

**UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM ZOOLOGIA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
DEPARTAMENTO DE SISTEMÁTICA E ECOLOGIA**

ARIELSON DOS SANTOS PROTÁZIO

**ECOLOGIA DE TAXOCENOSE DE ANFÍBIOS ANUROS EM POÇAS
TEMPORÁRIAS NA CAATINGA**

JOÃO PESSOA

2012

ARIELSON DOS SANTOS PROTÁZIO

**ECOLOGIA DE TAXOCENOSE DE ANFÍBIOS ANUROS EM POÇAS
TEMPORÁRIAS NA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Zoologia, do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador: Daniel Oliveira Mesquita

JOÃO PESSOA

2012

ARIELSON DOS SANTOS PROTÁZIO

**ECOLOGIA DE TAXOCENOSE DE ANFÍBIOS ANUROS EM POÇAS
TEMPORÁRIAS NA CAATINGA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Zoologia, do Departamento de Sistemática e Ecologia da Universidade Federal da Paraíba, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Aprovado em:/...../.....

Banca examinadora

Dr. Daniel Oliveira Mesquita – Orientador
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

Dr^a. Paula Cabral Eterovick – Titular
Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-Minas)

Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França – Titular
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

Dr. Adrian Antônio Garda - Suplente
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN)

Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira - Suplente
Universidade Federal da Paraíba (UFPB)

*Para minha mãe Zélia e meus irmãos
Adson, Zenildes, Anderson e Airan.
Amo vocês!*

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por ter permitido chegar até onde cheguei, me dando forças para transpor todas as barreiras e dificuldades no caminho.

Sou eternamente grato à minha mãe Zélia por sempre acreditar em mim, e pelas palavras sábias de coragem e perseverança, que me deram ânimo para seguir meus sonhos, até quando eu mesmo achava que não conseguiria. Te amo muito!

Agradeço aos meus irmãos Adson, Zenildes, Anderson e Airan, que sempre estiveram ao meu lado nas horas boas e ruins. Vocês são tudo para mim! Um agradecimento especial ao meu irmão Airan, que sempre trilhou ao meu lado o árduo caminho em busca do conhecimento e por ter ficado acordado até “altas horas” da madrugada me ajudando com análises e interpretações biológicas.

Agradeço à minha eterna e mais que amiga Thaís, por ter suportado durante dois anos meus reclames depois de dias em campo e horas na frente do computador, e pelas palavras de ânimo e entusiasmo sem as quais seria muito difícil continuar.

Agradeço ao professor Daniel Oliveira Mesquita, pela oportunidade de desenvolvermos esta pesquisa, pelos ensinamentos enriquecedores sem os quais este trabalho não seria possível e, sobretudo, pela eterna amizade.

Agradeço ao Ralph Albuquerque e a Laura Falkenberg pela companhia e ajuda nos trabalhos de campo, assim como pelas discussões e idéias acerca dos fenômenos que observamos. Obrigado pelas horas de risadas (e também de estresses), receitas que fazem de nossa profissão única. Este trabalho é tanto meu quanto de vocês.

Ao Severino “Bio Pombo”, Rosinha, Anselmo e Douglas pelo auxílio e hospitalidade.

Muito obrigado!

Aos meus amigos de turma Anne, Anderson, Liedson, Livia, Marcela, Ricardo “o mais lindo” e Wellington pelas horas de brincadeiras e descontrações, que fez estes dois anos valer para sempre.

Aos amigos do Laboratório de Herpetologia Samuel, Sonia, Felipe “boca”, Edinaldo, Cintia, Camila, Lucas, Daniel Orsi e Taís Costa, por todas as conversas enriquecedoras sobre ciência e por toda a descontração, que foram uma injeção de energia para continuar analisando estômagos.

Aos demais amigos do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas: Patrício, João, Renata, Renato, Silvio, Charles, Manú, Amandinha, Felipe, Arnaldo e todos os outros. Uma simples página não dará para expressar todo meu agradecimento a vocês.

Agradeço às pesquisadoras do Laboratório de Entomologia Carol e Virgínia pelo auxílio na identificação de itens alimentares que foram para mim identificáveis.

A todos do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, área de concentração em Zoologia pela contribuição direta ou indireta ao meu trabalho.

Aos sapos, rãs e pererecas que deram suas vidas para eu escrever estas humildes páginas.

E a todos aqueles que contribuíram para o desenvolvimento deste trabalho.

Muito Obrigado!

ÍNDICE

CAPÍTULO I ECOLOGIA DE TAXOCENOSE DE ANUROS EM POÇAS

TEMPORÁRIAS NA CAATINGA.....	8
Abstract.....	10
Resumo.....	11
Introdução	12
Materiais e Métodos	15
<i>Área de Estudo</i>	15
<i>Microhábitat e Temperatura</i>	16
<i>Dieta</i>	18
<i>Morfometria</i>	19
<i>Conservação Filogenética de Nicho</i>	20
Resultados	21
<i>Composição de Espécies</i>	21
<i>Uso do Microhábitat e Temperaturas</i>	22
<i>Dieta</i>	23
<i>Morfometria</i>	25
<i>Conservação Filogenética de Nicho</i>	26
Discussão.....	27
<i>Microhábitat e Temperaturas</i>	28
<i>Composição da Dieta</i>	30
<i>Morfometria</i>	33
<i>Conservação Filogenética de Nicho</i>	34
<i>Agradecimentos</i>	36
Literatura Citada.....	36

CAPÍTULO II ECOLOGIA ACÚSTICA DE TAXOCENOSE DE ANUROS EM

POÇAS TEMPORÁRIAS NA CAATINGA	63
Abstract.....	64
Introdução	65

Materiais e Métodos	67
<i>Área de Estudo</i>	67
<i>Período Reprodutivo</i>	69
<i>Sítio de Vocalização</i>	70
<i>Análise Acústica</i>	71
Resultados	73
<i>Nicho Temporal</i>	73
<i>Nicho Espacial</i>	75
<i>Nicho Acústico</i>	76
Discussão	78
<i>Nicho Temporal</i>	78
<i>Nicho Espacial</i>	81
<i>Nicho Acústico</i>	82
Agradecimentos	86
Referências	86

– CAPÍTULO I –

Este artigo foi formatado de acordo com as normas para submissão do periódico **Journal of Herpetology** ISSN 0022-1511, periódico internacional que publica estudos envolvendo todos os aspectos da biologia de anfíbios e répteis, com ênfase em estudos de comportamento, conservação, ecologia, educação herpetológica, morfologia, fisiologia e sistemática. Normas para submissão disponível em <http://www.ssarherps.org/pages/JHinstr.php>.

Ecologia de taxocenose de anuros em poças temporárias na Caatinga

ARIELSON S. PROTÁZIO^{1*}, RALPH L. ALBUQUERQUE, LAURA M. FALKENBERG, E DANIEL. O.

MESQUITA

Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, Paraíba, Brasil.

¹ *Autor para correspondência. E-mail: neu_ptz@hotmail.com*

LRH: A. S. Protázio et al.

RRH: Ecologia de anuros na Caatinga

*Correspondência: Arielson dos Santos Protázio. Departamento de Sistemática e Ecologia, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, s/n, 58059-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil. E-mail: neu_ptz@hotmail.com

ABSTRACT.— In theory, the influence of phylogeny in community structure implies that phylogenetically close species may show similar characteristics determined by their evolutionary history. In a fine scale, this is useful to identify processes of microevolution. We used phylogenetic and ecological data to investigate the determinant factors of the relationships among 15 anuran species in temporary ponds in Caatinga. Phylogenetically close species used the same categories of microhabitat, but they differed in usage proportion. Considering diet, overlap values were high in phylogenetically related species and these species tended to form concise groups. Analysis based on null models indicated no significant values of overlap in microhabitat usage and diet composition, showing that competition is unlikely to regulate assemblage structure. Species belonging to the same phylogenetic lineage occupied the same morphological space, suggesting that morphometry may be a conservative trait; however, some close related species have diverged in this pattern. The joint observation of microhabitat usage, diet composition, and morphology indicated the existence of similarities among phylogenetically related species. Canonical Phylogenetic Correlation Analysis revealed the presence of niche phylogenetic conservatism in microhabitat usage in Hylidae and Leptodactyliformes basal dichotomy and in diet composition of the *Physalaemus* genus. In this work, it is considered that the phylogenetic relationships influence assemblage structure. However, the observation of differences in resource usage among closely related species and similarities among unrelated species suggests the existence of ecological factors acting at some moment of the evolution of these organisms.

Key words: Assemblage structure; Canonical Phylogenetic Ordination; Ecological factors; Niche Conservatism

RESUMO.—Teoricamente a influência da filogenia na estrutura de comunidades implica que espécies próximas filogeneticamente podem apresentar características semelhantes determinadas pela sua história evolutiva. Em uma escala fina isto é útil na identificação de processos de micro-evolução. Aqui utilizamos dados ecológicos e filogenéticos para investigar os fatores determinantes das relações entre 15 espécies de anuros em poças temporárias na Caatinga. Espécies próximas filogeneticamente utilizaram as mesmas categorias de microhábitats, mas diferiram na proporção do uso. Considerando a dieta, valores de sobreposição foram altos em espécies relacionadas filogeneticamente e estas tenderam a formar grupos concisos. Uma análise baseada em modelos nulos indicou valores não significativos de sobreposição no uso do microhabitat e na composição da dieta, evidenciando que a competição não parece regular a estrutura da taxocenose. Espécies da mesma linhagem filogenética ocuparam o mesmo espaço morfológico sugerindo que a morfometria pode ser um traço conservativo, no entanto, algumas espécies próximas divergiram deste padrão. A observação conjunta do uso do microhabitat, composição da dieta e morfologia indicou a existência de similaridades entre espécies relacionadas filogeneticamente. Análise de Correlação Filogenética Canônica revelou presença de conservação filogenética de nicho no uso do microhabitat na dicotomia basal Hylidae e Leptodactyliiformes e na composição da dieta do gênero *Physalaemus*. Aqui consideramos que as relações filogenéticas exercem influência sobre a estrutura da taxocenose, no entanto, a observação de diferenças no uso dos recursos entre espécies próximas e similaridades entre espécies não relacionadas sugere a existência de fatores ecológicos atuando em algum momento da evolução destes organismos.

Palavras-chave: Estrutura de taxocenose; Ordenação Filogenética Canônica; Fatores ecológicos; Conservação de Nicho

Comunidades ecológicas podem ser definidas como o conjunto de organismos que vivem juntos em uma determinada área geográfica (Connell, 1980) e estão sujeitos, direta ou indiretamente, a constantes interações (Menge, 1976). Roughgarden e Diamond (1986) trouxeram uma definição de comunidade ecológica resultante de investigações em quatro planos dimensionais: (i) espacial; (ii) trófico; (iii) de formas de vida; e (iv) taxonômico, sendo este último, o nível de relações ecológicas entre espécies próximas filogeneticamente, evidenciando a importância das relações evolutivas em taxocenoses.

