidades de Foz do Iguaçu e Santa Terezinha de Itaipu, os pontos centrais (gradiente vermelho) indicam a riqueza de espécies de anuros em cada local; b) Detalhe dos polígonos referentes a cada um dos sete usos do solo caracterizados na região (indicados na legenda), os círculos concêntricos representam os 10 buffers (a cada 100 m de raio a partir do corpo d'água) gerados para o cálculo das áreas de cada uso do solo.

Delineamento amostral

Amostramos anuros em estágio larval em 20 corpos d'água lênticos permanentes. Amostramos ambientes lênticos devido a maioria das espécies da região utilizar esse tipo de ambiente para a reprodução (Leivas *et al.* 2018), pela possibilidade de delimitação da área do habitat e também pelas larvas de anuros permanecerem mais tempo nos corpos d'água que os adultos. Selecionamos os pontos de coleta a fim de abranger tanto uma variação nas características locais quanto dos usos do solo no entorno. Amostramos cada corpo d'água em três diferentes períodos para aumentar a chance de captura das espécies que apresentam sazonalidade no período de reprodução. Realizamos o primeiro evento de coleta entre os meses de setembro e outubro 2018 (início da estação reprodutiva), o segundo período entre os meses de novembro e dezembro de 2018 (meio da estação reprodutiva), e as últimas coletas transcorreram durante janeiro de 2019 (final da estação reprodutiva). As coletas foram realizadas com o uso de puçás (32 cm de diâmetro e 3 mm² malha) ou em ambientes muito rasos com peneiras (10 cm de diâmetro e 2mm² de malha)

(Shaffer *et al.* 2011). Em cada ambiente a coleta durou 60 minutos, buscando amostrar os girinos ao longo de todo o corpo d'água, totalizando um esforço de 3 horas por corpo d'água. Os girinos coletados foram fixados e estão depositados na Coleção de Anfíbios – Girinos da Universidade Federal da Integração Latino-Americana (CA-G/UNILA) (Licença SISBIO 60073-1 e 42012-1).

Para avaliarmos a influência dos fatores ambientais e espaciais na distribuição da riqueza, composição e diversidade funcional dos anuros na paisagem agrícola avaliamos três diferentes conjuntos de variáveis: estruturais do corpo d'água, da paisagem circundante e espaciais. Para avaliar o efeito das características estruturais dos corpos d'água utilizamos seis variáveis locais: área superficial, profundidade máxima, quantidade de vegetação no espelho d'água, quantidade de vegetação ripária, cobertura de dossel e quantidade de tipos de vegetação na margem. Área superficial, profundidade máxima e as manchas de vegetação no espelho d'água foram estimadas utilizando uma trena. A quantidade de vegetação ripária foi considerada apenas quando apresentava estrutura florestal, separamos 4 parcelas referentes aos quatro pontos cardeais dos corpos d'água e em cada uma das parcelas a porcentagem de vegetação foi inferida por observação direta, onde cada parcela poderia contribuir de 0% (quando não houvesse vegetação) até no máximo 25% (quando à margem em questão apresentasse vegetação ripária em toda sua extensão), o valor total foi obtido ao somar os 4 valores inferidos. A cobertura de dossel foi calculada através de cinco fotografias, sendo quatro delas capturadas nos pontos cardinais do corpo d'água e mais uma foto tirada na região central. A porcentagem de cobertura da incidência solar foi calculada pelas imagens através do software *Gap Light Analyzer v2.0* (Frazer *et al.* 1999). As fotografias foram convertidas para preto e branco, sendo os pixels pretos correspondentes às áreas de sombreamento (dossel coberto) e os pixels brancos correspondentes às áreas onde a luz penetra até a superfície da água. Após a conversão, o programa calculou a quantidade de pixels de cada tipo, gerando em porcentagem a área de dossel sombreada. Os tipos de vegetação nas margens foram classificados em: gramíneas, arbustivas e arbóreas. Posteriormente considerados os tipos em variável quantitativa representando o número de tipos de vegetação, variando assim de um a três tipos de vegetação ripária.

Para obtermos as variáveis da paisagem utilizamos o programa QGis 2.18 (Quantum G.I.S. 2017) para gerar um mapa de usos do solo através de imagens dos satélites RapidEye (2013). A paisagem foi caracterizada a partir da identificação de sete diferentes usos do solo: monocultura (áreas de cultivo de grãos, principalmente soja e milho), água (corpos d'água lênticos e lóticos), pastagem (terrenos de pastejo de gado), mata (manchas

de Floresta Estacional Semidecidual), área de regeneração (manchas de floresta em estado inicial de recuperação), silvicultura e uso urbano (edificações). Os usos silvicultura e uso urbano foram excluídos das análises pois apresentavam pouca variação estando presentes na paisagem ao redor de apenas seis e quatro corpos d'água respectivamente. O mapa de usos serviu de base para o cálculo da área de cada uso dentro de um raio de *buffer* de 100 a 1000 metros a partir de cada corpo d'água. Podemos perder a informação acerca da verdadeira escala de efeito da paisagem (*i.e.*, a distância a partir do corpo d'água na qual a paisagem tem sua maior influência nos parâmetros da comunidade) ao considerar as áreas de uso apenas dentro do raio de 1000 metros, assim o *buffer* foi seccionado a cada 100 metros, gerando uma densidade de 10 diferentes *buffers* para cada local amostrado (Jackson & Fahrig 2015).

Para obtenção das variáveis espaciais, utilizamos a análise Moran Eigenvector Maps (MEM) para cada parâmetro da estrutura da comunidade. MEM é uma análise de ordenação multiescalar que gera autovetores ortogonais usados representar as relações espaciais entre corpos d'água amostrados (Dray *et al.* 2012). Os primeiros autovetores concentram a maior parte da variação, descrevendo as estruturas espaciais mais amplas, enquanto os últimos autovetores descrevem estruturas espaciais que ocorrem em menores escalas (Dray *et al.* 2012). Através das coordenadas geográficas de cada ponto de coleta foram geradas sete matrizes de conectância entre os corpos d'água (*Gabriel's graph linear*; *Gabriel's graph binary*; *Minimum spanning tree linear*; *Minimum spanning tree binary*; *Distanced-based linear*; *Distanced-based binary*; *Distance-based SWM based on the Principal Coordinates of Neighbour Matrices*). Para otimizar a seleção da matriz de ponderação espacial aplicamos o método de otimização usando o procedimento de correção para múltiplos testes (Bauman *et al.* 2018). Esta análise permitiu verificar se existe uma estrutura espacial significativa da variável dependente, e também selecionar a matriz de ponderação espacial com o subconjunto de variáveis do MEM que melhor descreve a estrutura espacial da variável dependente.

Para obtenção da diversidade funcional utilizamos o índice de dispersão funcional (FDis), um índice baseado na dispersão de múltiplos atributos funcionais (Laliberté & Legendre 2010). FDis mede a distância de uma espécie individual em relação a um centroide, dentro de um espaço multidimensional, calculado com base nos atributos funcionais de todas as espécies da comunidade. Seu valor não possui limite superior, valores baixos indicam que a comunidade é composta por espécies que possuem atributos funcionais similares, enquanto valores mais altos indicam as comunidades compostas por espécies com atributos diferentes (Laliberté & Legendre 2010). Para cada uma das 15

espécies registradas mensuramos seis atributos funcionais de resposta (*sensu* Violle *et al.* 2007) em 10 girinos entre os estágios 32 a 39 (*sensu* Gosner 1960) a fim de diminuir a variação individual (Tabela 1). Para análise da FDis utilizamos os valores médios obtidos para cada espécie. A escolha destes atributos foi embasada nas relações que possuem com os comportamentos de alimentação, natação e uso de habitat (Altig & Johnston 1989; Harris 1999; Alford 1999; Buskirk & McCollum 2000; Strauß *et al.* 2010; Gómez *et al.* 2016).

