UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLOGICAS - ICB

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA – PPGDB

INFLUÊNCIA DE FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E COMPOSIÇÃO DE GIRINOS EM ASSEMBLÉIAS DE POÇAS EM UMA FLORSTA DE TERRA FIRME NA AMAZONIA CENTRAL

ALEXANDRE PINHEIRO DE ALMEIDA

MANAUS

UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLOGICAS - ICB

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM DIVERSIDADE BIOLÓGICA – PPGDB

Influência de fatores bióticos e abióticos na distribuição espacial e composição de girinos em assembléias de poças em uma Floresta de Terra firme na Amazônia Central

Aluno: Alexandre Pinheiro de Almeida

Orientador : Dr. Marcelo Menin

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica, Universidade Federal do Amazonas, como requisito para obtenção do título de mestre em Diversidade Biológica

Manaus

Ficha Catalográfica
(Catalogação realizada pela Biblioteca Central da UFAM)

A447i

Almeida, Alexandre Pinheiro de
Influência de fatores bióticos e abióticos na distribuição espacial e composição de girinos em assembléias de poças em uma floresta de terra firme na Amazônia Central / Alexandre Pinheiro de Almeida. - Manaus: UFAM, 2011.
41 f.; il. color.
Dissertação (Mestrado em Diversidade Biológica) — Universidade Federal do Amazonas, 2011.
Orientador: Prof. Dr. Marcelo Menin
1.Ecologia de girinos 2. Anfíbios 3. Predadores I. Menin, Marcelo II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

CDU 597.8:591.5(811.3)(043.3)

Sinopse:
Os padrões de distribuição das espécies de girinos foram estudados em uma área de 24 km2 de floresta de terra firme na Amazônia Central. Foram realizadas amostragens diurnas em 20 parcelas ripárias. Foram determinadas a composição e distribuição das espécies de girinos nas parcelas e poças durante uma estação chuvosa. Foi analisado o papel dos fatores bióticos e abióticos no processo de organização das espécies em assembléias de poças.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Marcelo Menin, pela orientação, apoio, dedicação e compreensão durante a execução deste trabalho.

Aos Drs. Eduardo Venticinque, Ronis Da Silveira, Ermelinda Oliveira, Jansen Zuanon, Flávia Costa e Cintia Cornelius pelas criticas e sugestões dadas ao projeto durante a avaliação e elaboração das versões iniciais desse trabalho.

Ao Dr. Jansen Zuanos pela identificação dos peixes.

Ao Dr. Domingos de Jesus Rodrigues, pela colaboração na elaboração do projeto, na análise dos dados, e compreensão destes resultados.

Ao Dr. Michel Garey pela ajuda com as análises de dados

A Coordenação do Programa de Pós Graduação em Diversidade Biológica pela oportunidade de realizar este estudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio financeiro ao projeto (processos 555268/2006-3, 558318/2009-6 concedidos ao Dr. Marcelo Menin).

Ao Marco Mendonça pelo suporte logístico nas instalações da Fazenda Experimental da UFAM

Ao Programa de Pesquisas em Biodiversidade (PPBio) pela logística e apoio financeiro para infra-estrutura da grade da Fazenda UFAM.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado.

Aos colegas do curso de Pós Graduação, pela amizade e discussões em todo o período do curso.

A minha família por todo o apoio, confiança e dedicação na minha formação.

A Dissertação apresentada segue as normas do periódico *Hydrobiologia* no qual foi publicada como "*Tadpole richness in riparian zones is determined by niched-based and neutral process. (Almeida et. al., 2015)" :* DOI 10.1007/s10750-014-2099-7

SUMÁRIO

Lista de Tabelas iv

Lista de Figuras..... v

RESUMO 6

ABSTRACT 7

INTRODUÇÃO 9

MATERIAL E MÉTODOS..... 13

Área de Estudo 13

Coleta de girinos e predadores 14

Variáveis Ambientais 17

Análise de Dados..... 18

RESULTADOS 22

Variáveis espaciais das parcelas..... 22

Composição de espécies da assembléia de girinos e predadores 22

Partição de variância na riqueza de espécies entre variáveis espaciais e ambientais.. 23

Efeito de variáveis ambientais na riqueza de espécies de girinos 24

DISCUSSÃO 26

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... 32

Lista de Tabelas

Tabela 1. Número de parcelas onde foi registrada cada uma das espécies e número de indivíduos coletados em cada uma das três amostragens realizadas na FEX – UFAM, Manaus, Brasil.

Tabela2. Os seis modelos mais parcimoniosos a priori, utilizados para examinar a relação entre a riqueza observada e estimada de espécies de girinos e as variáveis bióticas e abióticas em 20 parcelas riparias em uma área de Terra Firme na Amazônia Central, Brasil.

Lista de Figuras

Figura 1. Localização da grade de trilhas da Fazenda Experimental da UFAM que conta com quatro trilhas de 8 km no sentido Leste-Oeste e nove trilhas de 3 km no sentido Norte-Sul, contendo 20 parcelas ripárias

Figura 2. Relação entre a riqueza de girinos observada (A e B) e estimada (C e D) por parcela com as variáveis número de poças e largura do baixio na FEX-UFAM, Manaus, Brasil (Figura retirada de Almeida et al. (2015) referente à esta dissertação).

RESUMO

No presente estudo avaliamos o efeito de fatores espaciais e ambientais na estrutura da assembléia de girinos em uma área da Amazônia Central testando as seguintes hipóteses: (1) fatores ambientais são mais importantes que fatores espaciais na distribuição da riqueza de girinos; e (2) variáveis abióticas (estrutura do habitat) são mais importantes que variáveis bióticas (predação) na distribuição da riqueza de espécies de girinos. Girinos foram coletados em 20 parcelas ripárias entre os meses de fevereiro a junho de 2010. Os componentes espaciais e ambientais explicaram a maior parte da variação encontrada para a riqueza observada e estimada de girinos respectivamente. Entre todos os modelos ajustados, o melhor modelo que explicou a distribuição da riqueza de espécies é o que contem apenas a variável Número de poças. Nossos resultados mostram que a riqueza de espécies de girinos em poças de áreas ripárias é influenciada por processos baseados em nicho e pode ser explicada por fatores locais relacionados à estrutura do habita. No presente estudo a densidade de predadores não se apresentou como um fator biótico importante, diferente do que foi encontrado em outros estudos realizados em regiões tropicais. No entanto, processos neutros também são importantes, uma vez que a variação espacial pôde explicar a distribuição espacial da riqueza de espécies, possivelmente como resultado da limitação da dispersão das espécies. Portanto, nossos resultados contribuem para o entendimento dos fatores locais e da paisagem que influenciam a diversidade de espécies de anfíbios em florestas tropicais.

ABSTRACT

In this study, we evaluate the effects of spatial and environmental factors on the structure of tadpole assemblages in Central Amazonia testing the following hypotheses: (1) environmental factors are more important than spatial ones in tadpole richness distribution and (2) habitat structure variables are more important than biotic variables in tadpole richness distribution. Tadpoles were sampled at 20 riparian plots between February and June 2010. Spatial and environmental components explained the major part of the variation in observed and estimated tadpole richness, respectively. Among all fitted models, the best model that explains species richness distribution is the one that contains only the number of ponds. Our results showed that tadpole richness in streamside ponds is influenced by niche-based processes and can be explained by local factors related to habitat structure. Predator density was not an important biotic factor in our study, contradicting the results found by other studies conducted in tropical areas. However, neutral processes are also important because spatial variation can explain the spatial distribution of species richness, probably as a result of dispersal limitation. Therefore, our results contribute to understanding of the local and landscape features which influence the amphibian species diversity in a tropical forest.

INTRODUÇÃO

Fatores ambientais, interações entre as espécies, processos históricos e estocásticos podem influenciar em escala local a riqueza e composição de espécies (Morin, 1999; Ricklefs & Lovette, 1999; Hubbell, 2001). Estudos desenvolvidos em mesoescala em áreas tropicais como as floretas da Amazônia Central têm mostrado forte efeito de fatores como topografia, gradientes edáficos, número de poças e tamanho das áreas ripárias na estrutura de assembléias em diferentes grupos taxonômicos (Costa et al., 2005; Pazin et al., 2006; Menin et al., 2007, 2011; Drucker et al., 2008; Rojas-Ahumada et al., 2012).