Tradicionalmente, ecólogos sempre consideraram a competição como o mecanismo-chave que determina as relações e a dinâmica dos sistemas biológicos (Schoener, 1974; Seale, 1980; Tilman, 1982). Esta idéia está embasada, em grande parte, no Princípio da Exclusão Competitiva (Gause, 1934) que define a existência de uma sobreposição máxima tolerável na utilização de recursos por pares de espécies, e ganhou forças com o modelo logístico de competição de Lotka-Volterra que utiliza coeficientes de competição para medir o efeito de uma espécie sobre o crescimento de outra (Gotelli, 2007).

Neste cenário de interações competitivas, em que quanto mais semelhante é a utilização de recursos partilhados por duas espécies, menores são as chances delas coexistirem (Gotelli, 2007), a própria interação pode induzir o desenvolvimento de estratégias que minimizem os efeitos negativos das interações entre os organismos, refletindo na estabilidade do crescimento populacional e redução dos riscos de extinções. Em outras palavras, taxocenoses podem estar estruturadas por padrões não aleatórios no uso dos recursos por espécies que ali coexistem (Winemiller e Pianka, 1990).

Diversos fatores podem estar envolvidos no aspecto estrutural das taxocenoses (Connell, 1980; Roughgarden e Diamond, 1986; Pianka, 1994), a depender das propriedades biológicas de cada espécie (Levins, 1982). Variações ecomorfológicas (Ricklefs et al., 1981; Vitt et al., 2000), comportamentais (Colli et al., 1992), e fisiológicas (Avery, 1978), são

atributos frequentemente utilizados para avaliar a magnitude dos mecanismos que determinam a existência de padrões no uso dos recursos.

Recentemente, tem ocorrido uma tendência na utilização de informações filogenéticas em estudos ecológicos (Losos, 1996; Webb et al., 2002; Wiens e Graham, 2005). A compreensão da influência da filogenia se baseia na idéia de que espécies mais próximas filogeneticamente apresentam características semelhantes determinadas pela sua história evolutiva e por isso realizam “papéis” semelhantes na comunidade (Swenson et al., 2007; Losos, 2008; Wiens et al., 2010). A abordagem da influência da filogenia na ecologia clareia muitas indagações acerca dos padrões de variações evolutivas nos organismos (Wiens, 2004; Peterson et al., 1999). Esta abordagem têm sido possível devido, sobretudo, ao aprimoramento de métodos de comparações filogenéticas, capazes de avaliar estatisticamente as relações entre traços ecológicos e filogenéticos, já que eliminam o viés relacionado à independência dos dados (Felsenstein, 1985; Harvey e Pagel, 1991; Martins, 1995).

Em uma escala fina, a investigação da conservação filogenética de nicho pode ajudar na identificação dos diferentes processos envolvidos na estruturação de uma taxocenose, já que pode determinar a composição de espécies ou padrões na utilização de recursos (Wiens e Graham, 2005). De uma forma mais restrita, a influência da filogenia é investigada a partir da existência de similaridades e divergências ecológicas entre as espécies que coexistem. Dessa forma, espera-se que espécies da mesma linhagem filogenética apresentem traços ecológicos similares, contrariamente espécies de linhagens distantes devem apresentar maior divergência (Eterovick et al., 2010; Mesquita et al., 2006; Losos, 2008).

A existência de conservação filogenética foi evidenciada em muitos grupos de organismos, como árvores (Kembel e Hubbell, 2006), aves (Lovette e Hochachka, 2006; Hawkins et al., 2007) e lagartos (Vitt e Pianka, 2005; Mesquita et al., 2006). Päckert et al. (2003) estudando evolução sonora em seis espécies de aves do gênero *Regulus*, identificaram

características sonoras inatas a cada espécie, o que possibilita a reconstrução filogenética do grupo. Lovette e Hochachka (2006) também estudando grupos de aves da família Parulidae no norte dos Estados Unidos sugeriram a existência de conservação de nicho em muitos grupos de espécies, sobretudo, nas espécies simpátricas.

Anfíbios apresentam maior riqueza de espécies em regiões tropicais do mundo, sendo os maiores clados (Bolitoglossine e Neobatrachia) amplamente difundidos nas baixas latitudes (Wiens, 2007). A riqueza de anfíbios nas regiões tropicais pode estar correlacionada com a diversificação das Angiospermas (Roelants et al., 2007), que possibilitaram condições bióticas e abióticas ideais, relacionadas com as exigências fisiológicas do grupo (ver Duellman e Trueb, 1994; Wells, 2007). A excepcional diversidade comportamental, fisiológica, morfológica e ecológica exibida nos anfíbios, proporciona diferentes estratégias no uso dos recursos (Duellman e Trueb, 1994) e os tornam modelos apropriados para investigação dos mecanismos que determinam a diversidade de nichos ocupados.

Evidências de conservação filogenética de nicho em anuros têm sido testadas, sobretudo, com foco nas variações fenotípicas e de uso do hábitat (Eterovick e Fernandes, 2001; Richardson, 2002; Eterovick et al., 2010). Além disso, a conservação filogenética de nicho tem demonstrado ser útil na determinação de processos de micro-evolução (Travis, 1983; Ryan, 1986; Richardson, 2001). Ainda assim, apesar dos aspectos filogenéticos serem de extrema relevância na história de vida do grupo, fatores ecológicos ainda são considerados o mecanismo-chave que rege as relações ecológicas e evolutivas (Vitt e Caldwell, 1994). Graham et al. (2004) utilizando sapos dendrobatídeos como modelo, evidenciaram que segregação ao longo de gradientes ambientais entre espécies próximas filogeneticamente está relacionada com eventos ambientais recentes, determinantes nos processos de divergência no clado. Eterovick et al. (2010), testaram a existência de conservação filogenética de nicho em populações de anuros no Estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil, e concluíram que a

147 filogenia exerce pouca influência na distribuição espacial do grupo, enfatizando a relevância
148 dos fatores ecológicos.

149 Neste estudo combinamos dados ecológicos, morfológicos e filogenéticos para
150 investigar os fatores que determinam as relações entre 15 espécies de anuros em poças
151 temporária na Caatinga. Baseamo-nos nas seguintes perguntas (i) a taxocenose de anuros de
152 poças temporárias na Caatinga apresenta diferenciação no uso dos recursos? (ii) a existência
153 de similaridades nos traços ecológicos nas diferentes espécies é determinada pela sua origem
154 filogenética? Com base nestas perguntas tentamos identificar os mecanismos que regem a
155 dinâmica da taxocenose na Caatinga.

157 MATERIAIS E MÉTODOS

159 *Área de Estudo.*—Realizamos o estudo em três poças temporárias localizadas no sítio
160 Junco (07°29'S; 36°20'W; elev. 462m; datum WGS 84), município de Cabaceiras, Estado da
161 Paraíba, Nordeste do Brasil. Visitamos as poças entre o período de maio de 2010 e agosto de
162 2011 (14 meses) com frequência mensal, consistindo cada amostragem de três dias
163 consecutivos de amostragem que totalizaram 42 dias. A área de estudo está inserida no bioma
164 Caatinga e localizada ao sul da ecorregião conhecida como Depressão Sertaneja Setentrional e
165 Cariri Paraibano, caracterizada por apresentar o tipo mais comum de Caatinga, com vegetação
166 arbustiva e arbórea, baixa, densa e caducifólica (Velloso et al., 2002; Giuliatti et al., 2007),
167 além de grandes blocos de afloramentos rochosos (Sampaio, 2010). O clima é do tipo BSh de
168 acordo com a classificação de Köppen, sendo semiárido e quente (Velloso et al., 2002).

169 Áreas inseridas na Caatinga apresentam elevada escassez hídrica ocasionada por uma
170 série de condicionantes ambientais: (i) irregularidade no regime de chuvas; (ii) solo com
171 pouca capacidade de retenção de águas; (iii) e presença de serras e chapadas que interceptam

frentes úmidas (Sampaio, 2010). Cabaceiras é o município que apresenta a menor taxa de precipitação do Brasil (Giulietti et al., 2007) podendo chegar a uma média de 350 mm de chuvas ao ano, sendo comum a ocorrência de secas prolongadas e severas (Velloso et al., 2002).

Microhábitat e Temperatura.—Anuros foram capturados manualmente através de busca ativa ao redor das poças temporárias, com início as 18:00 h e término as 00:00 h. Imediatamente após as coletas os exemplares foram mortos com injeção de xilocaína, fixados em formalina a 10% e preservados em álcool a 70%. Todos exemplares coletados foram depositados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba. As poças temporárias estão localizadas no leito de um riacho temporário e apresentaram pouca ou nenhuma ligação em períodos de chuvas, ocasionados devido à baixa capacidade de retenção de água pelo solo e baixa taxa de precipitação. No entanto, as poças apresentam similaridades fisionômicas e geomorfológicas de modo que não usamos aqui efeito comparativo, considerando a anurofauna das três poças como uma única população (Tabela 1).

Indivíduos coletados tiveram registrados o microhábitat utilizado e as temperaturas do substrato e do ar do local da captura, através de termômetro DeltaTrak[®] com precisão de 0,2 °C. Utilizamos o teste de Kruskal-Wallis com teste *a posteriori* de Dunn para verificar a existência de diferenças nas temperaturas entre as espécies de anuros. Para análises sobre o nicho espacial, identificamos 11 categorias de microhábitat: solo exposto, solo entre vegetação, empoleirado em erva, empoleirado em arbusto, empoleirado em árvore, empoleirado em vegetação emergente, parcialmente submerso, sobre rocha, empoleirado em bromélia, buraco, empoleirado em Cactácea. Utilizamos o inverso do Índice de Diversidade de Simpson (Simpson, 1949) para calcular a largura de nicho de microhábitat (*B*):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2},$$

onde p é a proporção da categoria de microhabitat i , e n é o número total de categorias. O cálculo da largura de nicho a partir do inverso do Índice de Diversidade de Simpson gera valores que variam de 1 a 11, onde 1 corresponde ao uso exclusivo de apenas um microhabitat (especialistas) e 11 corresponde ao uso de todos os microhabitats categorizados (generalistas). Calculamos a sobreposição no uso de microhabitat através da equação sugerida por Pianka (1973):

$$\phi_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}},$$

onde p representa a proporção da categoria de microhabitat i , n é o número de categorias, e j e k representam as espécies que estão sendo comparadas. Índices de sobreposição variam de 0 a 1, onde 0 representa ausência de sobreposição e 1 representa sobreposição completa. A equação de Pianka (1973) gera uma matriz onde as espécies estão organizadas nas linhas e colunas, com índices expostos de forma pareada. Utilizamos modelo nulo para investigar a presença de padrões não aleatórios no uso do microhabitat, através do Módulo de Sobreposição de Nicho do EcoSim (Gotelli e Entsminger, 2005). Para isso, criamos uma matriz de dados onde as espécies corresponderam às linhas, categorias de microhabitat corresponderam às colunas e valores de cada célula corresponderam à proporção no uso de cada categoria de microhabitat pelas espécies. A matriz foi reformulada com base em 1000

aleatorizações para simular padrões aleatórios que seria esperado na ausência de estrutura. A existência de estrutura na taxocenose é verificada a partir da comparação entre a média de sobreposição observada e a média de sobreposição simulada, onde p -valor significativo indica que a média de sobreposição observada foi menor ou igual a 50 das 1000 médias simuladas. No Módulo de Sobreposição de nicho do EcoSim utilizamos a opção “Índice de sobreposição de nicho de Pianka” e “algoritmo de aleatorização 2”.