Tabela 1 - Atributos funcionais mensurados para as 15 espécies de anfíbios em estágio larval registrados na área do estudo.

Atributo funcional	Definição	Função relacionada	Processo ecossistêmico	Referência
Comprimento total	Comprimento do focinho à ponta da cauda	Uso de habitat e aquisição de recursos	Ciclagem e fluxo de nutrientes através da cadeia trófica, bioturbação.	Cortez-Gomez <i>et al.</i> 2015; Altig <i>et al.</i> 2007
Índice de compressão corporal	Razão entre altura e largura corporal	Posição na coluna d'água	Local de forrageamento, influência na disponibilidade de nutrientes	Altig & Johnston 1989
Altura da nadadeira dorsal	Altura da nadadeira dorsal na linha mediana da cauda	Uso de habitat e habilidade de natação	Bioturbação, influência na disponibilidade de nutrientes	Altig & Johnston 1989; Altig 2007
Altura da nadadeira ventral	Altura da nadadeira ventral na linha mediana da cauda	Uso de habitat e aquisição de recursos	Bioturbação, influência na disponibilidade de nutrientes	Altig & Johnston 1989; Altig 2007
Largura relativa do músculo caudal	Razão entre altura e largura máxima do músculo caudal	Habilidade de natação	Bioturbação, influência na disponibilidade de nutrientes	Altig & Johnston 1989; Buskirk & McCollum 2000
Número de linhas queratodontes	Quantidade total de linhas queratodontes	Aquisição e utilização de recursos alimentares	Ciclagem e fluxo de nutrientes através da cadeia trófica	Altig & Johnston 1989; Strauß <i>et al.</i> 2010

Análise de Dados

A matriz de ponderação espacial, com o subconjunto de variáveis do MEM, selecionada para os dados de riqueza foi baseada no método linear baseado na distância ($P = 0,019$) e gerou 2 MEM's positivos e significativos MEM6 ($P = 0,003$) e MEM2 ($P = 0,045$). Para os dados de composição e diversidade funcional nenhuma das matrizes de conectância foi selecionada, contudo, para manter a variação espacial optamos por reter o

primeiro e o sexto MEM, já que o MEM6 foi significativo para riqueza (vide resultados) e o MEM1 representa a maior variação espacial entre os dados o que é fundamental numa abordagem baseada em metacomunidades.

Para remover a influência de possíveis colinearidades entre as variáveis preditoras foi utilizada a análise Variation Inflation Factor (VIF), na qual valores de VIF > 3 indicam multicolinearidade. A análise do VIF foi implementada para cada *buffer* de variáveis da paisagem e posteriormente entre todas as variáveis preditoras (Zuur *et al.* 2010). Apresentaram problemas de colinearidade e foram excluídas das análises as variáveis da paisagem: monocultura nos *buffers* de 100m e 200m, regeneração no *buffer* de 400m e mata no *buffer* de 500m e 700m. Também apresentaram alta colinearidade e foram excluídas as variáveis estruturais locais: área do corpo d'água, cobertura de dossel e quantidade de vegetação ripária. Os dados do conjunto de variáveis preditoras local e da paisagem foram submetidas à transformação Z-score para que todos tivessem a média igual a zero e o desvio padrão igual a um, visto que os dados apresentavam unidades de medida distintas. Para diminuir o peso para contagens baixas e como muitos zeros na matriz de composição com os dados de abundância aplicamos a transformação de Hellinger (Legendre & Gallagher 2001).

Para seleção do *buffer* que melhor explicou a variação nos dados de riqueza e dispersão funcional utilizamos a análise de Modelos Gerais Linearizados (GLM). Geramos 10 modelos referentes a cada uma das 10 matrizes de variáveis da paisagem e selecionamos o *buffer* pelo modelo com o melhor ajuste a partir do critério de seleção de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) (Burnham & Anderson 2002; Burnham *et al.* 2011). Para riqueza o *buffer* selecionado foi de 100 metros (AIC= 86,97); para a dispersão funcional o *buffer* selecionado foi de 900 metros (AIC=0,87). Para os dados de composição empregamos a Análise de Redundância (RDA) entre cada uma das dez matrizes de variáveis da paisagem e a matriz de composição, selecionamos àquela que melhor explica a variação na composição com base no maior valor de R², que foi o *buffer* de 700 metros (R² = 0,29).

Aplicamos a análise GLM para obter os modelos, considerando o conjunto todo de variáveis (local, paisagem e espaço), com os melhores ajustes para explicar a variação espacial na riqueza e na dispersão funcional entre os corpos d'água (Burnham & Anderson 2002). Para tanto, construímos oito modelos: modelo global (contendo todas as variáveis da paisagem, mais as variáveis locais de cada corpo d'água e do espaço); local (com as características de cada corpo d'água); paisagem (contendo os usos de solo presentes na paisagem); espacial (contendo as variáveis espaciais); local + paisagem; local + espacial;

paisagem + espacial; modelo nulo (intercepto). Para cada modelo calculamos os valores de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) e os pesos de Akaike. O AICc representa uma medida de ajuste do modelo, sendo que quanto menor o valor melhor é o ajuste. Já os pesos de Akaike são utilizados para avaliar a incerteza da seleção de modelos, quantificando a probabilidade de o modelo ser o melhor quando considerados todos os modelos (Burnham & Anderson 2002; Burnham *et al.* 2011). A seleção do melhor modelo foi feita baseada no critério de seleção de Akaike corrigido (AICc) considerando igualmente preditivos modelos com delta AICc menor que 4,0, e que apresentassem valores com pesos combinados de Akaike de 0,70 quando em conjunto com outros modelos igualmente preditivos (Burnham & Anderson 2002; Burnham *et al.* 2011).

A influência das variáveis preditoras (estruturais do corpo d'água, paisagem e espaciais) na composição foi obtida a partir da análise RDA parcial (Legendre & Legendre 2012). Ao plotar os dados levantados nos locais amostrados, da paisagem circundante e os dados de composição em um espaço multidimensional gerado com base nas variáveis preditoras, são criados eixos ortogonais que explicam as maiores variações entre os dados. Tais eixos são utilizados para demonstrar as relações entre locais amostrais e variáveis preditoras, e também composição e variáveis preditoras (Legendre & Legendre 2012). Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team, 2019).

4 RESULTADOS

Coletamos 2432 indivíduos distribuídos em 15 espécies (riqueza média por ponto $3,55 \pm 1,90$) de anuros em estágio larval pertencentes a quatro famílias: Hylidae (10 espécies), Leptodactylidae (3 espécies), Bufonidae (1 espécie) e Microhylidae (1 espécie) (Tabela 2). As espécies mais comuns foram *Dendropsophus nanus* que apareceu em 15 corpos d'água, seguida de *Physalaemus cuvieri* que ocorreu em nove locais amostrados (Figura 2). As espécies menos frequentes foram *Ololygon berthae* e *Boana semiguttata* encontradas em apenas um único corpo d'água. Em relação aos valores de abundância, o bufonídeo *Rhinella diptycha* foi a espécie mais numerosa contribuindo com 25,85% do total de indivíduos coletados, enquanto que *Ololygon berthae*, *Elachistocleis bicolor*, *Boana faber*, *Boana semiguttata* e *Leptodactylus fuscus* foram as espécies menos abundantes com menos de 1% do total de indivíduos cada.