Os anfíbios possuem características que os tornam organismos bastante vulneráveis a variações no ambiente, pois a maioria das espécies está exposta a habitats terrestres e aquáticos em diferentes fases de seus ciclos de vida (Duellman & Trueb, 1994). Além disso, esses organismos têm baixa capacidade de dispersão, possuindo assim uma alta fidelidade ambiental em resposta a sua fisiologia e comportamento (Duellman & Trueb, 1994; ver Smith & Green, 2005).

Igarapés e poças correspondem a importantes habitats para reprodução de anuros em zonas tropicais ((Zimmerman & Bierregaard, 1986; Eterovick & Barata, 2006; Rodrigues et al., 2010), com espécies que possuem modos reprodutivos associados tanta o corpos d'água lênticos quanto lóticos e que dependem da presença desses corpos d'água nas áreas ripárias (Menin et al., 2011; Rojas-Ahumada et al., 2012). Considerando que a maioria das espécies de anuros da Amazonia Central tem reprodução dependente de ambientes aquáticos (Lima et al., 2012), a escolha de locais para oviposição pelos adultos (e. g. Evans et al., 1996) influencia a distribuição dos girinos no habitat. Além disso, a permanência e sobrevivência dos girinos nesses

ambientes, selecionados pelos adultos, pode também ser influenciada por interações inter e intra-específicas (e. g. predação e competição; Hero et al., 1998, 2001; Barnett & Richardson, 2002), assim como pela qualidade e estrutura dos corpos d'água (e.g. condições favoráveis ao desenvolvimento de girinos; Evans et al., 1996; Alford, 1999; Klaver et al., 2013). Contudo, análises de prevalência desses fatores e seus efeitos nos padrões de riqueza de espécies em comunidades aquáticas de regiões tropicais permanecem escassas.

Girinos são predados por uma grande variedade de espécies de vertebrados e invertebrados, representando uma importante fonte de alimento (e.g. Azavedo-Ramos et. al., 1992), criando assim, ciclos sincronizados entre as abundâncias de girinos e predadores (Bertoluci et al., 2013).

Predadores podem influenciar a estrutura da comunidade de girinos de duas formas diferentes. A predação pode reduzir a competição entre girinos (Heyer, 1976), influenciando positivamente a riqueza de espécies (Both et al., 2009, 2011) e determinando a composição de espécies (Hero et al., 1998), ou predadores podem reduzir a riqueza de anfíbios, no entanto nem todas as espécies são afetadas da mesma forma (Hecnar & M'Closkey, 1997). Além disso, poças de grande porte e próximas a igarapés abrigam grandes densidades de peixes (Pazin et al., 2006), enquanto poças de menor porte e distantes do igarapé abrigam uma grande densidade de invertebrados aquáticos (Hecnar & M'Closkey, 1997), causando alterações na composição (Gascon, 1992; Azevedo-Ramos et al., 1999; Hero et al., 2001) e riqueza de espécies de girinos. Desse modo, a influencia dos predadores na riqueza de girinos permanece incerta em ambientes tropicais: seus efeitos sob as assembléias de girinos provavelmente difere dos padrões encontrados em ambientes temperados.

Em estudos de ecologia de comunidades, a relação positiva entre diversidade de espécies e heterogeneidade do ambiente é um padrão recorrente; esse tipo de relação pode ser observada para diferente s táxons incluindo anfíbios (ver Tews et al., 2004). Devido as dificuldades na caracterização da heterogeneidade ambiental, muitos estudos tem utilizado diferentes variáveis da estrutura do ambiente como um proxy dessa heterogeneidade (e. g. Both et al., 2011). Nesse sentido, características estruturais de ambientes aquáticos como, propriedades químicas da água (Rome et al., 1992), hidroperíodo, profundidade e tamanho de corpos d'água (Rossa - Feres & Jim, 1996; Eterovick & Fernandes, 2002; Peltzer & Lajmanovich, 2004; Strauß et al., 2010; Both et al., 2011), abertura de dossel (Halverson et al., 2003), e disponibilidade de poças (Rodrigues et al., 2010) tem sido apontadas como fatores determinantes na estruturação de assembléias de girinos.

A qualidade da água aparece como um fator limitante para os organismos aquáticos, uma vez que condições extremas nas características físico-químicas da água, como pH muito alto ou muito baixo, afeta a sobrevivências desses organismos (Rome et al., 1992; Moore & Townsend, 1998). A concentração de oxigênio dissolvido na água também possui uma forte influência no comportamento e taxa de sobrevivência dos girinos, tornando-os mais suscetíveis à predação em condições de baixa concentração (Moore & Townsend, 1998).

Características estruturais dos corpos d'água, como área da poça (Azevedo-Ramos et al., 1999; Peltzer & Lajmanovich, 2004; Urban, 2004) e hidroperíodo (Azevedo-Ramos et al., 1999; Both et al., 2011) exercem influência na riqueza e composição de espécies. Poças de grande tamanho podem suportar um maior número de espécies (Rodrigue, dados não publicados) e podem estocar água por períodos mais longos, dessa forma esse grande número de espécies pode estar relacionado a um efeito

espécies – área (Pazin et al., 2006). Poças com grandes profundidades tendem a apresentar um hidroperíodo mais longo, permitindo o desenvolvimento completo de girinos (Azevedo-Ramos et al., 1999; Both et al., 2009, 2011). Em contrapartida, poças mais rasas são efêmeras, mas são ocupadas por um grupo especifico de espécies com estágios larvais mais curtos (Peltzer & Lajmanovch, 2004; Both et al., 2009, 2011).

Muitos dos estudos citados são realizados em uma escala espacial pequena, utilizando um pequeno número de corpos d'água. Estudos utilizando uma escala espacial maior (e.g. Rodrigues et al., 2010) são mais recentes e tem permitido analisar e determinar a influência de gradientes ambientais nos padrões de distribuição das espécies. A escolha de áreas prioritárias para a conservação é baseada em estudos de meso ou larga escala e em padrões de riqueza e endemismo das espécies (Kerr, 1997), porém estes não consideram os efeitos dos gradientes ambientais nesses padrões. O conhecimento dos fatores e de seus efeitos em uma escala espacial maior podem ser utilizados para desenvolver melhores estratégias de conservação para as espécies de anuros da Amazônia.

No presente estudo duas questões são levantadas para avaliar os efeitos de fatores espaciais e ambientais na estrutura das assembléias de girinos em uma meso-escala espacial em uma área de terra-firme na Amazônia Central: (1) Fatores ambientais (variáveis bióticas e abióticas) são mais importantes que fatores espaciais na distribuição da riqueza de girinos? Para isso partimos da premissa que os fatores ambientais terão maior influência, tendo em vista a escala espacial utilizada no presente estudo. Em escalas espaciais menores, a dispersão tendo a não ser um fator limitante da distribuição das espécies (e.g. Smith & Green, 2005), favorecendo assim a seleção de habitats pelas espécies como fator determinante. (2) A estrutura dos habitats é mais importante que as variáveis bióticas na distribuição da riqueza das espécies? De acordo

com estudos anteriores para assembléias de girinos em regiões tropicais (e.g. Hero et al., 2001; Both et al., 2011), prevemos que a abundância de predadores possui maior influência que a estrutura do habitat nos padrões de riqueza das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O estudo foi realizado na Fazenda Experimental da Universidade Federal do Amazonas – FEX-UFAM (02º 37' 17.1'' e 02º 39' 41.4''S, 60º 03' 29.1'' e 60º 07' 57.5''W). A Fazenda está localizada no km 38 da rodovia BR-174 e faz limite ao sul com uma área gerenciada pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) e ao norte com a Estação Experimental de Fruticultura Tropical (EEFT) e Estação Experimental de Silvicultura Tropical (EEST), ambas pertencentes ao INPA. A Fazenda Experimental da UFAM é um dos mais recentes sítios de coleta do Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBio, no qual foi instalado uma grade de trilhas que cobre uma área de 24 $km^{2,}$ sendo 59 km de trilhas, que correspondem a quatro trilhas de oito quilômetros no sentido Leste-Oeste, e nove trilhas de três quilômetros no sentido Norte-Sul (Figura. 1).