Dieta.—Analisamos os estômagos através de um estereomicroscópio Leica® EZ4, identificando as categorias de presas até o grupo taxonômico de ordem, exceto vertebrados, material vegetal e formigas (Formicidae), considerada aqui como uma categoria de presa separada de Hymenoptera não-formigas. Também consideramos a proposta monofilética de Hemiptera, composta pelos clados Heteroptera (percevejos), Auchenorrhynca (cigarras) e Sternorrhynca (pulgões) (Triplehorn e Johnson, 2004). Registramos o comprimento e largura dos itens que estavam intactos através do paquímetro digital Mitutoyo® (precisão de 0,01 mm) e estimamos o volume de cada presa (V) usando a fórmula elipsóide:

$$V = \frac{4}{3} \pi \left(\frac{l}{2} \right)^2 \left(\frac{c}{2} \right),$$

onde l é a largura da presa e c representa o comprimento da presa. Para análise volumétrica, utilizamos apenas itens de presas que estavam intactos como tentativa de evitar sub ou superestimação volumétrica. Também calculamos a porcentagem numérica e volumétrica de cada categoria de presa, considerando os estômagos agrupados. Através das porcentagens dos estômagos agrupados calculamos a largura de nicho alimentar (B), utilizando o inverso do Índice de Diversidade de Simpson (Simpson, 1949), com a fórmula descrita acima. A largura de nicho alimentar a partir do inverso do Índice de Diversidade de Simpson gera valores que

variam entre 1 e o número total de categorias de presas identificadas. Ainda, calculamos a porcentagem de ocorrência da categoria de presa, sendo esta a razão entre o número total de estômagos contendo a categoria de presa i , dividido pelo número total de estômagos.

Para determinar a contribuição relativa de cada categoria de presa, calculamos o Índice de Importância (I) para estômagos agrupados utilizando a equação:

$$I = \frac{F\% + N\% + V\%}{3},$$

onde $F\%$ é a porcentagem de ocorrência, $N\%$ é a porcentagem numérica e $V\%$ representa a porcentagem volumétrica da categoria de presa i . Calculamos a sobreposição na dieta utilizando a equação sugerida por Pianka (1973), já descrita acima, e utilizamos modelo nulo para investigamos a presença de padrões não aleatórios no uso do recurso alimentar, com base nos mesmos critérios descritos acima. Posteriormente aplicamos uma Análise de Agrupamento através da Distância Euclidiana para verificar os níveis de similaridade na dieta de 13 espécies de anuros, usando os escores obtidos no Índice de Importância. Na Análise de Agrupamento, a nossa expectativa é de que grupos gerados com base na similaridade da dieta incluam espécies que apresentam maior proximidade filogenética, refletindo influência filogenética no uso do recurso. Na Análise de Agrupamentos utilizamos o algoritmo de grupos pareados (UPGMA) realizado no PAST 2.12 (Hammer et al., 2001).

Morfometria.—Nós mensuramos doze variáveis morfométricas: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cabeça (CC), largura da cabeça (LC), distância inter-órbitas (DIO), distância olho-narina (DON), distância inter-narinas (DIN), distância inter-olhos (DIOLH), comprimento da coxa (CCX), comprimento da tíbia (CT), comprimento do pé (CP), diâmetro do tímpano (DTIM) e diâmetro do olho (DOLH), seguindo a terminologia de

Napoli e Pimenta (2009) e através de um paquímetro digital Mitutoyo® (precisão de 0.01 mm), auxiliado por estereomicroscópio Leica® EZ4.

Nós transformamos logaritmicamente (Log_{10}) todas as variáveis morfométricas para obtenção da normalidade (Zar, 1999) e reduzimos o efeito do tamanho gerado pela variação isométrica, através do uso dos resíduos de uma regressão linear simples. Para isso, criamos uma variável chamada tamanho do corpo, que representa a partição total de variação entre tamanho e forma de cada indivíduo (Somers, 1986). Calculamos os valores numéricos da variável tamanho do corpo através da equação $p^{-0.5}$, onde p é o número de variáveis mensuradas (Jolicoeur, 1963), multiplicada pelo somatório de todas as observações, a partir de uma matriz com dados log-transformados. Após isso, utilizamos a variável tamanho do corpo para realizar regressões simples contra as demais variáveis morfométricas e retivemos os resíduos gerados. A partir dos resíduos, criamos uma nova matriz de variáveis ajustadas que foram utilizadas na matriz da Análise dos Componentes Principais.

A Análise dos Componentes Principais é uma técnica de ordenação que permite uma descrição simplificada da variação entre indivíduos, substituindo as variáveis originais por combinações lineares independentes (Componentes Principais) (Zelditch et al., 2004). Na análise dos Componentes Principais utilizamos a matriz de covariância como sugerido por Hammer (2009) para dados que apresentam a mesma unidade. Regressões Simples e Análise dos Componentes Principais foram realizados no programa SYSTAT 12 para Windows.

Conservação Filogenética de Nicho.—Utilizamos a Ordenação Filogenética Canônica – CPO (Giannini, 2003) que é um método de comparação filogenética baseada na Análise de Correspondência Canônica (Ter Braak, 1986), para verificar a influência do aspecto filogenético sobre os traços ecológicos das espécies de anuros. Para efeito da CPO, criamos uma matriz Y possuindo dados ecológicos (microhabitat e dieta dos táxons) e também

criamos uma matriz X com dados das principais linhagens monofiléticas de 15 espécies de anuros (Fig. 1).

A matriz X é formada por uma combinação de indicadores binários (0 e 1) que representam cada grupo monofilético. As análises consistem em criar um subconjunto de grupos intrínsecos na matriz X que melhor expliquem os dados obtidos e expressos na matriz Y com base nas permutações de Monte Carlo e a partir da hipótese nula de ausência de conservação filogenética de nicho espacial e alimentar na taxocenose. Para a criação da matriz de dados referentes ao uso do microhabitat, células foram compostas pelas proporções do uso de cada categoria de microhabitat. Para matriz de dados de dieta, as células corresponderam aos Índices de Importância para estômagos agrupados de cada categoria de presa. As análises do CPO foram realizadas no programa CANOCO 4.5 para Windows, usando os seguintes parâmetros: “tamanho simétrico”, “tamanho em duas dimensões gráficas”, “valor baixo para espécies raras”, “seleção manual das variáveis ambientais”, “9999 permutações” e “permutações irrestritas”.

RESULTADOS

Composição de Espécies.— Foram registradas 15 espécies na taxocenose de Cabaceiras: 2 bufonídeos (*Bufo granulosus*, *Bufo jimi*), 5 hilídeos (*Corythomantis greeningi*, *Hypsiboas crepitans*, *Hypsiboas raniceps*, *Phyllomedusa nordestina*, *Scinax x-signatus*), 7 leptodactilídeos (*Leptodactylus caatingae*, *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus* cf. *macrosternum*, *Leptodactylus troglodytes*, *Physalaemus albifrons*, *Physalaemus cicada*, *Pleurodema diplolister*) e 1 odontofrinídeo (*Proceratophrys cristiceps*). Além das 15 espécies, 2 microhilídeos (*Dermatonotus muelleri*, *Elachistocleis piauiensis*) também foram registrados nas poças temporárias de Cabaceiras em coletas anteriores. No entanto, por não

termos identificado nenhum indivíduo adulto de ambas as espécies durante o período do nosso estudo, elas não foram consideradas aqui.

Uso do Microhábitat e Temperaturas.—A grande maioria dos anuros visualizados nas poças temporárias utilizou mais de uma categoria de microhábitat (Fig. 2). Apenas *H. crepitans*, *L. caatingae*, *L. fuscus* e *P. cristiceps* utilizaram exclusivamente uma categoria. Categorias que ficam ao nível do solo foram utilizadas por todas as espécies, exceto *H. crepitans*, que utilizou exclusivamente a categoria parcialmente submerso. Nas categorias que ficam ao nível do solo, a maioria das espécies utilizou o solo exposto, e apenas *P. diplolister* e *P. cristiceps* utilizaram solo entre vegetação.

Dentro de Leptodactylidae, verificamos diferenças no uso do microhábitat entre as linhagens Leptodactylinae e Leiuperinae. *Leptodactylus caatingae*, *L. fuscus*, *Leptodactylus* cf. *macrosternum* e *L. troglodytes* tiveram uma maior proporção dos indivíduos utilizando solo exposto, no entanto, *P. albifrons*, *P. cicada* e *P. diplolister* tiveram maior proporção de indivíduos utilizando os corpos d'água, sejam parados, forrageando nas margens alagadas ou vocalizando parcialmente submersos. Apenas *Leptodactylus* cf. *macrosternum*, enquanto representante de Leptodactylinae, utilizou a categoria parcialmente submerso, com 33,3% dos indivíduos encontrados parados nas margens alagadas das poças ou vocalizando nesta categoria de microhábitat.

Entre os bufonídeos, *B. granulosus* utilizou cinco categorias de microhábitats, mas foi fortemente associado com solo exposto. *Bufo jimi* apresentou um caráter mais conservador, utilizando apenas duas categorias, com maior proporção de indivíduos estando parcialmente submersos. A família Hylidae foi composta por espécies mais plásticas em relação ao uso de microhábitat. *Scinax x-signatus* foi a espécie que utilizou a maior variedade, estando presente

em todas as categorias identificadas, seguida por *H. raniceps* e *P. nordestina* que utilizaram seis e *C. greeningi* que utilizou quatro.