Entre todos os modelos avaliados para explicar a variação espacial na riqueza de girinos, verificamos que o melhor modelo foi aquele contendo apenas as variáveis espaciais (Tabela 3). Este modelo explicou sozinho 81% da variação na riqueza entre os corpos d'água. Contudo, apenas o autovetor espacial MEM6 foi associado à variação espacial na riqueza ($P = 0,006$). Evidenciando uma autocorrelação espacial na riqueza de anuros em escalas intermediárias na metacomunidades de anuros.

Nenhum dos conjuntos de variáveis analisadas explicou a variação na composição de espécies de anfíbios em estágio larval em corpos d'água na metacomunidade de anuros da região rural do oeste do Paraná ($R^2 = 0,423$; $P = 0,239$). Contudo, quando observamos o efeito das variáveis dentro do modelo, percebemos uma tendência da profundidade dos corpos d'água e da quantidade de pastagem na paisagem influenciar a variação da composição de espécies (Tabela 4).

A variação no índice de dispersão funcional, entre os modelos gerados, foi melhor explicada pelo modelo contendo todos os conjuntos de variáveis, locais dos corpos d'água, variáveis da paisagem e os autovetores espaciais (Tabela 5). O modelo global explicou 89% da variação na dispersão funcional na metacomunidade de anuros. Contudo, dentre todas as variáveis do modelo, a dispersão funcional foi apenas negativamente associada às variações nas áreas de pastagem na escala da paisagem ($P = 0,036$; tabela 6) dentro de um *buffer* de 900 metros de raio a partir dos habitats locais (Figura 3).



Figura 2 - Alguns representantes da anurofauna da região rural do extremo oeste do Paraná registrados neste trabalho. a) *Dendropsophus nanus*; b) *Physalaemus cuvieri*; c) *Rhinella diptycha*; d) *Boana albopunctata*; e) *Leptodactylus podicipinus*; f) *Boana punctata*.

Tabela 2 - Distribuição espacial das abundâncias das espécies de anfíbios anuros em estágio larval registradas nos corpos d'água lênticos na região do extremo oeste do Paraná, Brasil. pN= corpo d'água; Ab.T.= abundância total.

Família/Espécie	p1	p2	p3	p4	p5	p6	p7	p8	p9	p10	p11	p12	p13	p14	p15	p16	p17	p18	p19	p20	Ab.T.
Bufonidae																					
<i>Rhinella diptycha</i>	0	0	55	0	509	0	0	0	0	0	0	65	0	0	0	0	0	0	0	0	629
Hylidae																					
<i>Boana albopunctata</i>	0	0	0	0	13	1	6	21	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	7	0	51
<i>Boana faber</i>	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16
<i>Boana punctata</i>	0	3	0	0	0	0	4	5	30	0	0	0	0	9	0	3	0	6	155	0	215
<i>Boana raniceps</i>	6	0	0	0	7	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25
<i>Boana semiguttata</i>	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	18
<i>Dendropsophus minutus</i>	36	0	2	0	0	1	1	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0	136	0	13	233
<i>Dendropsophus nanus</i>	9	0	13	1	0	7	6	6	0	2	3	53	4	0	2	16	0	17	7	2	148
<i>Ololygon berthae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Scinax fuscovarius</i>	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	37	0	211	261
<i>Scinax squalirostris</i>	10	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	67	0	0	89
Leptodactylidae																					
<i>Leptodactylus fuscus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	12	22
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	0	0	0	1	168	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	182	16	367
<i>Physalaemus cuvieri</i>	9	0	0	3	0	0	12	0	88	0	136	6	0	0	0	0	53	32	0	16	355
Microhylidae																					
<i>Elachistocleis bicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Riqueza total	6	1	3	3	6	3	6	3	3	1	6	5	2	1	2	2	2	6	4	6	

Tabela 3 - Modelos preditores gerados pela GLM para análise da variação espacial na riqueza de anuros na metacomunidade do oeste do Paraná. K = número de parâmetros do modelo; Δ AICc = diferença nos Critérios de Informação de Akaike corrigidos; wAICc = pesos dos Critérios de Informação de Akaike corrigidos.

Modelo	Variáveis	k	Δ AICc	wAICc
Espacial	MEM6 + MEM2	3	0,0	0,8119
Global	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. margem + água + mata + pastagem + regeneração + MEM6 + MEM2	10	4,4	0,0912
Local + Espacial	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. margem + MEM6 + MEM2	6	5,5	0,0514
Paisagem + Espacial	Água + mata + pastagem + regeneração + MEM6 + MEM2	7	7,2	0,0225
Local	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. Margem	4	7,6	0,0186
Local + Paisagem	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. Margem + água + mata + pastagem + regeneração	8	10,7	0,0038
Paisagem	Água + mata + pastagem + regeneração	5	14,5	<0,001
Nulo	Intercepto	2	33,9	<0,001

Tabela 4 - Variáveis predictoras (locais do corpo d'água e da paisagem circundante) analisadas na pRDA para explicar a variação na composição de espécies de anuros em estágio larval em corpos d'água da região rural no extremo oeste do Paraná.

Preditores	RDA1	RDA2	variância	F	P
Profundidade máxima	0,64051	-0,43912	0,07282	2,0063	0,035
Quantidade de vegetação no espelho d'água	0,24213	0,11412	0,04340	1,1958	0,313
Quantidade de tipos de vegetação na margem	-0,06851	0,39953	0,03545	0,9767	0,475
Área de monocultura	-0,07778	0,03651	0,01575	0,4340	0,922
Área ocupada por água	-0,15440	0,57960	0,03187	0,8780	0,519
Quantidade de pastagem	0,65778	0,11671	0,07146	1,9689	0,060
Área ocupada por mata em regeneração	0,19508	0,03928	0,02518	0,6938	0,687

Tabela 5 - Modelos preditores gerados pela GLM para análise da variação espacial no índice de dispersão funcional de anuros na metacomunidade do oeste do Paraná. K = número de parâmetros do modelo; Δ AICc = diferença nos Critérios de Informação de Akaike corrigidos; wAICc = pesos dos Critérios de Informação de Akaike corrigidos.

Modelo	Variáveis	k	Δ AICc	wAICc
Global	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. margem + água + mata + pastagem + regeneração + MEM6 + MEM2	10	0,0	0,8921
Local + Paisagem	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. Margem + água + mata + pastagem + regeneração	8	4,4	0,0975
Paisagem + Espacial	Água + mata + pastagem + regeneração + MEM6 + MEM2	7	11,1	0,0034
Local	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. Margem	4	11,6	0,0027
Espacial	MEM6 + MEM1	3	12,3	0,0019
Local + Espacial	Profundidade + veg. espelho d'água + veg. margem + MEM6 + MEM1	6	13,0	0,0013
Paisagem	Água + mata + pastagem + regeneração	5	13,5	0,0010
Nulo	Intercepto	2	Inf	<0,001

Tabela 6 - Variáveis preditoras componentes do modelo global (AIC = 25.59) contendo as variáveis locais do corpo d'água, da paisagem circundante e da configuração espacial analisadas na GLM para explicar a variação no índice de dispersão funcional das comunidades *locais* de anuros em estágio larval em copos d'água da região rural do extremo oeste do Paraná.