A FEX- UFAM cobre uma área de 3.000 ha (3 x 10 km) e características como vegetação, topografia e clima da localidade ainda não são descritas formalmente, no entanto a região faz parte de uma grande extensão de floresta. A floresta da região é classificada como floresta tropical úmida de terra-firme, com dossel bastante fechado e sub-bosque com pouca luminosidade, caracterizado pela abundância de palmeiras acaules como *Astrocaryum* spp. e *Attalea* spp. (Guillaumet & Kahn, 1982). A altura média das árvores está compreendida entre 35 e 40 m, com árvores emergentes que

atingem 50 m (Ribeiro *et al.*, 1999). A área apresenta um relevo bastante acidentado (altitude variando de 42 – 130m acima do nível do mar), apresentando grandes áreas de charco, e vertentes inclinadas (0,6° - 26,1° de inclinação). A região também abriga igarapés de grande porte, que inundam grandes áreas em resposta às inundações dos grandes rios que esses irrigam, além disso, encontram-se igarapés de cabeceira, que são caracterizados como igarapés de 1ª e 2ª ordem, que tem seu pulso de inundação influenciado pelas chuvas diárias, inundando pequenas áreas. Poças temporárias se formam nessas áreas inundáveis ao longo das margens desses igarapés, podendo reter água por poucos dias ou até mesmo por longos períodos (Pazin, et al., 2006), sujeitas a inundações irregulares pelos igarapés durante períodos de chuva muito intensa (Rodrigues et al., 2010).

O clima da região é caracterizado como Am de acordo com sistema Kopper-Geiger (tropical chuvoso sem estação seca) precipitação anual de 2.362mm (Marques-Filho et al., 1981) durante as estações chuvosas e precipitação acima de 100mm durante as estações mais secas (Peel et al., 2007). A variação na temperatura do ar é muito baixa ao longo dos meses, variando entre 24,6°C – 26,9°C (Araújo et al., 2002). A estação chuvosa ocorre geralmente no período de novembro a maio e estação de seca entre junho e outubro (Marques Filho *et al.*, 1981; Araújo et al., 2002).

Coleta de Girinos e Predadores

Foram realizadas três amostragens diurnas durante a estação chuvosa (fevereiro-março, abril-maio e junho de 2010). Os dados foram coletados em 20 parcelas ripárias, sendo que cada parcela corresponde a um trecho de 50 metros de comprimento ao longo da margem de igarapés de 1ª e 2ª ordem (Figura 1). A largura de cada parcela variou de acordo com largura de cada baixio onde essas estão inseridas (ver em "Resultados"),

que corresponde a área plana sujeita a inundação onde se formam as poças. As parcelas estão distribuídas a uma distância mínima de 500 m entre elas sobre grade de trilhas que corresponde ao sítio de coleta do PPBio instalado na área de estudo (Fig. 1).

Os girinos e seus predadores (sapos aquáticos, peixes e insetos aquáticos, especialmente das ordens Heteroptera (Belostomatidae), Coleoptera e Odonata) foram coletados nas poças localizadas dentro das parcelas com a utilização de puçá e de uma peneira no período diurno. Toda a extensão de cada poça foi amostrada através de uma varredura com duração de 20 a 40 minutos (Gascon, 1991; Shaffer *et al.*, 1994) incluindo o folhiço e o fundo do substrato onde esses se depositam, sendo que, se após 15 minutos de varredura nada fosse coletado, a amostragem era encerrada (Rodrigues et al., 2010). O folhiço foi removido para facilitar o encontro de girinos. Os indivíduos coletados, tanto girinos como predadores, foram acondicionados em bandejas distintas com água, para se ter uma maior acurácia sobre o número de indivíduos e espécies, além de diminuir o estresse de manipulação. Todo o folhiço e os indivíduos foram devolvidos à poça após cada coleta, com exceção de alguns exemplares de espécies cuja identificação não foi confiável. Os girinos coletados foram identificados com o uso da chave de identificação de Hero (1990) para a Amazônia Central. Peixes foram identificados por especialistas nesse grupo taxonômico (Jansen Zuanon – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA). Insetos aquáticos foram identificados de acordo com a chave de identificação de Triplehorn & Johnson (2011). Todo o material coletado foi depositado na Coleção Zoológica Paulo Bürhnheim da UFAM (CZPB – UFAM 84-110).

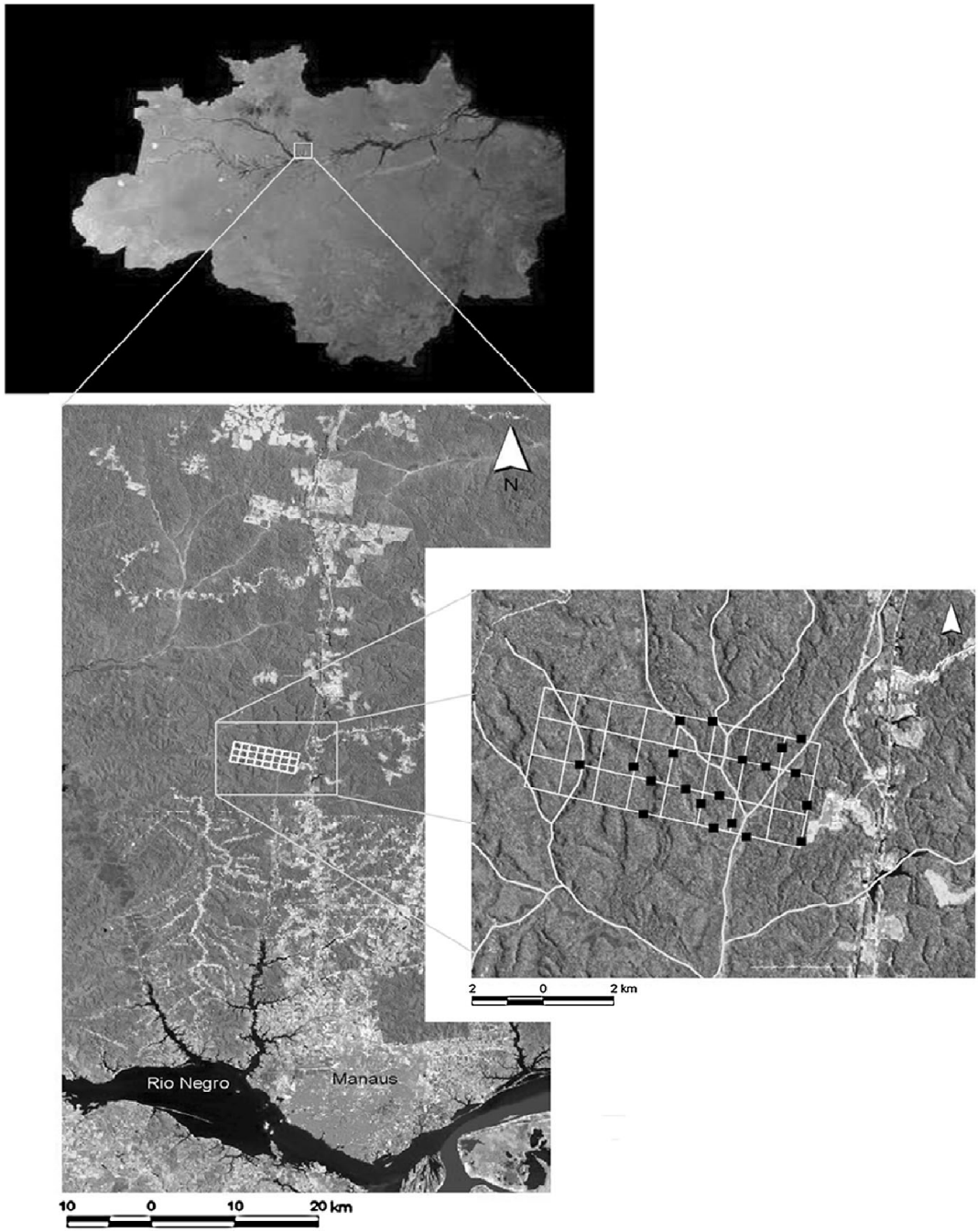

Figura 1. Localização da grade de trilhas da Fazenda Experimental da UFAM que conta com quatro trilhas de 8 km no sentido Leste-Oeste e nove trilhas de 3 km no sentido Norte-Sul, contendo 20 parcelas ripárias.