O teste de Kruskal-Wallis indicou diferenças nas médias das temperaturas do ar ($H = 45,85, p < 0,001$) e do substrato ($H = 45,4591, p < 0,001$) utilizados pelas espécies. Uma análise através do teste de *Dunn* identificou diferenças simultâneas nas temperaturas do ar e do substrato entre as espécies *P. nordestina* e *S. x-signatus*, *P. nordestina* e *B. jimi*, e *P. nordestina* e *P. cicada*, e *L. troglodytes* e *B. jimi*. Espécies filogeneticamente relacionadas como *B. granulosus* e *B. jimi*, e *L. troglodytes* e *P. albifrons* também diferiram significativamente nas temperaturas do substrato (Tabela 2).

Hilídeos apresentaram as maiores larguras de nicho, sendo o maior valor encontrado em *H. raniceps* (5,00), seguida de *S. x-signatus* (4,31), *P. nordestina* (4,07) e *C. greeningi* (4,00). Apenas *Leptodactylus* cf. *macrosternum* como representante de outras famílias, apresentou valor de largura de nicho de microhabitat maior que 3,00. Os menores valores de largura de nicho de microhabitat foram encontrados em *L. caatingae*, *L. fuscus* e *P. cristiceps* (1,00).

Os maiores valores de sobreposição foram encontrados entre *L. caatingae* e *L. fuscus* (1,0), entre *H. crepitans* e *P. albifrons* (0,994) e *B. granulosus* e *L. caatingae* (0,976) e *B. granulosus* e *L. fuscus* (0,976). Ausência de sobreposição no nicho de microhabitat foi encontrada entre indivíduos das diferentes famílias (Tabela 3). A análise de modelo nulo gerou média de sobreposição observada de 0,45 e uma média esperada de 0,37. Comparações entre a média observada e esperada evidenciou que a probabilidade da média observada ser menor ou igual à esperada foi de 0,99, indicando ausência de estrutura.

Dieta.—Analisamos 538 estômagos de 15 espécies de anuros e contabilizamos um total de 5.646 itens consumidos, distribuídos em 28 categorias de presas (Tabela 4). O

371 percentual de estômagos vazios foi de 28,8% ($n = 155$). *Hypsiboas crepitans* e *L. caatingae*
372 não apresentaram itens alimentares nos estômagos analisados. Considerando todas as espécies
373 agrupadas, material vegetal foi o item mais frequente, presente em 52,0% dos estômagos
374 analisados e também apresentou a maior proporção numérica (28,7%) e volumétrica (24,4%).
375 Material vegetal também foi o item mais importante (35,03), seguido de besouros (20,87) e
376 formigas (15,16).

377 Considerando cada espécie individualmente, formigas e material vegetal foram os
378 itens mais importantes na dieta de *B. granulosus*; material vegetal e besouros em *B. jimi*;
379 coleópteros e material vegetal em *P. diplolister*; escorpiões em *P. cristiceps*; larvas de
380 lepidópteros em *C. greeningi* e *S. x-signatus*; baratas em *L. fuscus*; e colêmbolos em *P.*
381 *cicada*; material vegetal também foi o item mais importantes na dieta de *H. raniceps*, *P.*
382 *nordestina*, *Leptodactylus* cf. *macrosternum*, *L. troglodytes* e *P. albifrons* (Tabela 4).

383 Leptodactylinae composta por *L. fuscus*, *Leptodactylus* cf. *macrosternum* e *L.*
384 *troglodytes*, foi a linhagem que apresentou uma das maiores larguras de nicho alimentar
385 numérico e volumétrico entre os anuros. *Leptodactylus troglodytes* (6,58) apresentou a maior
386 largura numérica, seguida de *Leptodactylus* cf. *macrosternum* (4,49) e *P. cristiceps* (4,0). Os
387 menores valores foram encontrados para *P. cicada* (1,29), *B. granulosus* (1,89) e *C. greeningi*
388 (1,97). A maior largura volumétrica foi encontrada em *Leptodactylus* cf. *macrosternum*
389 (8,18), seguida por *P. nordestina* (7,07) e *P. cicada* (5,93).

390 A sobreposição de nicho alimentar entre pares de espécies resultou em valores que
391 variaram de 0,174 (*C. greeningi* vs. *L. fuscus*) a 0,934 (*B. granulosus* vs. *B. jimi*) (Tabela 5).
392 O maior valor encontrado nos bufonídeos evidencia uma forte similaridade na dieta que pode
393 estar relacionada com a origem filogenética das espécies. Valores altos entre pares de espécies
394 também foram encontrados em *Leptodactylus* cf. *macrosternum* vs. *P. nordestina* (0,902) e
395 em *C. greeningi* vs. *S. x-signatus* (0,894). Entre os Leptodactilídeos, os maiores valores de

sobreposição foram encontrados em *Leptodactylus* cf. *macrosternum* vs. *L. troglodytes* (0,869) e os menores valores de sobreposição entre pares de espécies, envolveram *P. cristiceps* e não ultrapassaram 0,464 (*P. cristiceps* vs. *P. diplolister*), sugerindo maior divergência de nicho alimentar entre esta espécie e as demais.

A análise de modelo nulo gerou uma média de sobreposição observada de 0,57 e uma média de sobreposição esperada de 0,45. Comparações entre a média observada e a média esperada evidenciaram que as chances da média observada ser menor ou igual à esperada foi de 1,00, indicando ausência de estrutura na taxocenose e altos índices de sobreposição no nicho alimentar.

A análise de agrupamento formou dois grupos fortemente similares: (i) composto pelos bufonídeos; (ii) composto pelos hilídeos e leptodactilíneos (Fig. 3). *Phyllomedusa nordestina*, *Leptodactylus* cf. *macrosternum* e *L. troglodytes*, foram as espécies com maior similaridade neste segundo grupo. Leiuperíneos (*P. albifrons*, *P. cicada* e *P. diplolister*) apresentaram uma dieta intermediária entre bufonídeos, hilídeos e leptodactilíneos. *Leptodactylus fuscus* foi a espécie que apresentou maior dissimilaridade na composição da dieta em relação a todas as outras espécies, seguido de *C. greeningi* e *P. cristiceps*.

Morfometria.—*Bufo jimi* foi a espécie que apresentou maior comprimento rostro-cloacal e *P. cicada* foi a espécie que apresentou o menor (Tabela 6). A Análise dos Componentes Principais para variáveis morfométricas revelou que o primeiro e segundo componentes explicaram 54,26% da variação total (Tabela 7). O gráfico de dispersão gerado a partir dos dois primeiros componentes principais revelou maior similaridade morfométrica entre bufonídeos e leiuperíneos e entre espécies da linhagem Leptodactylinae (Fig. 4). *Phyllomedusa nordestina* apresentou-se segregada do grupo formado por outros hilídeos. A análise do primeiro componente evidenciou que a distância inter-órbitas foi a variável de

maior relevância. O crescimento da distância inter-órbitas foi acompanhada da redução do comprimento da cabeça, distância olho-narina, comprimento da coxa, comprimento da tíbia, comprimento do pé e diâmetro do tímpano. O segundo componente teve a variável distância inter-narinas mais relevante. O crescimento da distância inter-narinas foi acompanhado da redução da distância inter-órbitas, distância olho-narina, distância inter-olhos, comprimento da coxa, comprimento da tíbia, diâmetro do tímpano.

Conservação Filogenética de Nicho.—Através de uma inspeção detalhada do cladograma, verificamos várias similaridades nas características ecológicas de espécies próximas filogeneticamente (Fig. 5). Hilídeos apresentaram as maiores larguras de nicho do microhábitat com valores similares e estiveram presentes em todas as categorias de microhábitat identificadas. Este padrão no uso do recurso e a adaptação morfológica presente unicamente no grupo (dedos com discos adesivos) sugerem a existência de efeito filogenético no uso do microhábitat na família Hylidae. Resultado similar foi encontrado em Leptodactyliformes, onde as espécies apresentaram baixa largura de nicho do microhábitat, sugerindo um caráter mais conservador no uso deste recurso.

Encontramos similaridades na composição da dieta em muitos pares de espécies filogeneticamente relacionadas, o que sugere a existência de conservação filogenética de nicho. *Scinax x-signatus* e *C. greeningi* exibiram preferência pelos mesmos itens alimentares (Fig. 5). O mesmo padrão foi observado nos bufonídeos, sendo besouros, formigas e material vegetal os itens mais importantes em ambas as espécies. Em Leiuperinae, todas as espécies apresentaram valores similares de largura de nicho alimentar numérico e volumétrico. *Physalaemus albifrons* e *P. cicada* foram as únicas espécies que apresentaram cupins na dieta, ainda assim, material vegetal e formigas foram os itens mais importantes. *Leptodactylus* cf. *macrosternum* e *L. troglodytes* foram as únicas espécies que apresentaram gastrópodes e

vertebrados em sua dieta e também apresentaram valores altos de largura de nicho numérico e volumétrico. Testes baseados em 9999 permutações de Monte Carlo revelaram a existência de conservação filogenética de nicho no uso de microhabitat em Hylidae e Leptodactyliformes, com a dicotomia basal explicando 29,34% da variação total. Em relação à composição da dieta, conservação filogenética de nicho foi detectada no gênero *Physalaemus* que, juntamente com os grupos Leiuperinae e Leptodactylinae, explicaram mais da metade da variação encontrada no conjunto de dados (Tabela 8).

DISCUSSÃO

Fatores ecológicos são frequentemente (e também tradicionalmente), citados como sendo determinantes dos padrões de uso dos recursos por espécies ou grupos de espécies em comunidades ecológicas (Dayton, 1971; Schoner, 1974). De fato, muitas investigações que envolveram estruturas de taxocenoses, focando diversas dimensões (*e.g.* distribuição espacial e temporal, dieta, uso de habitat e microhabitat), evidenciaram que interações competitivas entre os organismos são a principal força que rege a dinâmica dessas taxocenoses (Péfaur e Duellman, 1980; Seale, 1980; Vitt e Caldwell, 1994).

Contrariamente, mecanismos como mutualismo e facilitação (Bruno et al., 2003) e mais recentemente as relações evolutivas entre espécies ou grupos de espécies simpátricas (Harvey e Pagel, 1991; Eterovick e Fernandes, 2001; Mesquita et al., 2006), também tem sido indicados como processos importantes na regulação dos padrões no uso dos recursos. Investigações que consideram a relevância do aporte filogenético defendem que padrões ecológicos atuais podem ser regidos pelas relações evolutivas entre as espécies (Wiens e Grahnan, 2005; Losos, 2008).