Preditores	Estimado	Erro padrão	T	P
Intercepto	0,590	0,112	5,257	0,001
Profundidade máxima	0,002	0,084	-3,452	0,973
Quantidade de vegetação no espelho d'água	0,074	0,035	2,100	0,073
Quantidade de tipos de vegetação na margem	-0,042	0,038	-1,123	0,298
Área ocupada por água	0,006	0,005	1,100	0,307
Área ocupada por mata nativa	-0,001	0,002	-0,448	0,667
Quantidade de pastagem	-0,006	0,002	-2,584	0,036
Área ocupada por mata em regeneração	0,004	0,005	0,855	0,420
MEM6	0,039	0,028	1,362	0,215
MEM1	0,022	0,027	0,834	0,431

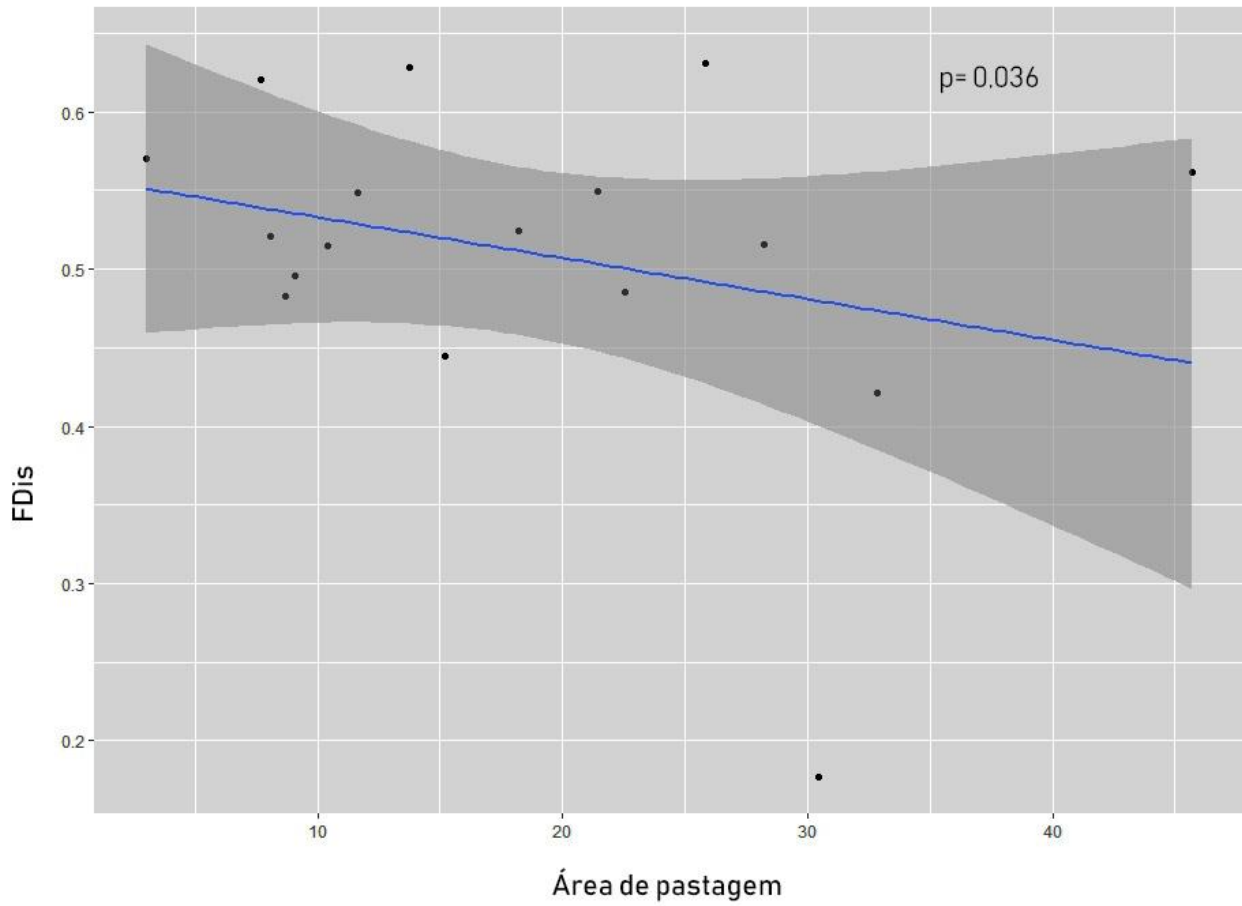


Figura 3 - Gráfico de dispersão mostrando a relação entre o índice de dispersão funcional de girinos e o tamanho das áreas de pastagem presentes num *buffer* de raio de 900 metros ao redor das comunidades locais da metacomunidade de anuros do oeste do Paraná.

5 DISCUSSÃO

Em metacomunidades são considerados que tanto os processos locais, como por exemplo, a heterogeneidade ambiental dos corpos d'água e da paisagem circundante, e os processos regionais, como por exemplo, dispersão e a conectividade (ambas relacionadas à distância e o tipo de matriz entre os ambientes) afetam diretamente a estrutura e dinâmica das metacomunidades (Heino *et al.* 2015; Leibold & Chase 2018). Contudo, diferentemente do esperado, nós não encontramos um efeito mais forte das características da paisagem na estruturação da metacomunidade de anfíbios em áreas rurais, exceto para diversidade funcional. Verificamos que a variação espacial na riqueza é predita apenas pelas variáveis espaciais. Também verificamos que existe uma autocorrelação espacial na riqueza em escalas intermediárias. Não constatamos relação entre o conjunto de variáveis locais, da paisagem e espaciais e a composição de espécies de anuros. Observamos que a diversidade funcional é melhor explicada pela variação nas características da paisagem, principalmente pela área ocupada por pastagens.

Na metacomunidade de anuros do oeste do Paraná, nós encontramos 41% das espécies previamente registradas para a região (Leivas *et al.* 2018). Nós verificamos que a distribuição da riqueza de anfíbios nas comunidades locais foi espacialmente estruturada em escalas intermediárias, mas sem relação com as características estruturais dos corpos d'água e da paisagem circundante. A autocorrelação espacial é uma propriedade muito geral das variáveis ambientais (Legendre 1993). A estruturação espacial nas variáveis pode estar relacionada à falta de independência entre pontos de observação através de um espaço geográfico (Diniz-Filho *et al.* 2003). Contudo, a estruturação espacial também pode ser fruto da interação das comunidades com algum fator espacialmente estruturado não avaliado no presente estudo (Boccard *et al.* 1992; Landeiro *et al.* 2011), como por exemplo, algum tipo de interação ecológica ou dinâmica populacional influenciando a riqueza. A influência dos fatores espaciais na riqueza é comum em escalas maiores (Diniz-Filho *et al.* 2003), porém este mesmo padrão já foi observado em escalas menores, inclusive com anfíbios que se reproduzem em ambientes lênticos (*e.g.*, Provete *et al.* 2014; Almeida *et al.* 2015; presente estudo). De maneira geral, o padrão espacial observado para a riqueza de anuros em áreas rurais do oeste do Paraná pode ter emergido de uma relação estritamente casual (*i.e.*, processo estocástico), sendo que a riqueza é espacialmente estruturada, mas estocástica com relação as variáveis ambientais (locais e da paisagem) (Vellend *et al.* 2014).