Variáveis Ambientais

Foram mensuradas as seguintes variáveis ambientais em cada uma das parcelas de amostragem: largura do baixio, largura do igarapé, distância de cada poça até o igarapé, área da poça, profundidade da poça e profundidade do folhiço no fundo da poça (medidas em cada amostragem realizada), abertura de dossel, e características físico-químicas da água (oxigênio dissolvido (mg/L), acidez (pH) e temperatura (Cº)). Todas as medidas realizadas seguiram as determinações de Mendonça et al. (2005) e Pazin et al. (2006).

A largura do baixio foi considerada como as áreas planas nas margens do igarapé e que estão sujeitas à inundação. As larguras médias do baixio foram determinadas através de quatro medidas equidistantes perpendiculares ao maior comprimento da parcela. A largura do igarapé foi medida em quatro pontos da parcela, sendo que o valor médio da largura foi utilizado nas análises.

O número de poças foi determinado através da contagem dos corpos d'água lênticos localizados nas margens da parcela em todas as amostragens, e a distância desses para o igarapé foi medida com uma trena.

A área da poça foi determinada através da sobreposição de uma rede de nylon com quadrantes de 10 cm entre nós opostos, totalizando 100 cm² de área. O número de quadrantes dentro dos limites da poça foi contado para determinar a sua área. As áreas das poças foram medidas em todas as visitas e a área média de cada poça foi usada nas análises.

A profundidade da poça, assim como a profundidade do folhiço no fundo desta, foram medidas com uma fita métrica com acurácia de 0,1 cm ao longo do maior comprimento das poças em quatro pontos eqüidistantes. A profundidade da água foi medida a partir da superfície da água até o início da camada de folhiço (Hero, 1991). A

profundidade do folhiço foi medida a partir do início da camada de folhiço até o início da camada de substrato (Pazin *et al*., 2006).

A abertura de dossel foi estimada usando-se um Esferodensiômetro Côncavo (Robert & Lemmom Forest Densiometer, model C) onde as parcelas foram divididas em quatro quadrantes e as medidas foram feitas no centro destes, direcionadas para os pontos cardeais.

Temperatura e o oxigênio dissolvido foram medidos por meio de um oxímetro portátil (Hanna modelo HI 9147) e o potencial hidrogeniônico por um phmetro portátil (Hanna modelo HI 991301). As medidas foram realizadas em quatro pontos (mesmos pontos usados para medir a profundidade) equidistantes no maior comprimento da poça, em todas as amostragens.

Foi calculado o volume de cada poça aplicando a fórmula : volume = área da superfície X média da profundidade (Masser & Jensen, 1991) para calcular a densidade de predadores. Para cada parcela de amostragem nós usamos para as análises a média do volume de poças através dos três eventos de amostragem.

Análise de dados

A estrutura espacial das assembléias de girinos foi modelada usando análise de Componentes Principais (Principal Components of Neighbor Matrices analysis – PCNM; Bocard & Legendre, 2002; Dray et al., 2006), usando o o software SAM 4.0 (Rangel et al., 2010). Nós aplicamos a PCNM utilizando a auto-correlação espacial de curta-distância com resíduos minimizados, para criar as variáveis espaciais. Para isso utilizamos as coordenadas geográficas do ponto central de cada parcela para calcular as distâncias Euclidianas entre as parcelas. Para calcular os vetores da PCNM nós utilizamos a distância máxima truncada, que conecta todas as unidades amostrais,

respeitando o numero mínimo de unidades amostrais (Rangel et. al., 2006). Após esse procedimento foi recuperado dois eixos da PCNM (R^2_{adj} = 0,40; P = 0,013) que foram utilizados como variáveis espaciais.

Para as análises estatísticas utilizamos o total da riqueza de espécies por parcela e a riqueza estimada. Foi aplicado o indicador não-paramétrico de riqueza, Jackknife 2, para estimar a riqueza de espécies esperada por parcela. As variáveis independentes forram transformadas por Z-score, de modo que cada variável tinha média igual a zero e desvio padrão igual a um.

Para verificar a presença de multicolinearidade entre as variáveis independentes, utilizamos a combinação de dois métodos de acordo com Zuur et. al. (2010). Foi calculado o Variance Inflation Factors (VIF) usando o pacote *car* do software R (R Core Team, 2012) onde os valores de VIF > 3 indicam a presença de multicolinearidade. Também foram analisadas graficamente as distribuições de todas as variáveis, através de uma inspeção dos resultados gráficos da analise de componentes principais (Principal Components Analysis – PCA) usando o software SAM (Rangel et. al., 2010). Primeiro, foram excluídas das análises subseqüentes as variáveis colineares baseado nos altos valores de VIF's e depois disso, utilizamos os gráficos da PCA para eliminar as variáveis que apresentaram colinearidade entre as covariáveis de acordo com os eixos principais da matriz de covariância. Assim, a primeira variável eliminada das analises foi a profundidade da poça, após executarmos a mesma análise, foi eliminada a variável área da poça. Essas variáveis foram excluídas de todas as analises seguintes.

Para avaliar a influência do ambiente e das variáveis espaciais na riqueza de espécies de girinos nas parcelas foi utilizada uma análise de regressão parcial (Legendre & Legendre, 1998). A análise de regressão parcial permite que a variação da variável dependente seja separada em: puramente ambiental, puramente espacial, variação

ambiental espacialmente estruturada, e inexplicada (Borcard et. al., 1992; Legendre & Legendre, 1998). Com essa análise nós procuramos entender a contribuição espacial e ambiental nos padrões de distribuição da riqueza de espécies. Essa análise foi realizada através do software SAM (Rangel et. al, 2010).

Para avaliar a influência das variáveis independentes (variáveis ambientais) nos padrões de riqueza ou riqueza estimada de girinos nas parcelas, nós ajustamos modelos lineares generalizados (generalized linear models – GLM) utilizando o pacote *nmle* (Pinheiro et. al., 2012). Nós aplicamos a função GLM com distribuição de Poisson para determinar o melhor modelo. Dessa forma foi gerado um modelo global utilizando todas as variáveis independentes (largura dos igarapés e baixio, abertura de dossel, número de poças, distância de cada poça ao igarapé e densidade de predadores). Para cada variável resposta (riqueza estimada e observada), a priori foram gerados 18 modelos, incluindo um modelo global, modelos apresentando apenas uma variável das que estão presentes no modelo global, modelos mais complexos apresentando duas ou três variáveis, e incluindo interações entre duas variáveis. O número de variáveis explanatórias não passou de seis, aplicada a diretriz $n/3$ (n = número de parcelas) (Crowley, 2007). Assim, para entender e selecionar qual ou quais as variáveis independentes (bióticas e abióticas) seriam melhores preditores da distribuição da riqueza de espécies utilizamos uma abordagem em cima do conhecimento teórico a respeito desses organismos.

Para ranquear os modelos, utilizamos os Critérios de Informação de Akaike (Akaike's Information Criteria - ΔAICc), e os pesos de Akaike calculados para avaliar o suporte relativo de cada modelo (Burnham & Anderson, 2002; Burnham et. al., 2011). Para a escolha dos modelos aplicamos um critério baseado em uma inferência de verossimilhança (Lucaks et. al, 2007; Burnham et. al., 2011), usando as taxas de evidência, que corresponde a relativa verossimilhança do modelo I versus o modelo j

(Burnham & Anderson, 2002). Os pesos de Akaike foram usados para avaliar modelos de seleção incerta, os quais quantificam a probabilidade de o modelo ser o melhor a ser considerado, de acordo com os dados (Burnham & Anderson, 2002; Lucaks et. al., 2007; Richards et. al, 2011).

Nós calculamos para cada modelo a porcentagem de desvio explicada como medida do modelo de qualidade de ajuste (Zuur et al., 2009). Entre cada análise, os modelos foram considerados para interpretação de seus parâmetros se eles: (1) tiveram ΔAICc menor que 4.0, (2) estivam incluídos no grupo de modelos com melhor suporte com pesos de Akaike's combinados de 0.70 (70% de confiança), (3) tiveram uma taxa de evidência relativa ao melhor modelo inferior a 3 (Burnham & Anderson, 2002; Burnham et. al., 2011). Essa abordagem possui a vantagem que o a zona de corte permanece inalterada pelo tamanho da amostragem e, consequentemente, pela adicção ou deleção de um modelo (Burnham & Anderson, 2002).