471 *Microhábitat e Temperaturas.*—Temperatura exerce forte influência na biologia de

472 anuros (Stebbins e Cohen, 1995). Aspectos fisiológicos fazem com que a temperatura

473 corporal dos anfíbios seja fortemente associada com a temperatura do ambiente circundante,

474 assim os animais podem ganhar ou perder calor facilmente para o substrato e para o ar

475 (Duellman e Trueb, 1994), necessitando de microhábitats ideais que garantam a sobrevivência

476 (Mayhel, 1965). Em uma via paralela, aspectos da termoregulação em anfíbios também estão

477 associados com taxas de desenvolvimento e aquisição de energia (Duellman e Treub, 1994).

478 O aumento da temperatura do corpo geralmente é acompanhado do aumento das taxas de

479 digestão, que por sua vez, potencializam o desenvolvimento corporal e aquisição de gordura

480 (Duellman e Trueb, 1994), além do desempenho motor (Putnam e Bennett, 1981).

481 Em nosso estudo não encontramos um padrão claro acerca da preferência de

482 temperaturas. Valores de temperaturas do ar e do substrato foram similares, independente da

483 família, apesar das diferenças significativas encontradas entre pares de espécies. Em espécies

484 próximas filogeneticamente como *P. nordestina* e *S. x-signatus*, as diferenças nas médias das

485 temperaturas do ar e do substrato parece estar mais associadas ao tipo de microhábitat

486 utilizado do que a uma tentativa de evitar competição já que ambas utilizaram categorias de

487 microhábitats similares, mas apresentaram altos valores de largura de nicho espacial.

488 Anfíbios de diferentes espécies dentro de uma mesma área geográfica podem

489 apresentar uma carga genética similar para tolerância térmica, determinada por pressões

490 seletivas (Stebbins e Cohen, 1995; Duellman e Trueb, 1994), e consequentemente, faixas

491 similares de seleção de temperaturas. A existência de apenas espécies noturnas na taxocenose

492 de Cabaceiras e o padrão de seleção de temperaturas sugerem que aspectos termoregulatórios

493 exercem pouca influência como um fator determinante de uso do espaço no horário de

494 atividade utilizado.

Hilídeos mostraram-se mais plásticos, possuindo maiores larguras de nicho do microhabitat. Contrariamente, Leptodactylifomes mostraram-se mais conservativos com menores larguras de nicho. A maior largura de nicho e o uso de sítios verticais por hilídeos já foram evidenciados em muitos estudos sobre estrutura espacial de comunidade de anuros (Cardoso et al., 1989; Pombal, 1997; Bertoluci e Rodrigues, 2002). A capacidade de utilizar uma maior variedade de sítios é fortemente associada com o aspecto morfológico do grupo (Duellman e Trueb, 1994), que possibilita a segregação no uso do espaço, assim como a redução de competição (Cardoso et al., 1989; Afonso e Eterovick, 2007).

Espécies relacionadas filogeneticamente utilizaram microhabitats similares na taxocenose de Cabaceiras, no entanto, diferiram na proporção do uso. Bufonídeos foram fortemente associados ao solo exposto, mas *B. jimi* apresentou maior quantidade de indivíduos utilizando corpos d'água em relação ao congênico *B. granulatus*. Similarmente, *P. albifrons*, *P. cicada* e *P. diplolister* estiveram fortemente associados à corpos d'água, ainda assim, *P. cicada* apresentou relevante quantidade de indivíduos utilizando solo exposto e buracos, ao passo que *P. diplolister* também utilizou solo em meio à vegetação. Este mesmo padrão de distribuição nos microhabitats foi relatado por Afonso e Eterovick (2007) na taxocenose de Santuário do Caraça no Sudeste do Brasil, onde *Scinax luizotavioi* e *Dendropsophus minutus* estiveram presentes nos mesmos habitats e microhabitats, apresentando alta sobreposição, mas utilizaram porções diferenciadas do microhabitat indicando que a partição de recursos ocorre em uma escala intermediária. Ainda assim, a ausência de estrutura no uso do microhabitat para a taxocenose de Cabaceiras, indica ausência de competição e sugere que os recursos são abundantes.

O uso de habitats e microhabitats por anuros pode ser determinado por aspectos reprodutivos relacionados à restrições filogenéticas (Zimmerman e Simberloff, 1996). Vieira et al. (2009) compilaram dados de modos reprodutivos de 44 espécies de anuros da Caatinga e

520 evidenciaram relação entre modos reprodutivos e uso de microhábitats específicos.
521 Comparando nossos dados com os dados de Vieira et al. (2009), algumas espécies
522 apresentaram o uso de microhabitat compatível com as exigências reprodutivas. No entanto,
523 considerando que não investigamos apenas indivíduos em atividade reprodutiva, esta relação
524 não ficou bem evidente.

525

526 *Composição da Dieta.*—Anuros frequentemente são considerados predadores
527 oportunistas, com alimentação que varia sazonalmente, a depender da disponibilidade dos
528 tipos de presa (Wells, 2007; Toft, 1980a). Ainda assim, existem evidências de níveis de
529 especialização na dieta do grupo que possibilitam a classificação entre diferentes guildas: (i)
530 especialistas em formigas, (ii) não-especialistas em formigas e (iii) generalistas (Toft, 1980b).

531 Padrões na dieta estão frequentemente associados com traços morfológicos e
532 comportamentais, com especializações em diferentes presas decorrentes de diferenças na
533 forma do corpo e no comportamento de forrageio (Toft, 1980b; Vitt e Caldwell, 1994). No
534 entanto, especialização no tipo de presa pode exibir um tênue traço filogenético, sendo muitas
535 vezes guiado por fatores ecológicos (Toft, 1995).

536 Na taxocenose de Cabaceiras, espécies próximas filogeneticamente tiveram altos
537 valores de sobreposição como em *B. jimi* e *B. granulosus*; *C. greeningi* e *S. x-signatus*; *H.*
538 *raniceps* e *P. nordestina*; e *Leptodactylus* cf. *macrosternum* e *L. troglodytes*, sugerindo
539 influência da conservação filogenética de nicho na composição da dieta (e.g., Mesquita et al.,
540 2006). No entanto, valores de sobreposição também foram altos entre espécies não
541 relacionadas filogeneticamente, como *P. nordestina* e *Leptodactylus* cf. *macrosternum*; *B.*
542 *jimi* e *Leptodactylus* cf. *macrosternum*; e *B. jimi* e *P. diplolister*.

543 A alta sobreposição entre *B. jimi* e *B. granulosus*, com a dieta dominada
544 primariamente por formigas e besouros, é consistente com o padrão observado em outros

545 estudos (Evans e Lampo, 1996; Rosa et al., 2002; Sabagh e Carvalho-e-Silva, 2008; Duré et
546 al., 2009), sendo bufonídeos considerados forrageadores ativos especialistas em formigas,
547 sugerindo forte efeito filogenético no clado. Vences et al. (1998) sugeriram que traços
548 ecológicos na dieta dos bufonídeos são fortemente marcadas por traços filogenéticos. Isacch e
549 Barg (2002) tiveram a mesma conclusão e sugeriram que a ausência de dentes em Bufonidae
550 é uma limitação morfológica que converge à alimentação preferencialmente por formigas. No
551 entanto, a maior largura de nicho numérico e volumétrico observada em *Bufo jimi* em relação
552 a *B. granulatus* pode ser explicada por conta do maior tamanho corporal de *B. jimi*, que
553 possibilita comer presas de diversos tamanhos (Wells, 2007).

554 O alto índice de sobreposição entre *C. greeningi* e *S. x-signatus*, que exibiram
555 preferência por larvas de lepidóptera, pode estar associado ao uso dos microhabitats verticais.
556 Padrão similar também foi encontrado para *H. raniceps* e *P. nordestina*. A maior similaridade
557 na composição da dieta evidenciada entre Hylidae e Leptodactylinae através da Análise de
558 Agrupamento, pode estar relacionada com o padrão alimentar mais generalista observada
559 nestes clados, consumindo proporções similares de muitos tipos de presas.

560 Em relação a *P. nordestina*, comparação com estudos de *Phyllomedusa azurea* (= *P.*
561 *hypochondrialis*) na Argentina, indicou alta similaridade na dieta, com ambas as espécies
562 alimentando-se principalmente de Diptera, o que sugere influência filogenética (Duré, 1999).
563 Lima et al. (2010) investigaram as dietas de *Phyllomedusa rohdei* e *Phyllomedusa*
564 *burmeisteri* em Ilhéus, no sul do Estado da Bahia, Brasil e identificaram alta sobreposição na
565 dieta das espécies. Os autores caracterizaram *P. rohdei* e *P. burmeisteri* como não
566 especialistas em formigas, consumindo preferencialmente presas grandes e com pouca
567 quitina, como larvas de lepidóptera, ortóptera, aranhas e besouros. Apesar de larvas de
568 lepidóptera e ortóptera terem apresentando pouca relevância na dieta de *P. nordestina* em

Cabaceiras, a presença de dípteras, lepidópteras, besouros e aranhas é consistente com os resultados encontrados para espécies congêneras (Duré 1999; Lima et al., 2010).

Os valores elevados de sobreposição entre espécies não relacionadas encontrado na taxocenose podem ter duas explicações: (i) a complementaridade de nicho, que ocorre quando duas espécies apresentam grande sobreposição em uma dimensão de nicho, e possuem pouca ou nenhuma sobreposição em outra dimensão, reduzindo a competição e possibilitando a coexistência (Pianka, 1973; Schoener, 1974). Neste caso, *P. nordestina* e *Leptodactylus* cf. *macrosternum* apresentaram elevada sobreposição na dieta, mas segregação no uso do microhábitat sugerindo a existência da complementaridade de nicho, ou (ii) a disponibilidade de presa não é um recurso limitante para os anuros (Toft, 1980a, Pianka, 1973). A análise de modelo nulo indicou ausência de estrutura no componente da dieta e provável ausência de competição, indicando também que o recurso não é um fator limitante e possivelmente permite elevados índices de sobreposição.

A presença de material vegetal na dieta de anuros tem sido frequentemente citada como acidental (Evans e Lampo, 1996). No entanto, alguns registros têm sugerido que o consumo pode ser proposital, como estratégia alimentar (Anderson et al., 1999; Santos et al., 2004; Silva e Britto-Pereira, 2006). Na taxocenose de Cabaceiras, todas as espécies apresentaram material vegetal em seus estômagos sendo que para *B. jimi*, *H. raniceps*, *P. nordestina*, *Leptodactylus* cf. *macrosternum*, *L. troglodytes* e *P. albifrons*, foi o item de maior importância. O consumo de material vegetal por anuros pode ser uma forma alternativa de suprimento d'água e sais minerais, prevenindo a desidratação (Anderson et al., 1999). Considerando a grande relevância de material vegetal na dieta de muitas espécies e também considerando a severa imposição do hábitat, com acentuado período de seca, acreditamos aqui, que o consumo de material vegetal pode ser uma estratégia contra a desidratação (Anderson et al., 1999), evidenciando forte efeito ecológico na dieta da taxocenose.