A variação na composição de espécies de anuros nos corpos d'água da área agrícola não foram relacionadas as variações na paisagem, estrutura física dos corpos d'água e nem pelos fatores espaciais. A variação na composição de espécies entre as comunidades locais que não é explicada pelos fatores espaciais ou ambientais pode evidenciar uma estruturação por processos estocásticos (Vellend *et al.* 2014). A estocasticidade na dinâmica das metacomunidades em termos de composição de espécies já foi observada em outros estudos (*e.g.*, Delatorre *et al.* 2015). Diferentemente do encontrado por nós, a paisagem circundante aos corpos d'água tendem a ter uma forte influência sobre os anuros. Existem evidências dos efeitos das características da paisagem na variação na composição de anfíbios, como a quantidade de corpos d'água dispostos na paisagem e a quantidade de manchas de vegetação nativa (Mazerolle *et al.* 2005; Hartel 2010; Jeliaskov 2014), tanto nas regiões Paleártica e Neártica como para a região Neotropical (Silva *et al.* 2012; Suárez *et al.* 2016). A estocasticidade na montagem da comunidade em termos de composição, pode ter sido favorecida pelo hidroperíodo dos corpos d'água (todos eram permanentes neste trabalho). Um estudo experimental com comunidades de anuros verificou que as comunidades de poças permanentes estavam mais sujeitas aos efeitos estocásticos do que aquelas associadas a poças temporárias (Chase 2007). Principalmente para anuros, dependentes da disponibilidade de água para completar seu ciclo de vida, o hidroperíodo pode ser um fator chave que determina a importância entre a seleção de nicho e a estocasticidade na variação da composição de espécies. A nossa região de estudo passou por uma intensa conversão nos usos do solo durante a primeira metade do século XX, do desmatamento da Floresta Estacional pela exploração da madeira e da erva-mate até o uso agropastoril do solo (Roseira 2006), o que pode ter levado à seleção das espécies mais generalistas no passado, restando aos efeitos de prioridade (Chase 2003) e a processos estocásticos a estruturação das comunidades atuais. Além disso, a estocasticidade observada por nós pode também estar associada a escala espacial do efeito da paisagem (*i.e.*, a extensão e o grão espacial) (Jackson & Fahrig 2015). Desse modo, a configuração da paisagem ainda pode ser um fator importante nesse caso, mas em uma extensão maior do que a analisada por nós (Holland *et al.* 2004; Chase & Knight 2013; Jackson & Fahrig 2015).

Neste estudo verificamos que o modelo contendo as características do corpo d'água, da paisagem e as variáveis espaciais é o que mostrou o melhor potencial explicativo na variação da diversidade funcional. Contudo, dentro do modelo apenas as áreas utilizadas como pastagem na escala da paisagem influenciam a diversidade funcional. Apesar de outros estudos denotarem a importância da estrutura do corpo d'água neste parâmetro da

comunidade, como por exemplo a profundidade (Queiroz 2015) e a cobertura de dossel (Lescano *et al.* 2018), muitos autores também encontraram características da paisagem influenciando os valores de diversidade funcional, como a presença manchas de vegetação, área dos corpos d'água (Ribeiro *et al.* 2017) e monoculturas (Pereyra *et al.* 2018). Observamos que na paisagem rural da região extremo oeste do Paraná as áreas de pastagem influenciam negativamente a diversidade funcional. Áreas de pastagem são compostas em sua maioria por gramíneas, apresentando pouca ou nenhuma estratificação vertical, o que implica em alta incidência de radiação solar, baixa umidade e ausência de áreas de abrigo para muitas espécies de anuros, além da constante alteração da vegetação e das condições do solo pela presença do gado. Por essas características as áreas de pastagem podem dificultar a dispersão dos anfíbios adultos entre as comunidades locais (Rothermel & Semlitsch 2002; Cosentino *et al.* 2011) e alterar as dinâmicas de deposição de matéria orgânica e disponibilidade de micro-habitats onde as larvas se desenvolvem, tanto pelo forrageamento quanto pela deposição de fezes promovidos pelo gado (Burton *et al.* 2009; Schmutzer *et al.* 2008). Esta intensificação no uso do solo e a consequente redução na diversidade funcional pode levar a uma simplificação dos processos ecossistêmicos, alterando processos básicos como a predação e a ciclagem de nutrientes e as funções ecossistêmicas providas pelos anuros (Colon-Gaud *et al.* 2010; Díaz-García *et al.* 2017), como por exemplo o controle de pragas agrícolas. Até onde sabemos, este é o primeiro estudo a relatar o efeito negativo das áreas de pastagem na diversidade funcional de anuros.

Na literatura o efeito de fatores espaciais isoladamente e também a ausência de efeitos ambientais e espaciais são comumente relacionados a processos estocásticos (Cottenie 2005; Vellend *et al.* 2014). A estocasticidade também pode estar relacionada a variáveis não mensuradas, que poderiam ajudar a explicar os resíduos dos modelos de distribuição espacial da riqueza e da composição. Contudo, avaliamos as principais variáveis apontadas como importantes para as comunidades de anuros em escala local e da paisagem (*e.g.*, Prado & Rossa-Feres 2014; Provete *et al.* 2014; Almeida *et al.* 2015; Suárez *et al.* 2016). Essas evidências sugerem que a estocasticidade poderia ser a principal força motriz da variação na dinâmica da metacomunidade. Por outro lado, temos evidências de processos baseados no nicho estruturando a diversidade funcional da metacomunidade, atuando como um filtro restringindo a diversidade funcional em áreas pastagens. De maneira geral, nossos resultados mostram que a metacomunidade de anuros em áreas fortemente antropizadas pelas atividades agrícolas podem ser reguladas por processos estocásticos (*e.g.* para a riqueza e composição) e também por processos baseados no

nicho (e.g., diversidade funcional) dependendo da faceta da estrutura da metacomunidade a ser analisada.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho buscamos compreender de que maneira as alterações no uso dos solos influenciam as comunidades de anuros em estágio larval inseridas em uma área altamente modificada para uso agrícola. Com base na literatura e nos resultados obtidos observamos que a estruturação das metacomunidades de anuros aqui analisadas são bastante variáveis (e.g., Prado & Rossa-Feres 2014; Provete *et al.* 2014; Almeida *et al.* 2015).

Diferentemente do que esperávamos, dois parâmetros da estrutura da metacomunidade, riqueza e composição, não responderam às alterações da paisagem. A riqueza de espécies apresentou forte estruturação espacial enquanto a composição parece estar organizada de modo estocástico. A diversidade funcional foi o único parâmetro influenciado pelas variáveis na escala da paisagem, onde as comunidades locais inseridas em matrizes com mais áreas de pasto apresentam menor diversidade funcional. Quanto maior a simplificação da paisagem, pelo aumento das áreas de pastagem, menor é a variação morfológica dos girinos. Deste modo, podemos inferir que as áreas pastagem ao simplificar a diversidade funcional dos girinos parece estar atuando como um filtro ambiental.