RESULTADOS

Variáveis ambientais das parcelas

O número de poças variou de zero a 13 (média = 3,7 ± 1,9). As poças As poças foram caracterizadas como relativamente pequenas (média = 1,7 ± 0,59 m^2), variando de 0,17 – 10,84 m^2) rasas (média = 6,76 ± 5,16 cm, 1,35 – 30,5 cm), com de 4,77 ± 2,22 cm (0,2 – 12,75 cm) de folhiço depositado no substrato, e distancia variável em relação ao igarapé(14,78 ± 2,78 m). A largura dos igarapés variou de 1,62 a 5,5 m, a largura do baixio variou de 26 a 259m e a abertura de dossel variou de 11 a 14% (12,44 ± 0,95%).

Composição de espécies da assembléia de girinos e predadores

O total de 2.092 indivíduos de nove espécies, pertencentes a seis famílias foram registrados no total de três eventos de amostragem (Tabela 1). *Allobates sumtuosus* (Aromobatidae) foi a espécie mais abundante, representando 75,8% dos indivíduos coletados, detectados em 19 das 20 parcelas amostradas. Outras oito espécies foram encontradas de em uma a oito parcelas (Tabela 1). Foram registradas três espécies durante o primeiro período de amostragem, seis no segundo período e oito no ultimo período que se refere ao final da estação de chuvas. A riqueza de espécies variou de zero a cinco espécies por parcela (média = 1,28 ± 1,13).

As espécies de predadores encontradas nas parcelas foram duas espécies de anuros (*Pipa arrabali* e *Pipa pipa*), uma tartaruga pequena (*Platemys platycephala*), peixes (Characidae, Cichlidae, Erythrynidae, Gymnotidae, Lebiasinidae e Rivulidae), larvas de Odonata, e adultos de Coleoptera (Dytiscidae e Gyrinidae), e Heteroptera (Belostomatidae).

Tabela 1. Número de parcelas onde foi registrada cada uma das espécies e número de indivíduos coletados em cada uma das três amostragens realizadas na FEX – UFAM, Manaus, Brasil.

Família / Espécie	N° de parcelas	Número de indivíduos			Total
		Fev – Mar 2010	Abr – Mai 2010	Junho 2010	
Aromobatidae					
Allobates sumtuosus	19	20	837	728	1.585
Bufonidae					
Amazophrynella manaos	7	0	12	69	81
Centrolenidae					
Vitreorana ritae	2	0	1	1	2
Hylidae					
Dendropsophus cf. brevifrons	1	0	0	3	3
Hypsiboas cinerascens	3	0	0	32	32
Osteocephalus taurinus	8	51	96	120	267
Leptodactylidae					
Leptodactylus riveroi	1	0	0	51	51
Leptodactylus rhodomystax	6	7	63	4	74
Microhylidae					
Chiasmocleis hudsoni	2	0	7	0	7
Número de espécies	-	3	6	8	9
Número de indivíduos	-	78	1.006	1.007	2.092

Partição de variância na riqueza de espécies entre variáveis espaciais e ambientais

Componentes espaciais e ambientais juntos explicaram 60,4% da variância da riqueza de girinos nas parcelas de amostragens (R^2_{adj} = 0,604, P = 0,002). O componente ambiental sozinho contribuiu com a maior fração da variância da riqueza

de espécies (37%). O componente espacial explicou 26,5%, enquanto o componente ambiental espacialmente estruturado (i.e. variância compartilhada entre as variáveis ambientais e espaciais) explicou 13,4% da variância da riqueza de espécies. Os 23,1% restante foi relacionado a uma variação não explicada.

Em relação à riqueza de espécies estimada (riqueza estimada em 11 espécies) as variáveis espaciais e ambientais explicaram 54,6% da variação na riqueza de espécies (R^2_{adj} = 0,546, P = 0,045). No entanto o componente espacial explicou a maior fração dessa variação (37,9%), enquanto o componente ambiental explicou 34,2% da variação da riqueza de espécies. O componente ambiental espacialmente estruturado explicou 1,6% da variância da riqueza estimada, enquanto os 26,3% foram relacionados a uma variação não determinada.

Efeito de variáveis ambientais na riqueza de espécies de girinos

Entre todos os modelos ajustados com variáveis independentes, o modelo com a variável, número de poças por parcela, foi a que melhor explicou a distribuição da riqueza de espécies (Tabela 2). Esse modelo explicou 21% da variação na riqueza observada e riqueza estimada entre as parcelas (Tabela 2). Parcelas que possuíram um numero maior de poças, apresentaram maior riqueza de girinos observada e estimada (Figura 2A e 2B). Contudo, avaliando a riqueza observada e estimada, quatro modelos são igualmente parcimoniosos, com três modelos em comum para ambos os parâmetros de riqueza: (1) com apenas a variável número de poças, (2) com as variáveis, número de poça e largura do baixio, e (3) com apenas a variável largura do baixio (Tabela 2). Foi encontrada uma maior riqueza de espécies estimadas em parcelas com baixios menos largos (Figura 2C e 2D). O modelo aleatório para a riqueza observada de espécies e o

modelo com as variáveis combinadas, número de poças e abertura do dossel para riqueza estimada de espécies foram igualmente importantes.

Tabela2. Os seis modelos mais parcimoniosos a priori, utilizados para examinar a relação entre a riqueza observada e estimada de espécies de girinos e as variáveis bióticas e abióticas em 20 parcelas riparias em uma área de Terra Firme na Amazônia Central, Brasil.

Modelos	***k***	**ΔAICc**	**wAICc**	**Desvio**	**%DE**
Riqueza Observada					
Número de poças	2	0,0	0,21	7,38	32,79
Largura do baixio	2	0,7	0,15	8,75	26,47
Número de poças + largura do baixio	3	1,0	0,13	6,03	48,23
Modelo aleatório	1	1,3	0,11	11,66	0
Número de poças + abertura do dossel	3	2,5	0,6	7,51	35,56
Número de poças + densidade de predadores	3	2,6	0,6	7,62	34,66
Riqueza Estimada					
Número de poças	2	0	0,21	19,11	21,56
Número de poças + largura do baixio	3	0,2	0,19	19,84	32,61
Largura do baixio	2	0,7	0,15	16,42	18,58
Número de poças + abertura do dossel	3	1,9	0,8	18,17	25,39
Número de poças + densidade de predadores	3	2,4	0,6	18,71	23,23
Número de poças + largura do baixio + numero de poças x largura do baixio	4	2,7	0,54	15,7	35,57

Legenda: *k* = número de parâmetros; ΔAICc = diferença nos critérios de informação corrigido de Akaike´s; wAICc = peso dos critérios de informação corrigido de Akaike´s; %DE = porcentagem de desvio explicada em resposta a variável considerada pelo modelo.