594

595 *Morfometria.*—Usualmente, tamanho e forma do corpo estão fortemente associados
596 com traços ecológicos e comportamentais. A existência de divergência na forma do corpo
597 entre espécies ou grupos de espécies, pode refletir diferentes especializações para o consumo
598 da presa ou uso de microhábitats específicos que garantam um maior desempenho no uso do
599 recurso (Toft, 1980b; Colli et al., 1992; Irschick et al., 1997).

600 A análise morfométrica dos anuros de Cabaceiras evidenciou similaridade morfológica
601 entre espécies próximas filogeneticamente. *Hypsiboas raniceps* e *H. crepitans*, *L. troglodytes*
602 e *L. caatingae*, *P. albifrons* e *P. diplolister*, mostraram-se fortemente agrupadas no espaço
603 morfométrico, indicando que a forma do corpo é um traço conservado. No entanto, indivíduos
604 da linhagem Leiuperinae ocuparam espaço morfológico diferente dos indivíduos da linhagem
605 Leptodactylinae, evidenciando diferenças na forma do corpo em Leptodactylidae. Diferenças
606 na forma do corpo entre espécies próximas filogeneticamente pode ser determinada por
607 fatores ecológicos, permitindo o uso diferencial do espaço e reduzindo competição (Colli et
608 al., 1992). Neste caso, a segregação no espaço morfométrico e no uso do microhábitat
609 evidenciada entre Leiuperinae e Leptodactylinae poderia ser determinada por fatores
610 ecológicos.

611 De maneira geral, as variáveis da cabeça mostraram-se muito mais relevantes para
612 agrupar as espécies que as demais variáveis corporais. Este padrão morfológico sugere que a
613 forma do corpo pode ser fortemente influenciada pelo padrão de desenvolvimento e
614 crescimento em poças temporárias. Muitos estudos têm revelado os efeitos dos níveis de
615 secagem, permanência de poças e densidade de indivíduos nos traços da história de vida de
616 anuros (Leips et al., 2000; Márquez-García et al., 2009). Márquez-García et al. (2009) em
617 estudo com indivíduos recém metamorfoseados de *Bufo spinulosus* (= *Rhinella spinulosa*) em
618 poças temporárias no Andes chileno, encontraram relação significativa entre variação

619 morfológica e nível de secagem das poças, sendo que indivíduos que se desenvolveram em
620 poças mais efêmeras tiveram o diâmetro do olho, distância nariz-boca e comprimento dos
621 membros posteriores reduzidos. Provavelmente, a pouca relevância de algumas variáveis
622 corporais no aspecto morfológico dos anuros estudados são decorrentes do desenvolvimento
623 em poças temporárias, indicando que as condições ambientais afetam a forma do corpo, com
624 efeitos diferenciados nos diferentes táxons.

625

626 *Conservação Filogenética de Nicho.*—A existência de efeito filogenético significativo
627 no nó Hylidae/Leptodactilyformes considerando o uso de microhábitat, e em *Physalaemus*
628 considerando a dieta, é consistente com o padrão ecológico observado em outras taxocenoses
629 de anuros. O efeito filogenético no uso do microhábitat para a dicotomia basal corrobora a
630 clara segregação ecológica evidenciada entre Hylidae e Leptodactilyformes e indica que o
631 efeito filogenético ocorreu cedo na história evolutiva dos anuros. A influência do aspecto
632 evolutivo relacionados à morfologia, com a presença de dedos aderentes em híldeos,
633 possibilitou o uso de microhábitats diferenciados e a capacidade de explorar novos recursos
634 (Cardoso et al., 1989; Bertoluci e Rodrigues, 2002; Eterovick et al., 2010). Contrariamente,
635 bufonídeos e leptodactíldeos e o odontoprínídeo, continuaram limitados ao uso do solo ou da
636 água (parcialmente submersos) (Cardoso et al., 1989; Prado e Pombal, 2005), refletindo um
637 padrão mais basal (Wells, 2007).

638 Embora o efeito filogenético na dieta tenha sido detectado apenas no grupo
639 *Physalaemus*, diversos grupos do clado Leptodactylidae apresentaram relevância na
640 explanação da variação encontrada na Ordenação Filogenética Canônica, sugerindo que a
641 dieta de toda a linhagem é influenciada pelo componente histórico. Estudos sobre dieta,
642 frequentemente relatam cupins e formigas como itens relevantes para Leiuperinae (Vitt e
643 Caldwell, 1994; Moreira e Barreto, 1996; Santos et al., 2003; Santana e Juncá, 2007; Araújo

644 et al., 2009). Santana e Juncá (2007) chegaram a relatar que uma população de *P. cicada* da
645 Chapada Diamantina, Brasil, é especialista em cupins, com alto índice de consumo tanto na
646 estação seca quanto na chuvosa.

647 Em nosso estudo, cupim foi um item de pouca relevância na dieta de *P. cicada*. Ainda
648 assim, a presença de cupins apenas na dieta de *P. cicada* e *P. albifrons*, com grande
649 relevância na dieta deste último, indica um possível traço filogenético na dieta de
650 *Physalaemus*. De forma similar, a dieta de *P. diplolister* foi fortemente marcada pela presença
651 de besouros e formigas, corroborando resultados encontrados em populações das dunas do rio
652 São Francisco, no Estado da Bahia (Santos et al., 2003), sendo uma evidência de fatores
653 históricos na dieta da espécie. Por outro lado, a grande quantidade de cupins na dieta de
654 anuros pode estar relacionada com sua disponibilidade e abundância decorrentes da
655 sazonalidade (Santos et al., 2003). Neste caso, a preferência pelo item alimentar pode estar
656 mais associada com a estrutura ambiental local do que a um padrão geral. Rose et al. (2002)
657 estudando uma população de *Physalaemus gracilis* no Uruguai, também não encontraram
658 relevância de cupim na dieta da espécie, sendo colêmbolos, acaros e formigas os itens mais
659 importantes. De fato, a carência de estudos sobre a história natural de anuros na Caatinga
660 impossibilita comparações com outras populações e dificulta conclusões sobre o padrão
661 alimentar observado.

662 A investigação da conservação filogenética de nicho tem providenciado informações
663 relevantes sobre interações ecológicas em taxocenoses. No entanto, em anuros, a detecção da
664 influência da conservação filogenética de nicho pode ser extremamente difícil, porque os
665 indivíduos tendem a apresentar grande plasticidade no uso do recurso (Vitt e Caldwell, 1994,
666 Eterovick e Fernandes, 2001; Eterovick et al., 2010). Em geral, estudos que consideraram a
667 existência de traços filogenéticos em comunidade de anuros, também consideraram a
668 influência de fatores ecológicos recentes em algum momento da interação entre indivíduos

(Ziimmerman e Simberloff, 1996; Eterovick et al., 2010), sugerindo que ambos traços filogenéticos e ecológicos regem juntas a dinâmica das taxocenoses.

Agradecimentos.—Somos gratos a Severino, Rosa e Anselmo pela autorização de entrada no sítio Junco e por todo o suporte. Agradecemos a Paula C. Eterovick, Frederico G. R. França e Adrian A. Garda pelas valiosas sugestões. A Airan Protázio, Lucas Cavalcante e Sonia Carvalho pela ajuda nos trabalhos de campo e sugestões. Agradecemos a Capes pela bolsa estudantil a A. S. Protázio e ao CNPq pela bolsa estudantil a R. L. Albuquerque e bolsa de produtividade a D. O. Mesquita. Ao ICMbio pela autorização de coleta (nº 30122-1).

LITERATURA CITADA

- AFONSO, L.G., E P.C. ETEROVICK. 2007. Microhabitat choice and differential use by anurans in forest streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 41:937-948.
- ANDERSON, A.M., D.A. HAUKOS, E J.T. ANDERSON. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa Wetlands of Northwest Texas. *Copeia* 1999:515-520.
- ARAÚJO, M.S., D.I. BOLNICK, L.A. MARTINELLI, A.A. GIARETTA, E S. F. DOS REIS. 2009. Individual-level diet variation in four species of Brazilian frogs. *Journal of Animal Ecology* 78:848-856.
- AVERY, R.A. 1978. Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (*Podarcis muralis* and *P. sicula*) from central Italy. *Journal of Animal Ecology* 47:143-158.
- AYRES, M., M. AYRES JR., B.L. AYRES, E A.A.S. Santos. 2007. BioEstat. 5.0: Aplicações Estatística nas Áreas das Ciências Bio-Médicas. 5 ed. Sociedade Civil Mamirauá, MCT-CNPq, Brasil.

694 BERTOLUCI, J., E M.T. RODRIGUES. 2002. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats
695 de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do Sudeste
696 do Brasil. Papéis Avulso de Zoologia 42:287-297.

697 BRUNO, J.F., J.J. STACHOWICZ, E M.D. BERTNESS. 2003. Inclusion of facilitation into
698 ecological theory. Trends in Ecology and Evolution 18:119-125.

699 CARDOSO A.J., G.V. ANDRADE, E C.F.B. HADDAD. 1989. Distribuição espacial em
700 comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Biologia
701 49:241–249.

702 COLLI, G.R., A.F.B. ARAÚJO, R. SILVEIRA, E F. ROMA. 1992. Niche partitioning and
703 morphology of two syntopic *Tropidurus* (Sauria: Tropiduridae) in Mato Grosso, Brazil.
704 Journal of Herpetology 26:66-69.

705 CONNELL, J.H. 1980. Diversity and coevolution competitors, or the ghost of competition past.
706 Oikos 35:131-138.

707 DAYTON, P.K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision
708 and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. Ecological
709 Monographs 41:351-389.

710 DUELLMAN W., E L. TRUEB. 1994. Biology of amphibians. The John Hopkins Univ. Press,
711 USA.

712 DURÉ, M.I. 1999. *Phyllomedusa hypochondrialis*: diet. Herpetological Review 30:92.

713 DURÉ, M.I., A.I. KEHR, E E.F. SCHAEFER. 2009. Niche overlap and resource partitioning
714 among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from northeastern Argentina.
715 Phyllomedusa 8:27-39.

716 ETEROVICK, P.C., E G.W. FERNANDES. 2001. Tadpole distribution within montane meadow
717 streams at the Serra do Cipó, southeastern Brazil: ecological or phylogenetic constraints?
718 Journal of Tropical Ecology 17:683–693.