Estudos, com diferentes grupos e ambientes, tendem a mostrar que a diversidade funcional possui relações diretas com as funções ecossistêmicas (Tilman *et al.* 1997; Diaz & Cabido 2001; Pearson 2001). Apesar da necessidade de mais estudos acerca das relações entre as funções ecossistêmicas e os valores de diversidade funcional, é razoável esperar que uma comunidade mais diversa, em termos funcionais, tenderá a performar mais funções ecossistêmicas. Dentre as inúmeras funções performadas pelas comunidades de anuros, podemos citar o controle de pragas agrícolas, o que é de interesse direto dos produtores rurais. Com a variação na diversidade funcional estando negativamente associada às áreas de pastagem, podemos esperar que ações humanas que aumentem a diversidade dos usos de solo na paisagem possam subsidiar ou manter maior diversidade nas funções ecossistêmicas, em detrimento de paisagens homogêneas, e nesse contexto, com maiores áreas de pastagem.

Os achados apresentados neste trabalho levam a duas questões que podem refinar nosso entendimento acerca dos mecanismos ecológicos que ocorrem nesta região: como se comportam as mesmas comunidades quando analisadas a partir do estágio reprodutivo? Já que são os adultos que possuem maior capacidade de dispersão e acabam interagindo diretamente com a paisagem no entorno dos habitats. Como se dão as respostas de cada

espécie, quando analisadas ao nível populacional, aos gradientes observados neste contexto rural.

7 REFERÊNCIAS

- ALFORD, Ross A. Ecology: Resource use, Competition, and Predation. In: MCDIARMID, Roy W.; ALTIG, Ronald. **Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1999. p. 240-278.
- ALMEIDA, Alexandre Pinheiro de; RODRIGUES, Domingos de Jesus; GAREY, Michel Varajão. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche-based and neutral processes. **Hydrobiologia**, v. 745, n. 1, p. 123-135, 2015.
- ALMEIDA-GOMES, Mauricio; ROCHA, Carlos Frederico D. Landscape connectivity may explain anuran species distribution in an Atlantic forest fragmented area. **Landscape Ecology**, v. 29, n. 1, p. 29-40, 2014.
- ALTIG, Ronald; JOHNSTON, Gail F. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. **Herpetological monographs**, p. 81-109, 1989.
- ALVARES, Clayton Alcarde; STAPE, José Luiz; SENTELHAS, Paulo Cesar; GONÇALVES, José Leonardo de Moraes; SPAROVEK, Gerd. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- BAUMAN, David; DROUET, Thomas; FORTIN, Marie-Josée & DRAY, Stéphane. Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. **Ecology**, v. 99, n. 10, p. 2159-2166, 2018.
- BECKER, C. Guilherme; FONSECA, Carlos R.; HADDAD, Célio F. B. Habitat split as a cause of local population declines of amphibians with aquatic larvae. **Conservation Biology**, v. 24, n. 1, p. 287-294, 2010.
- BÉLISLE, Marc. Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. **Ecology**, v. 86, n. 8, p. 1988-1995, 2005.
- BOCARD, Daniel; LEGENDRE, Pierre; DRAPEAU, Pierre. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 1045-1055, 1992.
- BURNHAM, Kenneth P.; ANDERSON, David R. **Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach**. 2a ed. New York: Springer-Verlag, New York, 2002.
- BURNHAM, Kenneth P.; ANDERSON, David R.; HUYVAERT, Kathryn P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 23-35, 2011.
- BURTON, Elizabeth C. et al. Differential responses of postmetamorphic amphibians to cattle grazing in wetlands. **The Journal of Wildlife Management**, v. 73, n. 2, p. 269-277, 2009.
- BUSKIRK, Josh Van; MCCOLLUM, S. Andy. Influence of tail shape on tadpole swimming performance. **Journal of Experimental Biology**, v. 203, n. 14, p. 2149-2158, 2000.

BUSKIRK, Josh Van. Permeability of the landscape matrix between amphibian breeding sites. **Ecology and evolution**, v. 2, n. 12, p. 3160-3167, 2012.

CADOTTE, Marc William. Dispersal and species diversity: a meta-analysis. **The American Naturalist**, v. 167, n. 6, p. 913-924, 2006.

CADOTTE, Marc William; TUCKER, Caroline M. Should environmental filtering be abandoned?. **Trends in ecology & evolution**, v. 32, n. 6, p. 429-437, 2017.

CHASE, Jonathan M. Community assembly: when should history matter?. **Oecologia**, v. 136, n. 4, p. 489-498, 2003.

CHASE, Jonathan M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 44, p. 17430-17434, 2007.

CHASE, Jonathan M.; KNIGHT, Tiffany M. Scale-dependent effect sizes of ecological drivers on biodiversity: why standardised sampling is not enough. **Ecology letters**, v. 16, p. 17-26, 2013.

COLLINS, Sara J.; FAHRIG, Lenore. Responses of anurans to composition and configuration of agricultural landscapes. **Agriculture, ecosystems & environment**, v. 239, p. 399-409, 2017.

COLÓN-GAUD, Checo; WHILES, M. R.; BRENES, R.; KILHAM, S. S.; LIPS, K. R.; PRINGLE, C. M.; CONNELLY, S.; PETERSON, S. D. Potential functional redundancy and resource facilitation between tadpoles and insect grazers in tropical headwater streams. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 10, p. 2077-2088, 2010.

COSENTINO, Bradley J.; SCHOOLEY, Robert L.; PHILLIPS, Christopher A. Connectivity of agroecosystems: dispersal costs can vary among crops. **Landscape ecology**, v. 26, n. 3, p. 371-379, 2011.

COTTENIE, Karl. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology letters**, v. 8, n. 11, p. 1175-1182, 2005.

CZECH, Brian; KRAUSMAN, Paul R.; DEVERS, Patrick K. Economic associations among causes of species endangerment in the United States: associations among causes of species endangerment in the United States reflect the integration of economic sectors, supporting the theory and evidence that economic growth proceeds at the competitive exclusion of nonhuman species in the aggregate. **BioScience**, v. 50, n. 7, p. 593-601, 2000.

DELATORRE, Milena; CUNHA, Nicolay; RAIZER, Josué; FERREIRA, Vanda Lúcia. Evidence of stochasticity driving anuran metacommunity structure in the Pantanal wetlands. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 11, p. 2197-2207, 2015.

DÍAZ-GARCÍA, Juan M.; PINEDA, Eduardo; LÓPEZ-BARRERA, Fabiola; MORENO, Claudia E. Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. **Biodiversity and conservation**, v. 26, n. 11, p. 2569-2589, 2017.

DIAZ, Sandra; CABIDO, Marcelo. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in ecology & evolution**, v. 16, n. 11, p. 646-655, 2001.

DINIZ-FILHO, José Alexandre Felizola; BINI, Luis Mauricio; HAWKINS, Bradford A. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. **Global ecology and Biogeography**, v. 12, n. 1, p. 53-64, 2003.

DRAY, Stéphane; LEGENDRE, Pierre; PERES-NETO, Pedro R. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. **Ecological Monographs**, v. 82, n. 3, p. 257-275, 2012.

ELLIS, Erle C.; GOLDEWIJK, Kees Klein; SIEBERT, Stefan; LIGHTMAN, Deborah; RAMANKUTTY, Navin. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global ecology and biogeography*, v. 19, n. 5, p. 589-606, 2010.