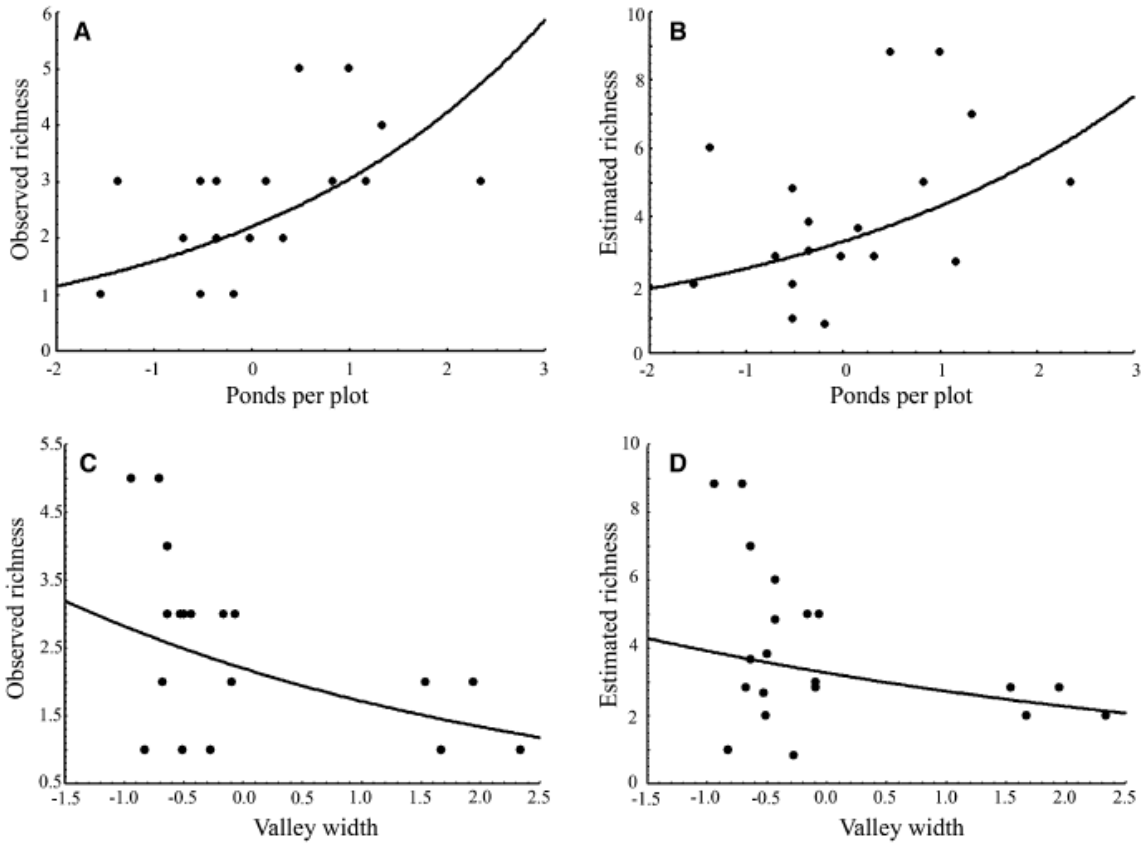

Figura 2. Relação entre a riqueza de girinos observada (A e B) e estimada (C e D) por parcela com as variáveis número de poças e largura do baixio na FEX-UFAM, Manaus, Brasil (Figura retirada de Almeida et al. (2015) referente à esta dissertação).

DISCUSSÂO

Nossos resultados mostram que tanto variáveis ambientais quanto espaciais influenciam os padrões de riqueza de espécies de girinos em áreas de floresta de terra firme na Amazônia Central. Encontramos que grande parte da riqueza observada de espécies de girinos foi determinada por variáveis ambientais (número de poças e largura do baixio) enquanto a variação da riqueza estimada de espécies foi influenciada principalmente por fatores espaciais. A distribuição espacial de girinos pode ser determinada pela escolha de sítios reprodutivos pelos adultos, principalmente devido ao

efeito isolado dos fatores ambientais e espaciais. Esses resultados evidenciam a importância tanto dos processos baseados no nicho como dos processos neutros na distribuição espacial das espécies de girinos.

Efeito das variáveis espaciais e influencia da paisagem são interpretados inteiramente como resposta ao uso do habitat pelos adultos (Van Bursik, 2005). A área onde foi realizado o presente estudo possui grandes igarapés os quais alagam grandes áreas, assim como cabeceiras e igarapés de primeira e segunda ordem que alagam pequenas áreas em resposta as chuvas diárias, além de um relevo bastante acidentado possuindo áreas de vertente com inclinações íngremes (Rojas-Ahumada & Menin, 2010). Esses fatores podem afetar a distribuição espacial dos girinos, onde espécies mais bem distribuídas (e.g. *Allobates sumtuosus* e *Osteocephalus taurinus*) apresentam uma alta abundância nas parcelas, enquanto que outras espécies, mais raras (e.g. *Vitreorana ritae* e *Dendropsophus* cf. *brevifrons*), são encontradas apenas em áreas restritas em florestas da Amazônia Central (Menin et al., 2009; Lima et.al., 2012).

Embora a capacidade limitada de dispersão tenda a ser um fator limitante em diferentes escalas espaciais (Cottenie, 2005; Smith & Green, 2005; ver em Girdler & Barrie, 2008), possivelmente incluindo anuros adultos nas florestas de terra firme, há poucas evidências de que haja limitação de dispersão em anuros adultos que ocorrem em áreas ripárias da área de estudo (Rojas-Ahumada et. al.; 2012). Por outro lado, o efeito de variáveis espaciais em comunidades ecológicas pode ser um artefato causado pela inter-relação próxima entre os fatores espaciais e o ambiente (Bjorholm et. al., 2008). Apesar de a dispersão não ser um fator limitante para os adultos, os efeitos ambientais de variáveis abióticas podem estar desempenhando um papel importante, evitando que estes colonizem poças mais distantes, pois os fatores ambientais isoladamente se mostraram mais importantes para explicar a maior porção da variação

da riqueza observada. Dessa forma, atribuir os padrões observados a processos de dispersão deve ser realizado com muita cautela (Diniz-Filho et.al., 2003; Landeiro et.al., 2011). De acordo com alguns estudos (e.g. Diniz-Filho et.al., 2003; Landeiro et.al., 2011; Rojas-Ahumada et.al., 2012) muito da variação atribuída a variáveis espaciais pode ser resultado do efeito de variáveis ambientais que não foram mensuradas, como características físicas e químicas da água (Hecnar &M'Closkey, 1996).

De acordo com os valores de peso de Akaike (Lucaks et al., 2007; Richards et al., 2011) o melhor modelo para explicar a variação da riqueza estimada e observada foi utilizando a disponibilidade de poças. Um número maior de poças proporciona aos adultos uma diversidade mais ampla de habitats para a reprodução. A estrutura da paisagem afeta diretamente a distribuição de anuros adultos (Lomolino &Smith, 2003), pois estes podem selecionar sítios específicos para a reprodução, dessa forma influenciando a distribuição de girinos entre os habitats e reduzindo o a pressão dos predadores (Evans et. al.; 1996; Alford, 1999; Eterovick & Barros, 2003).

A disponibilidade de sítios reprodutivos é outro fator importante que limita a distribuição das espécies de anuros na Amazônia Central (Zimmerman & Bierregaard, 1986), assim como foi observado no presente estudo, onde o número de poças encontradas nas parcelas esteve relacionado com a riqueza de espécies. Além disso, o número de poças na parcela pode conduzir à estabilidade da assembléia de girinos, pois, uma vez que uma poça seca, outras poças próximas podem abrigar esses indivíduos e dessa forma contribuindo para a manutenção da riqueza de espécies locais. Outro fator importante na ecologia desses habitats, poças próximas a igarapés em áreas tropicais, (Pazin et. al., 2006) é o efeito das inundações laterais dos igarapés, que podem tanto possibilitar a transferência de indivíduos entre as poças, permitindo a fuga desses dos predadores, como pode incluir predadores comumente encontrados no leito do igarapé.

A abertura de dossel tem sido apontada como um importante fator determinando a distribuição de assembléias de peixes (Pazin et. al., 2006) e de larvas de anuros (girinos) (Schiesari, 2006). Poças em locais de dossel aberto recebem maior incidência de radiação solar, e assim possuem maiores temperaturas e níveis de oxigênio (Halverson et. al., 2003; Schiesari, 2006). Esses fatores podem influenciar o hidroperíodo, e conseqüentemente afeta a distribuição de girinos e invertebrados aquáticos (Werner & Glennemeier, 1999; Halverson, et. al., 2003). No entanto espécies especializadas a ambientes de dossel aberto podem ser mais afetadas as condições impostas por ambientes que possuem dossel fechado do que espécies mais generalistas em relação a abertura do dossel (Skelly et. al., 2002). Dessa forma, esse gradiente ambiental pode agir como um filtro para a distribuição de espécies de girinos.

A largura do baixio (ou largura da área de inundação) representa uma área potencial para a formação de poças temporárias, onde é esperada uma relação direta entre a largura desse ambiente e o número de poças. De acordo com Hodnett et. al. (1997), as áreas de baixio em florestas de terra firme na Amazônia são frequentemente inundadas em reposta às chuvas diárias, sendo esta variação mais pronunciada em onde os igarapés são menores (Zweimüller, 1995). No entanto, encontramos uma relação negativa entre a largura do baixio e a riqueza de espécies, contradizendo a previsão inicial. Essa discordância pode está relacionada à correlação negativa ou fraca entre a largura da área inundável e o número de poças encontrados na área de estudo. Infelizmente, o efeito do tamanho das áreas alagáveis nas assembléias de girinos é pouco conhecido. O único estudo que analisou essa mesma variável não encontrou influência na estrutura da assembléia de girinos em outra área na Amazônia Central (Rodrigues, dados não publicados).