719 ETEROVICK, P.C., C.R. RIEVERS, K. KOPP, M. WACHLEVSKI, B.P. FRANCO, C.J. DIAS, I.M.
 720 BARATA, A.D.M. FERREIRA, E L.G. AFONSO. 2010. Lack of phylogenetic signal in the
 721 variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology* 24:1-
 722 24.
 723 EVANS, M., E M. LAMPO. 1996. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *Journal of Herpetology*
 724 30:73-76.
 725 FELSENSTEIN, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*
 726 125:1-15.
 727 GAUSE, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Hafner, USA.
 728 GIANNINI, N.P. 2003. Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology* 52:684-695.
 729 GIULIETTI, A.M., A.L. BOCAGE NETA, A.A.J.F. CASTRO, C.F.L. GAMARRA-ROJAS, E.V.S.B.
 730 SAMPAIO, J.F. VIRGÍNIO, L.P. QUEIROZ, M.A. FIGUEIREDO, M.J.N. RODAL, M.R.V.
 731 BARBOSA, E R.M. HARLEY. 2007. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga.
 732 Pp.173-188 in J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca, e L.V. Lins (Org.),
 733 Biodiversidade da Caatinga: Área e Ações Prioritárias para Conservação. Ministério do
 734 Meio Ambiente, Brasil.
 735 GOTELLI, N.J. 2007. *Ecologia*. Planta, Brasil.
 736 GOTELLI, N.J., E G.R. GRAVES. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Inst. Press, USA.
 737 GOTELLI N.J., E G.L. ENTSMINGER. 2005. *EcoSim: Null models software for ecology*.
 738 Acquired Intelligence Inc & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465.
 739 <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
 740 GRAHAM, C.H., S.R. RON, J.C. SANTOS, C.J. SCHNEIDER, E C. MORITZ. 2004. Integrating
 741 phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in
 742 dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781-1793.

743 HAMMER, Ø. 2009. Past: Paleontological Statistics Version 1.94b Reference Manual. Natural
 744 History Museum Univ. of Oslo, Norway.

745 HAMMER, Ø., D.A.T. HARPER, E P.D. RYAN. 2001. Past: paleontological statistics software
 746 package for education and data analysis. Disponível em:
 747 <<http://folk.uio.no/ohammer/past/>>. Acesso em: 19 de mar de 2011.

748 HARVEY, P.H., E M.D. PAGEL. 1991. The Comparative Method in Evolutionary Biology.
 749 Oxford Univ. Press, USA.

750 HAWKINS, B.A., J.A.F. DINIZ-FILHO, C.A. JARAMILLO, E S.A. SOELLER. 2007. Climate, niche
 751 conservatism, and the global bird diversity gradient. The American Naturalist 170:S16-
 752 S27.

753 IRSCHICK, D.J., L.J. VITT, P. ZANI, E J.B. LOSOS. 1997. A comparison of evolutionary
 754 radiations in Mainland and West Indian *Anolis* lizards. Ecology 78:2191-2203

755 ISACCH, J.P., E M. BARG. 2002. Are bufonid toads specialized ant-feeders? a case test from the
 756 Argentinian flooding pampa. Journal of Natural History 36:2005-2012.

757 JOLICOEUR, P. 1963. The multivariate generalization of the allometry equation. Biometrics
 758 19:497-499.

759 KEMBEL, S.W., E S.P. HUBBELL. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree
 760 community. Ecology 87:S86-S99.

761 LEIPS, J., M.G. MCMANUS, E J. TRAVIS. 2000. Response of treefrog larvae to drying ponds:
 762 comparing temporary and permanent pond breeders. Ecology 81:2997-3008.

763 LEVINS, D. 1982. Evolution in communities near equilibrium. Pp. 17-50 in M. L. Cody, e J.
 764 M. Diamond (Eds.), Ecology and Evolution of Communities. The Belknap Press of
 765 Havard Univ. Press, USA.

766 LIMA, J.E.P., D. RÖDDER, E M. SOLÉ. 2010. Diet of two sympatric *Phyllomedusa* (Anura:
 767 Hylidae) species from a cacao plantation in southern Bahia, Brazil. North-Western
 768 Journal of Zoology 6:13-24.

769 LOSOS, J.B. 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. Ecology 77:1344-1354.

770 LOSOS, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship
 771 between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. Ecology
 772 Letters 11:995-1007.

773 LOVETTE, I.J., E W.M. HOCHACHKA. 2006. Simultaneous effects of phylogenetic niche
 774 conservatism and competition on avian community structure. Ecology 87:S14-S28.

775 MÁRQUEZ-GARCÍA, M., M. CORREA-SOLIS, M. SALLABERRY, E M.A. MÉNDEZ. 2009. Effects
 776 of pond drying on morphological and life-history traits in the anuran *Rhinella spinulosa*
 777 (Anura: Bufonidae). Evolutionary Ecology Research 11:803-815.

778 MARTINS, E.P. 1995. Phylogenies and comparative data, a microevolutionary perspective.
 779 Philosophical Transactions of the Royal Society B. 349:85-91.

780 MAYHEW, W.W. 1965. Adaptations of the amphibian, *Scaphiopus couchi*, to desert
 781 conditions. American Midland Naturalist 74:95-109.

782 MENGE, B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of
 783 predation, competition and environmental heterogeneity. Ecological Monographs 46:355-
 784 393.

785 MESQUITA, D.O., G.R. COLLI, F.G.R. FRANÇA, E L.J. VITT. 2006. Ecology of a Cerrado lizard
 786 assemblage in the Jalapão region of Brazil. Copeia 2006:460-471.

787 MOREIRA, G., E L. BARRETO. 1996. Alimentação e variação sazonal na frequência de capturas
 788 de anuros em duas localidades do Brasil central. Revista Brasileira de Zoologia 13:313-
 789 320.

790 NAPOLI, M.F., E B.V.S. PIMENTA. 2009. A new species of the *Bokermannohyla circumdata*
791 group (Anura: Hylidae) from the coastal forests of Bahia, Northeastern Brazil. *Copeia*
792 2009:674-683.

793 NASCIMENTO, L.B., U. CARAMASCHI, E C.A.G. CRUZ. 2005. Taxonomic review of the species
794 groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with revalidation of the genera
795 *Engystomops* Jiménez-De-La-Espada, 1872 and *Eupemphix* Steindachner, 1863
796 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional* 63:297-320.

797 PÄCKERT, M., J. MARTENS, J. KOSUCH, A.A. NAZARENKO, E M. VEITH. 2003. Phylogenetic
798 signal in the song of crests and kinglets (Aves: *Regulus*). *Evolution* 57:616-629.

799 PÉFAUR, J.E., E W.E. DUELLMAN. 1980. Community structure in high andean herpetofaunas.
800 *Transactions of the Kansas Academy of Science* 83:45-65.

801 PETERSON, T.A., J. SOBERÓN, E V. SÁNCHEZ-CORDERO. 1999. Conservatism of ecological
802 niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.

803 PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and*
804 *Systematic* 4:53-74.

805 PIANKA, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins, USA.

806 POMBAL JR., J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça
807 permanente na serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*
808 57:583-594.

809 PONSSA, M.L. 2008. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the
810 *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological*
811 *Systematics and Evolutionary Research* 46:249-266.

812 PRADO, G.M., E J.P. POMBAL JR. 2005. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um
813 brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu*
814 *Nacional* 63:685-705.

815 PUTNAM, R.W., E A.F. BENNETT. 1981. Thermal dependence of behavioural performance of
816 anuran amphibians. *Animal Behaviour* 29:502-509.

817 PYRON, R.A., E J.J. WIENS. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800
818 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians.
819 *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543-583.

820 RICHARDSON, J.M.L. 2001. The relative roles of adaptation and phylogeny in determination of
821 larval traits in diversifying anuran lineages. *The American Naturalist* 157:282-299.

822 RICHARDSON, J.M.L. 2002. A comparative study of phenotypic traits related to resource
823 utilization in anuran communities. *Evolutionary Ecology* 16:101–122.

824 RICKLEFS, R.E., D. COCHRAN, E E.R. PIANKA. 1981. A morphological analysis of the structure
825 of communities of lizards in desert habitats. *Ecology* 62: 1474-1483.

826 ROELANTS, K., D.J. GOWER, M. WILKINSON, S.P. LOADER, S.D. BIJU, K. GUILLAUME, L.
827 MORIAU, E F. BOSSUYT. 2007. Global patterns of diversification in the history of modern
828 amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:887-892.

829 ROSA, I., A. CANAVERO, R. MANEYRO, D.E. NAYA, E A. CAMARGO. 2002. Diet of four
830 sympatric anuran species in a temperate environment. *Boletín de la Sociedad Zoológica*
831 *del Uruguay* 13:12-20.

832 ROUGHGARDEN, J. E J. DIAMOND. 1986. Overview: the role of species interactions in
833 community ecology. Pp. 333-343 in J. Diamond e T. J. Case (Eds.), *Community Ecology*,
834 Harper and Row, USA.

835 RYAN, M.J. 1986. Factors influencing the evolution of acoustic communication: biological
836 constraints. *Brain, Behavior and Evolution* 28:70-82.

837 SABAGH, L.T., E A.M.P.T. CARVALHO-E-SILVA. 2008. Feeding overlap in two sympatric
838 species of *Rhinella* (Anura: Bufonidae) of the Atlantic Rain Forest. *Revista Brasileira de*
839 *Zoologia* 25:247–253.

840 SAMPAIO, E.V.S.B. 2010. Características e potencialidades Pp. 29-48 in M.A. Gariglio,
 841 E.V.S.B. Sampaio, L.A. Cestaro, e P.Y. Kageyama (Eds.), Uso Sustentável e
 842 Conservação dos Recursos Florestais da Caatinga. Serviço Florestal Brasileiro, Brasil.

843 SANTANA, A.S., e F.A. JUNCÁ. 2007. Diet of *Physalaemus* cf. *cicada* (Leptodactylidae) and
 844 *Bufo granulatus* (Bufonidae) in a semideciduous forest. Brazilian Journal of Biology
 845 67:125-131.

846 SANTOS, E.M., A.V. ALMEIDA, e S.D. VASCONCELOS. 2004. Feeding habits of six anuran
 847 (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in Northeastern Brazil. Iheringia Série
 848 Zoologia 94:433-438.

849 SANTOS, J.W.A., R.P. DAMASCENO, e P.L.B. ROCHA. 2003. Feeding habits of the frog
 850 *Pleurodema diplolistris* (Anura, Leptodactylidae) in Quaternary sand dunes of the Middle
 851 Rio São Francisco, Bahia, Brazil. Phyllomedusa 2:83-92.