ERNST, R.; LINSENMAYER, K. E.; THOMAS, R.; RÖDEL, M. O. Amphibian communities in disturbed forests: lessons from the Neo- and Afrotropics. In: TSCHARNTKE, T.; LEUSCHNER, C.; ZELLER, M.; GUHARDJA, E.; BIDIN, A **The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation**. Berlin: Springer Verlag, 2007. p. 61-87.

FAABORG, John; BRITTINGHAM, Margaret; DONOVAN, Therese; BLAKE, John. Habitat fragmentation in the temperate zone: a perspective for managers. In: FINCH, Deborah M.; STANGEL, Peter W. (eds.). **Status and management of neotropical migratory birds**. Fort Collins: Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, US Dept. of Agriculture, 1993, p. 331-338.

FAHRIG, Lenore. Ecological responses to habitat fragmentation per se. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 1-23, 2017.

FAHRIG, Lenore. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual review of ecology, evolution, and systematics**, v. 34, n. 1, p. 487-515, 2003.

FERRANTE, Lucas; BACCARO, Fabricio B.; FERREIRA, Eric Batista; SAMPAIO, Maria Fernanda de Oliveira; SANTOS, Thays; JUSTINO, Rodrigo Cesário & ANGULO, Ariadne. The matrix effect: how agricultural matrices shape forest fragment structure and amphibian composition. **Journal of biogeography**, v. 44, n. 8, p. 1911-1922, 2017.

FRAZER, Gordon W.; CANHAM, C. D.; LERTZMAN, K. P. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. **Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York**, v. 36, 1999.

FSOSMA & INPE. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2015-2016. **São Paulo, Brasil. Fundação SOS Mata Atlântica. Instituto Nacional das Pesquisas Espaciais**, 2017.

GASCON, Claude; LOVEJOY, Thomas E.; BIERREGAARD, Richard O.; MALCOLM, Jay R.; STOUFFER, Phillip C.; VASCONCELOS, Heraldo L.; LAURANCE, William F.; ZIMMERMAN, Barbara; TOCHER, Mandy; BORGES, Sérgio. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. **Biological conservation**, v. 91, n. 2-3, p. 223-229,

1999.

GOBEIL, Jean-François; VILLARD, Marc-André. Permeability of three boreal forest landscape types to bird movements as determined from experimental translocations. **Oikos**, v. 98, n. 3, p. 447-458, 2002.

GÓMEZ, Ángela María Cortés; PINILLA, Ramírez; CARDONA, Nicolás Urbina. Protocolo para la medición de rasgos funcionales em anfibios. In: NEGRET, Beatriz Eugenia Salgado. **La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones**. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2016. p. 126-179.

GOSNER, Kenneth L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, v. 16, n. 3, p. 183-190, 1960.

HAMER, Andrew J.; PARRIS, Kirsten M. Local and landscape determinants of amphibian communities in urban ponds. **Ecological Applications**, v. 21, n. 2, p. 378-390, 2011.

HARRIS, Reid N. The Anuran Tadpole: Evolution and Maintenance. In: MCDIARMID, Roy W.; ALTIG, Ronald. **Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 1999. p. 279-294.

HARTEL, Tibo; SCHWEIGER, Oliver; OLLERER, Kinga; COGALNICEANU, Dan; ARNTZEN, Jan W. Amphibian distribution in a traditionally managed rural landscape of Eastern Europe: probing the effect of landscape composition. **Biological Conservation**, v. 143, n. 5, p. 1118-1124, 2010.

HEINO, Jani; MELO, Adriano S.; SIQUEIRA, Tadeu; SOININEN, Janne; VALANKO, Sebastian & BINI, Luis Mauricio. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 845-869, 2015.

HOLLAND, Jeffrey D.; BERT, Daniel G.; FAHRIG, Lenore. Determining the spatial scale of species' response to habitat. **Bioscience**, v. 54, n. 3, p. 227-233, 2004.

JACKSON, Heather Bird; FAHRIG, Lenore. Are ecologists conducting research at the optimal scale?. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 1, p. 52-63, 2015.

JELIAZKOV, Alienor; CHIRON, François; GARNIER, Josette; BESNARD, Aurélien; SILVESTRE, Marie & JIGUET, Frédéric. Level-dependence of the relationships between amphibian biodiversity and environment in pond systems within an intensive agricultural landscape. **Hydrobiologia**, v. 723, n. 1, p. 7-23, 2014.

LALIBERTÉ, Etienne; LEGENDRE, Pierre. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299-305, 2010.

LANDEIRO, Victor L.; MAGNUSSON, William E.; MELO, Adriano S.; ESPÍRITO-SANTO, Helder M. V. & BINI, Luis M. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and overland distances produce different results?. **Freshwater Biology**, v. 56, n. 6, p. 1184-1192, 2011.

LEGENDRE, Pierre; GALLAGHER, Eugene D. Ecologically meaningful transformations for

ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 271-280, 2001.

LEGENDRE, Pierre; LEGENDRE, Louis. **Numerical Ecology**. 3^a ed. Amsterdam: Elsevier, 2012.

LEGENDRE, Pierre. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. **Ecology**, v. 74, n. 6, p. 1659-1673, 1993.

LEIBOLD, Mathew A.; CHASE, Jonathan M. **Metacommunity ecology**. New Jersey: Princeton University Press, 2018.

LEIBOLD, Mathew A.; HOLOYAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPERS, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. **Ecology letters**, v. 7, n. 7, p. 601-613, 2004.

LEIVAS, Peterson Trevisa; CALIXTO, Pedro de Oliveira; HIERT, Cristiane; GAREY, Michel Varajão. Anuranfauna in anthropogenic areas and remnants of Semideciduous Forest in western Paraná, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 11, p. 543-551, 2018.

LESCANO, Julián N.; MILOCH, Daniela; LEYNAUD, Gerardo C. Functional traits reveal environmental constraints on amphibian community assembly in a subtropical dry forest. **Austral ecology**, v. 43, n. 6, p. 623-634, 2018.

MAZEROLLE, Marc J.; DESROCHERS, André; ROCHEFORT, Line. Landscape characteristics influence pond occupancy by frogs after accounting for detectability. **Ecological Applications**, v. 15, n. 3, p. 824-834, 2005.

MCGILL, Brian J.; DORNELAS, Maria; GOTELLI, Nicholas J.; MAGURRAN, Anne E. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. **Trends in ecology & evolution**, v. 30, n. 2, p. 104-113, 2015.

MCKINNEY, Michael L. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. **Urban ecosystems**, v. 11, n. 2, p. 161-176, 2008.

MORELLATO, L. Patrícia C.; HADDAD, Célio F. B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 786-792, 2000.

OVASKAINEN, Otso; HANSKI, Ilkka. How much does an individual habitat fragment contribute to metapopulation dynamics and persistence?. **Theoretical population biology**, v. 64, n. 4, p. 481-495, 2003.

PARRIS, Kirsten M. Urban amphibian assemblages as metacommunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 3, p. 757-764, 2006.

PEARSON, T. H. Functional group ecology in the softsediment marine benthos: the role of bioturbation. **Oceanography and Marine Biology: an Annual Review**. v. 39, p. 233-267, 2001.

PELINSON, Rodolfo M.; GAREY, Michel V.; ROSSA-FERES, Denise C. Effects of grazing management and cattle on aquatic habitat use by the anuran *Pseudopaludicola mystacalis* in agro-savannah landscapes. **PloS one**, v. 11, n. 9, p. e0163094, 2016.