A densidade de predadores não foi um fator importante na estruturação das assembléias de girinos no presente estudo, em contraste com os resultados encontrados em muitos estudos realizados em regiões tropicais (e.g., Gascon, 1992; Hero et. al, 1998, 2001; Azevedo-ramos et. al., 1999). No entanto, esses estudos foram realizados em uma escala espacial menor e a relação predador-presa pode ser mais importante em poças individualmente do que em uma mesoescala espacial. Além disso, predadores (invertebrados aquáticos) podem ser influenciados pelos mesmos fatores ambientais que girinos (Both et. al., 2009), podendo ter seus efeitos diluídos nessa escala espacial.

Apesar da densidade de predadores ser uma variável biótica importante influenciando a estrutura da assembléia de girinos em ambientes de floresta tropical (e.g., Hero et. al., 2001), nossos dados sugerem que as características ambientais (número de poças e largura do baixio) são os fatores mais importantes nas poças em florestas de terra firme da Amazônia Central. Além disso, a influência de processos baseados em nicho na formação de assembléias de girinos pode ser mais relevante que processos neutros (Hubbell, 2001), como encontrado em assembléias de girinos em Madagascar (Strauβ et. al., 2013). Portanto a contribuição tanto de fatores locais quanto fatores da paisagem têm importantes implicações para projetos de conservação de anuros que utilizam poças como sítio reprodutivo em florestas tropicais.

Em conclusão, fatores ambientais e espaciais explicam a variação espacial da riqueza de espécies de girinos que ocorrem em uma mesoescala espacial em uma área de floresta na Amazônia Central, o que contradiz os dados obtidos em estudos anteriores, realizados em uma escala espacial menor, onde a estruturação das assembléias de girinos são atribuídas principalmente à predação. Da perspectiva do presente estudo, desenvolvido em curto período de tempo (apenas uma estação chuvosa), a riqueza de girinos em poças próximas a igarapés é influenciada pelos

processos baseados em nicho e processos neutros. Nossos resultados mostram que que a riqueza de espécies de girinos em poças de áreas ripárias em florestas de terra firme é influenciada por processos baseados em nicho e pode ser explicada por fatores locais relacionados a estrutura do habitat nas parcelas. No entanto processos neutros são importantes pois a variação espacial pode explicar a distribuição da riqueza de espécies, provavelmente como resposta a limitação de dispersão das espécies, que refletem a biologia e capacidade de dispersão das mesmas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alford, R. A., 1999. Ecology: resource use, competition, and predation. In McDiarmid, R. W. & R. Altig (eds), Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. Chicago University Press, Chicago: 240–278.

Araújo, A. C., A. D. Nobre, B. Kruijt, J. A. Elbers, R. Dallarosa, P. Stefani, C. von Randow, A. O. Manzi, A. D. Culf, J. H. C. Gash, P. Valentini & P. Kabat, 2002. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: the Manaus LBA site. Journal of Geophysical Research 107: 8066–8091.

Azevedo-Ramos, C. & W. E. Magnusson, 1999. Tropical tadpole vulnerability to predation: association between laboratory results and prey distribution in an Amazonian savanna. Copeia 1999: 58–67.

Azevedo-Ramos, C., M. Van Sluys, J.-M. Hero & W. E. Magnusson,1992. Influence of tadpoles velocity on predation by odonate naiads. Journal of Herpetology 26: 335–338.

Azevedo-Ramos, C., W. E. Magnusson & P. Bayliss, 1999. Predation as key structuring tadpoles assemblages in Savanna Area in Central Amazonia. Copeia 1999: 22–33.

Barnett, H. K. & J. S. Richardson, 2002. Predation risk and competition effects on the life-history characteristics of larval Oregon spotted frog and larval red-legged frog. Oecologia 132: 436–444.

Bertoluci, J., P. L. B. Rocha & M. T. Rodrigues, 2013. Field evidence of coupled cycles of arthropod predator-tadpole prey abundance in six aquatic systems of an Atlantic Rainforest site in Brazil. Herpetological Journal 23: 63–66.

Bjorholm, S., J. C. Svenning, F. Skov & H. Balslev, 2008. To what extend does Tobler's Ist law of geography apply to macroecology? A case study using American palms (Arecaceae). BMC Ecology 8: 11–20.

Borcard, D. & P. Legendre, 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. Ecological Modelling 153: 51–68.

Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 73:1045–1055.

Both, C., M. Sole´, T. G. dos Santos & S. Z. Cechin, 2009. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. Hydrobiologia 624: 125–138.

Both, C., S. Z. Cechin, A. S. Melo & S. M. Hartz, 2011. What controls tadpole richness and guild composition in ponds in subtropical grassland? Austral Ecology 36: 530–536.

Burnham, K. P. & D. R. Anderson, 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer, New York.

Burnham, K. P., D. R. Anderson & K. P. Huyvaert, 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. Behavioral Ecology and Sociobiology 65: 23–35.

Costa, F. R. C., W. E. Magnusson & R. C. Luiza˜o, 2005. Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. Journal of Ecology 93: 863–878.

Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. Ecology Letters 8: 1175–1182.

Crawley, M. J., 2007. The T Book. Wiley, England. Diniz-Filho, J. A. F., L. M. Bini & B. A. Hawkins, 2003. Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. Global Ecology and Biogeography 12: 53–64.

Dray, S., P. Legendre & P. R. Peres-Neto, 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Ecological Modelling 196: 483–493.

Drucker, D. P., F. R. C. Costa & W. E. Magnusson, 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. Journal of Tropical Ecology 24: 65–74.

Duellman, W. E.&L. Trueb, 1994. Biology of Amphibians. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.

Eterovick, P. C. & I. M. Barata, 2006. Distribution of tadpoles within and among Brazilian streams: the influence of predators, habitat size and heterogeneity. Herpetologica 62:365–377.

Eterovick, P. C. & I. S. Barros, 2003. Niche occupancy in southeastern Brazilian tadpole communities in montane-meadow streams. Journal of Tropical Ecology 19: 439–448.

Eterovick, P. C. & G. W. Fernandes, 2002. Why do breeding frogs colonize some puddles more than others? Phyllomedusa 1: 31–40.

Evans, M., C. Ya´ber & J.-M. Hero, 1996. Factors influencing choice of breeding site by Bufo marinus in natural habitat. Copeia 1996: 904–912.

Fox, J. & S. Weisberg, 2011. An R companion to applied regression. R package version 2.0-13 [available on internet at http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion].

Gascon, C., 1991. Population and community level analyses of species occurrences of central Amazonian rainforest tadpoles. Ecology 72: 1731–1746.

Gascon, C., 1992. Aquatic predators and tadpoles prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. Ecology 73: 971–980.

Girdler, E. B. & B. T. C. Barrie, 2008. The scale-dependent importance of habitat factors and dispersal limitation in structuring Great Lakes shoreline plant communities. Plant Ecology 198: 211–223.

Guillaumet, J. & F. Kahn, 1982. Estrutura e dinamismo da floresta. Acta Amazonica 12: 61–77.

Halverson, M. A., D. K. Skelly, J. M. Kiesecker & L. K. Freidenburg, 2003. Forest mediated light regime linked to amphibian distribution and performance. Oecologia 134:360–364.

Hecnar, S. J. & R. T. M'Closkey, 1996. Amphibian species richness and distribution in relation to pond water chemistry in south-western Ontario, Canada. Freshwater Biology 36: 7–15.

Hecnar, S. J. & R. T. M'Closkey, 1997. The effects of predatory fish on amphibians species richness and distribution. Biological Conservation 79: 123–131.

Hero, J.-M., 1990. An illustrated key to tadpoles occurring in the Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. Amazoniana 11: 201–262.

Hero, J.-M., C. Gascon & W. E. Magnusson, 1998. Direct and indirect effects of predation on tadpole community structure on Amazon rainforest. Australian Journal of Ecology 23: 474–482.

Hero, J.-M., W. E. Magnunson, C. F. D. Rocha & C. P. Catterall, 2001. Antipredator defenses influence the distribution of amphibian prey species in central Amazon rain forest. Biotropica 33: 131–141.