- PEREYRA, Laura C.; AKMENTINS, Mauricio S.; VAIRA, Marcos; MORENO, Claudia E. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. **Animal conservation**, v. 21, n. 5, p. 396-404, 2018.
- PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology letters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.
- PRADO, Vitor H. M.; ROSSA-FERES, Denise de Cerqueira. Multiple determinants of anuran richness and occurrence in an agricultural region in south-eastern Brazil. **Environmental management**, v. 53, n. 4, p. 823-837, 2014.
- PREVEDELLO, Jayme Augusto; VIEIRA, Marcus Vinícius. Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 5, p. 1205-1223, 2010.
- PROVETE, Diogo Borges; GONÇALVES-SOUZA, Thiago; GAREY, Michel Varajão. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia**, v. 734, n. 1, p. 69-79, 2014.
- QUANTUM, G.I.S. Development Team. 2015. Quantum GIS Geographic Information System. V. 2.18. Open Source Geospatial Foundation Project. 2017.
- QUEIROZ, Cássia de Souza; SILVA, Fernando Rodrigues da; ROSSA-FERES, Denise de Cerqueira. The relationship between pond habitat depth and functional tadpole diversity in an agricultural landscape. **Royal Society open science**, v. 2, n. 7, p. 150165, 2015.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing, version 3.3. 1. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2016. 2019.
- RIBEIRO, Joana; COLLI, Guarino Rinaldi; BATISTA, Rafael Oliveira; SOARES, Amadeu. Landscape and local correlates with anuran taxonomic, functional and phylogenetic diversity in rice crops. **Landscape ecology**, v. 32, n. 8, p. 1599-1612, 2017.
- RIBEIRO, Milton Cezar; METZGER, Jean Paul; MASTENSEN, Alexandre Camargo; PONZONI, Flávio Jorge, HIROTA, Márcia Makiko. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.
- ROSEIRA, Antonio Marcos. **Foz do Iguaçu: cidade rede sul-americana**. 2006. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- ROTHERMEL, Betsie B.; SEMLITSCH, Raymond D. An experimental investigation of landscape resistance of forest versus old-field habitats to emigrating juvenile amphibians. **Conservation biology**, v. 16, n. 5, p. 1324-1332, 2002.
- SCHMUTZER, A. Chandler; GRAY, Matthew J.; BURTON, Elizabeth C.; MILLER, Debra L. Impacts of cattle on amphibian larvae and the aquatic environment. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 12, p. 2613-2625, 2008.
- SHAFFER, H. Bradley; ALFORD, Ross A.; WOODWARD, Bruce D.; RICHARDS, S. F.; ALTIG, R. G. Muestreo cuantitativo de larvas de anfibios. In: HEYER, W. Ronald; DONNELLY, Maureen A.; MCDIARMID Roy W.; HAYEK, Lee-Anne C.; FOSTER, Mercedes

(eds). **Medición y monitoreo de la diversidad biológica: métodos estandarizados para anfibios**. Comodoro Rivadavia: Editorial Universidad de la Patagonia, 2001. p. 349.

SILVA, Fernando Rodrigues da; GIBBS, James P.; ROSSA-FERES, Denise de Cerqueira. Breeding habitat and landscape correlates of frog diversity and abundance in a tropical agricultural landscape. **Wetlands**, v. 31, n. 6, p. 1079-1087, 2011.

SILVA, Fernando Rodrigues da; OLIVEIRA, Thiago Alves Lopes de; GIBBS, James P.; ROSSA-FERES, Denise Cesqueira. An experimental assessment of landscape configuration effects on frog and toad abundance and diversity in tropical agro-savannah landscapes of southeastern Brazil. **Landscape Ecology**, v. 27, n. 1, p. 87-96, 2012.

SMITH, M. Alex; GREEN, David M. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations?. **Ecography**, v. 28, n. 1, p. 110-128, 2005.

STOLER, Aaron B.; RELYEA, Rick A. Living in the litter: the influence of tree leaf litter on wetland communities. **Oikos**, v. 120, n. 6, p. 862-872, 2011.

STRAUß, Axel; REEVE, Erik; RANDRIANIAINA, Roger-Daniel; VENCES, Miguel; GLOS, Julian. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. **BMC ecology**, v. 10, n. 1, p. 12, 2010.

SUÁREZ, Romina P; ZACCAGNINI, Maria E.; BABBITT, Kimberly J.; CALAMARI, Noela C.; NATALE, Guillermo S., CEREZO, Alexis; CODUGNELLO, Nadia; BOCA, Teresa; DAMONTE, Maria J.; VERA-CANDIOTI, Josefina; GAVIER-PIZARRO, Gregorio I. Anuran responses to spatial patterns of agricultural landscapes in Argentina. **Landscape ecology**, v. 31, n. 10, p. 2485-2505, 2016.

TAYLOR, Philip D.; FAHRIG, Lenore; HENEIN, K.; MERRIAM, G. Connectivity is a vital element of landscape structure. **Oikos**, p. 571-573, 1993.

THOMPSON, Patrick L.; RAYFIELD, Bronwyn; GONZALEZ, Andrew. Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. **Ecography**, v. 40, n. 1, p. 98-108, 2017.

TILMAN, David; KNOPS, Johannes; WEDIN, David; REICH, Peter; RITCHIE, Mark; SIEMANN, Evan. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300-1302, 1997.

TSCHARNTKE, Teja; KLEIN, Alexandra M.; KRUESS, Andreas; STEFFAN-DEWENTER, Ingolf; THIES, Carsten. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. **Ecology letters**, v. 8, n. 8, p. 857-874, 2005.

TURNER, Monica G. et al. **Landscape ecology in theory and practice**. New York: Springer, 2001.

UMETSU, Fabiana; PARDINI, Renata. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. **Landscape Ecology**, v. 22, n. 4, p. 517-530, 2007.

VELLEND, Mark. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly review of biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, 2010.

VELLEND, Mark; SRIVASTAVA, Diane S.; ANDERSON, Kathryn M., BROWN, Carissa D.; JANKOWSKI, Jill E.; KLEYNHANS, Elizabeth J.; KRAFT, Nathan J. B.; LETAW, Alatheia D.; MACDONALD, A. Andrew M.; MACLEAN, Janet E.; MYERS-SMITH, Isla H.; NORRIS, Andrea R.; XUE, Xinxin. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. **Oikos**, v. 123, n. 12, p. 1420-1430, 2014.

VIOLLE, Cyrille; NAVAS, Marie-Laure; VILE, Denis; KAZAKOU, Elena; FORTUNEL, Claire; HUMMEL, Irène; GARNIER, Eric. Let the concept of trait be functional!. **Oikos**, v. 116, n. 5, p. 882-892, 2007.

WILCOVE, David S.; MCLELLAN, Charles H.; DOBSON, Andrew P. Habitat fragmentation in the temperate zone. **Conservation biology**, v. 6, p. 237-256, 1986.

WELLS, Kentwood David. **The Ecology and Behaviour of Amphibians**. 1^a ed. Chicago: University of Chicago Press, 2007.

WERNER, Earl E.; SKELLY, David K.; RELYEA, Rick A.; YUREWICZ, Kerry. L. Amphibian species richness across environmental gradients. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1697-1712, 2007.

ZUUR, Alain F.; IENO, Elena N.; ELPHICK, Chris S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. **Methods in ecology and evolution**, v. 1, n. 1, p. 3-14, 2010.