Heyer, W. R., 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smithsonian Contributions to Zoology 242: 1–27.

Hodnett, M. G., I. Vendrame, A. O. Marques-Filho, M. D. Oyama& J. Tomasella, 1997. Soil water storage and groundwater behaviour in a catenary sequence beneath forest in central Amazonia. II. Floodplain water table behaviour and implications for streamflow generation. Hidrology and Earth System Sciences 1: 279–290.

Hubbell, S. P., 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press, Princenton and Oxford.

Kerr, J. T., 1997. Species richness, endemism, and the choice for area for conservation. Conservation Biology 11(5): 1094–1100.

Klaver, R. W., C. R. Peterson & D. A. Patla, 2013. Influence of water conductivity on amphibian occupancy in the greater yellowstone ecosystem. Western North American Naturalist 73: 184–197.

Landeiro, V. L., W. E. Magnusson, A. S. Melo, H. M. V. Espı´rito-Santo & L. S. Bini, 2011. Spatial eigenfunction analyses in stream networks: do watercourse and Overland distances produce different results? Freshwater Biology56: 1184–1192.

Legendre, P. & L. Legendre, 1998. Numeral Ecology, 2nd ed. Elsevier Science, Amsterdam.

Lima, A. P., W. E. Magnusson, M. Menin, L. K. Erdtmann, D. J. Rodrigues, C. Keller &W. Ho¨dl, 2012. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazoˆnia Central = Guide to the anurans to Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia, 2nd ed. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazoˆnia, Manaus.

Lomolino, M. V. & G. A. Smith, 2003. Prairie dog towns as islands: applications of island biogeography and landscape ecology for conserving nonvolant terrestrial vertebrates. Global Ecology & Biogeography 12: 275–286.

Lucaks, P. M., W. L. Thompson, W. L. Kendall, W. R. Gould, P. F. Doherty, K. P. Burnham & D. R. Anderson, 2007. Concerns regarding a call for pluralism of information theory and hypothesis testing. Journal of Applied Ecology 44: 456–460.

Marques-Filho, A. O., M. N. G. Ribeiro, H. M. Santos & J. M. Santos, 1981. Estudos climatológicos da Reserva Florestal Ducke—Manaus—AM. IV. Precipitação. Acta Amazonica 11: 759–768.

Masser, M. P. & J. W. Jensen, 1991. Calculation area and volume of ponds and tanks. Southern Regional Aquaculture Center 103: 1–7.

Mendonça, F. P., W. E. Magnusson & J. Zuanon, 2005. Relationship between habitat characteristics and fish assemblages in small streams of Central Amazonia. Copeia 2005: 750–763.

Menin, M., A. P. Lima, W. E. Magnusson & F. Waldez, 2007. Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: mesoscale spatial patterns. Journal of Tropical Ecology 23: 539–547.

Menin, M., A. P. Lima & D. J. Rodrigues, 2009. The tadpole of Vitreorana oyampiensis (Anura, Centrolenidae) in Central Amazonia, Brazil. Zootaxa 2203: 65–68.

Menin, M., F. Waldez & A. P. Lima, 2011. Effects of environmental and spatial factors on the distribution of anuran species with aquatic reproduction in central Amazonia. Herpetological Journal 21: 255–261.

Moore, M. K. & V. R. Townsend Jr, 1998. The interaction of temperature, dissolved oxygen and predation pressure in na aquatic predator–prey system. Oikos 81: 329–336.

Morin, P. J., 1999. Community Ecology. Blackwell Science, Malden.

Pazin, V. F. V., W. E. Magnusson, J. Zuanon & F. P. Mendonça, 2006. Fish assemblages in temporary ponds adjacent to‘terra-firme’ streams in Central Amazonia. Freshwater Biology 51: 1025–1037.

Peel, M. C., B. L. Finlayson & T. A. McMahon, 2007. Updated world map of the Ko¨ppen–Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences Discussions 4: 439–473.

Peltzer, P. M. & R. C. Lajmanovich, 2004. Anuran tadpole assemblage in riparian areas of middle Parana´ River, Argentina. Biodiversity and Conservation 13: 1833–1842.

Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar & R Development Core Team, 2012. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-104. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. R Development Core Team, 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna [available on internet at http://www.Rproject.org].

Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho & L. M. Bini, 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. Global Ecology & Biogeography 15: 321–327.

Rangel, T. F., J. A. F. Diniz-Filho & L. M. Bini, 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. Ecography 33: 46–50.

Ribeiro, J. E. L. S., M. J. G. Hopkins, A. Vicentini, C. A. Sothers, M. A. S. Costa, J. M. Brito, M. A. D. Souza, L. H. P. Martins, L. G. Lohmann, P. A. C. L. Assunc¸a˜o, E. C. Pereira, C. F. Silva, M. R. Mesquita & L. C. Proco´pio, 1999. Flora da Reserva Ducke: guia de identificac¸a˜o das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazoˆnia Central. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazoˆnia, Manaus.

Richards, S. A., M. J. Whittingham & P. A. Stephens, 2011. Model selection and model averaging in behavioural ecology: the utility of the IT-AIC framework. Behavioral Ecology and Sociobiology 65: 77–89.

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

Rodrigues, D. J., A. P. Lima, W. E. Magnusson &F. R. C. Costa, 2010. Temporary pond availability and tadpole species composition in Central Amazonia. Herpetologica 66: 113–119.

Rojas-Ahumada, D. P. & M. Menin, 2010. Composition and abundance of anurans in riparian and non-riparian areas in a forest in Central Amazonia, Brazil. South American Journal of Herpetology 5: 157–167.

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

Rome, L. C., E. D. Stevens & H. B. John-Alder, 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. In Feder, M. E. &W.W. Burggren (eds), Environmental Physiology of Amphibians. University of Chicago Press, Chicago: 183–205.

Rossa-Feres, D. & J. Jim, 1996. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Revista Brasileira de Biologia 56: 309–316.

Schiesari, L., 2006. Pond canopy cover: a resource gradient for anuran larvae. Freshwater Biology 51: 412–423.

Shaffer, H. B., R. A. Alford, B. D. Woodward, S. J. Richards, R. G. Altig & C. Gascon, 1994. Quantitative sampling of amphibian larvae. In Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. McDiarmid, L.-A. C. Hayek & M. S. Foster (eds), Measuring and Monitoring

Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Smithisonian Institution Press,Washington: 130–141.
Skelly, D. K., L. K. Freidenburg & J.M. Kiesecker, 2002. Forest canopy and the performance of larval amphibians. Ecology 83: 983–992.
Smith, A. M. & D. M. Green, 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? Ecography 28(1): 110–128.
Strauß, A., E. Reeve, R.-D. Randrianiaina, M. Vences & J. Glos, 2010. The world's richest tadpole communities show functional redundancy and low functional diversity: ecological data on Madagascar's stream-dwelling amphibian larvae. BMC Ecology 10: 12.
Strauß, A., R. D. Randrianiaina, M. Vences & J. Glos, 2013. Species distribution and assembly patterns of frog larvae in rainforest streams of Madagascar. Hydrobiologia 702: 27–43.
Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielborger, M. C. Wichmann, M. Schwager & F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. Journal of Biogeography 31: 79–92.
Triplehorn, C. A. & N. F. Johnson, 2011. Estudo dos insetos. Cengage Learning, Sa˜o Paulo
Urban, M. C., 2004. Disturbance heterogeneity determines freshwater metacommunity structure. Ecology 85: 2971–2978.
Van Buskirk, J., 2005. Local and landscape influence on amphibian occurrence and abundance. Ecology 86: 1936–1947.
Werner, E. E. & K. Glennemeier, 1999 The influence of Forest canopy cover on the breeding pond distributions of several amphibian species. Copeia 1999: 1–12.
Zimmerman, B. L. & R. O. Bierregaard, 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with case from Amazonia. Journal of Biogeography 13: 133–143.
Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev & G. M. Smith, 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York.
Zuur, A. F., E. N. Ieno&C. S. Elphick, 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. Methods in Ecology & Evolution 1: 3–14.
Zweimüller, I., 1995. Microhabitat use by two small benthic stream fish in a 2nd order stream. Hydrobiologia 303: 125–137.