852 SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185:27-39.

853 SEALE, D.B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and
 854 competition in a pond ecosystem. Ecology 61:1531-1550.

855 SILVA, H.R., e BRITTO-PEREIRA, M.C. 2006. How much fruit do fruit-eating frogs eat? an
 856 investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). Journal of
 857 Zoology 207:692-698.

858 SIMPSON, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature. 163:168.

859 SOMERS, K.M. 1986. Multivariate allometry and removal of size with principal component
 860 analysis. Systematic Zoology 35:359-368.

861 STEBBINS, R.C., e N.W. COHEN. 1995. A Natural History of Amphibians. Princeton Univ.
 862 Press, USA.

863 SWENSON, N.G., B.J. ENQUIST, J. THOMPSON, E J.K. ZIMMERMAN. 2007. The influence of
 864 spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*
 865 88:1770-1780.

866 TER BRAAK, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for
 867 multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167-1179.

868 TILMAN, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton Univ. Press,
 869 USA.

870 TOFT, C.A. 1980a. Seasonal variation in populations of panamanian litter frogs and their prey:
 871 a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia* 47:34-38.

872 TOFT, C.A. 1980b. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal
 873 tropical environment. *Oecologia* 45:131-141.

874 TOFT, C.A. 1995. Evolution of diet specialization in poison-dart frogs (Dendrobatidae).
 875 *Herpetologica* 51:202-216

876 TRAVIS, J. 1983. Variation in growth and survival of *Hyla gratiosa* larvae in experimental
 877 enclosures. *Copeia* 1983:232-237.

878 TRIPLEHORN, C.A., E N.F. JOHNSON. 2004. *Borror and Delong's Introduction of the Study*
 879 *Insects*. Thomson Brooks/Cole, USA.

880 VELLOSO, A.L., E.V.S.B. SAMPAIO, E F.G.C. PAREYN. (Eds.). 2002. *Ecorregiões Propostas*
 881 *para o Bioma Caatinga*. Associação Plantas do Nordeste; The Nature Conservancy do
 882 Brasil, Brasil.

883 VENCES, M., F. GLAW, E W. BÖHME. 1998. Evolutionary correlates of microphagy in alkaloid-
 884 containing frogs (Amphibia: Anura). *Zoologischer Anzeiger* 236:217-230.

885 VIEIRA, W.L.S., G.G. SANTANA, E C. ARZABE. 2009. Diversity of reproductive modes in
 886 anurans communities in the Caatinga (dryland) of northeastern Brazil. *Biodiversity and*
 887 *Conservation* 18:55-66.

888 VITT, L.J., E J.P. CALDWELL. 1994. Resource utilization and guild structure of small
889 vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *Journal of Zoology* 234:463-476.

890 VITT, L.J., E E.R. PIANKA. 2005. Deep history impacts present-day ecology and biodiversity.
891 *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102:7877-7881.

892 VITT, L.J., S.S. SARTORIUS, T.C.S. ÁVILA-PIRES, M.C. ESPÓSITO, E D.B. MILES. 2000. Niche
893 segregation among sympatric amazonian teiid lizards. *Oecologia* 122:410-420.

894 WEBB, C.O., D.D. ACKERLY, M.A. MCPEEK, E M.J. DONOGHUE. 2002. Phylogenies and
895 community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematic* 33:475–505.

896 WELLS, K.D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The Univ. of Chicago Press,
897 USA.

898 WIENS, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the
899 origin of species. *Evolution* 58:193-197.

900 WIENS, J.J. 2007. Global patterns of diversification and species richness in amphibians. *The*
901 *American Naturalist* 170:S86-S106.

902 WIENS, J.J., E C.H. GRAHAM. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and
903 conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:519-
904 539.

905 WIENS, J.J., D.D. ACKERLY, A.P. ALLEN, B.L. ANACKER, L.B. BUCKLEY, H.V. CORNELL, E.I.
906 DAMSCHEN, T.J. DAVIES, J.A. GRYTNES, S.P. HARRISON, B.A. HAWKINS, R.D. HOLT, C.M.
907 MCCAIN, E P.R. STEPHENS. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology
908 and conservation biology. *Ecology Letters* 13:1310-1324.

909 WINEMILLER, K.O., E E.R. PIANKA. 1990. Organization in natural assemblages of desert
910 lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60:27-55.

911 ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, USA.

912 ZELDITCH, M.L., D.L. SWIDERSKI, H.D. SHEETS, E W.L. FINK. 2004. Geometric
913 Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Acad. Press, USA.
914 ZIMMERMAN B., E D. SIMBERLOFF. 1996. An historical interpretation of habitats use by frogs
915 in a Central Amazonian Forest. Journal of Biogeograph 23:27-46.
916
917

918 TABELA 1.—Características das poças temporárias amostradas entre maio de 2010 e agosto de
 919 2011 em Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

Poças	Coordenadas	Elevação (m)	Tamanho máximo (m ²)	Profundidade máxima (cm)	Meses com água
1	07°28'28.4" S, 38°20'39.3" W	444	13.561,0	146	11
2	07°28'81.2" S, 38°20'19.5" W	441	11.248,0	72	8
3	07°28'50.4" S, 38°20'20.1" W	441	7.313,4	50	6

920

921 TABELA 2.— Media $\pm$ desvio padrão das temperaturas do ar e do substrato para 14 espécies de anuros da taxocenose estudada em Cabaceiras,
 922 Paraíba, Brasil. Valores entre parênteses representam temperaturas mínima e máxima. *Leptodactylus fuscus* não apresentou registro de
 923 temperaturas.

	Temperatura do ar (°C)	Temperatura do substrato (°C)
<i>Bufo granulosus</i> (37)	24,0 $\pm$ 1,34 (20,7 - 27,2)	24,6 $\pm$ 3,65 (20,9 - 38,7)
<i>Bufo jimi</i> (27)	24,8 $\pm$ 1,34 (22,4 - 27,4)	25,8 $\pm$ 2,35 (21,0 - 29,4)
<i>Corythomantis greeningi</i> (4)	24,1 $\pm$ 2,82 (20,4 - 26,7)	25,6 $\pm$ 2,82 (21,8 - 28,2)
<i>Hypsiboas crepitans</i> (1)	20,4	21,6
<i>Hypsiboas raniceps</i> (11)	22,0 $\pm$ 2,34 (19,4 - 26,2)	23,2 $\pm$ 2,69 (19,0 - 27,0)
<i>Scinax x-signatus</i> (168)	24,3 $\pm$ 1,53 (21,5 - 27,5)	24,5 $\pm$ 1,46 (21,0 - 30,7)
<i>Phyllomedusa nordestina</i> (56)	23,4 $\pm$ 1,97 (18,7 - 27,4)	23,5 $\pm$ 2,14 (18,2 - 28,2)
<i>Leptodactylus caatingae</i> (1)	20,7	20,3
<i>Leptodactylus</i> cf. <i>macrosternum</i> (54)	22,8 $\pm$ 1,96 (18,7 - 22,8)	24,5 $\pm$ 2,40 (19,7 - 30,6)
<i>Leptodactylus troglodytes</i> (37)	22,8 $\pm$ 1,82 (19,2 - 27,1)	23,9 $\pm$ 1,78 (20,0 - 28,5)
<i>Physalaemus albifrons</i> (21)	24,3 $\pm$ 1,91 (19,2 - 27,4)	25,5 $\pm$ 1,83 (19,7 - 27,4)
<i>Physalaemus cicada</i> (109)	24,7 $\pm$ 1,67 (19,4 - 27,8)	24,6 $\pm$ 1,94 (20,2 - 29,6)
<i>Pleurodema diplolister</i> (11)	24,5 $\pm$ 1,68 (22,2 - 26,5)	24,3 $\pm$ 0,94 (23,3 - 26,4)
<i>Proceratophrys cristiceps</i> (4)	24,1 $\pm$ 0,99 (23,1 - 25,2)	25,0 $\pm$ 1,12 (23,5 - 26,2)

924

925

926 TABELA 3.—Matriz de sobreposição no uso do microhábitat com base no Índice de Sobreposição de Pianka para anuros das poças temporárias
927 estudadas em Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

	<i>B. j.</i>	<i>C. g.</i>	<i>H. r.</i>	<i>H. c.</i>	<i>S. x.</i>	<i>P. n.</i>	<i>L. c.</i>	<i>L. f.</i>	<i>L. cf. m.</i>	<i>L. t.</i>	<i>P. a.</i>	<i>P. ci.</i>	<i>P. d.</i>	<i>P. cr.</i>
<i>B. granulosus</i>	0,695	0,488	0,303	0,174	0,868	0,599	0,976	0,976	0,870	0,903	0,274	0,532	0,164	0,069
<i>B. jimi</i>		0,282	0,495	0,824	0,523	0,347	0,565	0,565	0,911	0,500	0,879	0,905	0,527	0,000
<i>C. greeningi</i>			0,447	0,000	0,596	0,702	0,500	0,500	0,376	0,442	0,052	0,172	0,000	0,000
<i>H. raniceps</i>				0,447	0,444	0,724	0,223	0,223	0,438	0,197	0,468	0,465	0,286	0,000
<i>H. crepitans</i>					0,062	0,000	0,000	0,000	0,588	0,000	0,994	0,861	0,640	0,000
<i>S. x-signatus</i>						0,695	0,833	0,833	0,794	0,946	0,149	0,442	0,374	0,434
<i>P. nordestina</i>							0,613	0,613	0,462	0,542	0,064	0,211	0,000	0,000
<i>L. caatingae</i>								1,000	0,752	0,884	0,104	0,344	0,000	0,000
<i>L. fuscus</i>									0,752	0,884	0,104	0,344	0,000	0,000
<i>L. cf. macrosternum</i>										0,796	0,663	0,849	0,577	0,261
<i>L. troglodytes</i>											0,092	0,396	0,353	0,460
<i>P. albifrons</i>												0,892	0,636	0,000
<i>P. cicada</i>													0,660	0,141
<i>P. diplolister</i>														0,768

928

929

930 TABELA 4.—Índice de Importância para estômagos agrupados de 13 espécies de anuros das
931 poças temporárias estudadas em Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

Categoria de presa	<i>B. g.</i>	<i>B. j.</i>	<i>C. g.</i>	<i>H. r.</i>	<i>S. x.</i>	<i>P. n.</i>	<i>L. f.</i>	<i>L.cf. m.</i>	<i>L. t.</i>	<i>P. a.</i>	<i>P. ci.</i>	<i>P. d.</i>	<i>P. cr.</i>
Acari	3,10	1,60			1,38	6,24		3,47	2,65		2,39		
Aranae	1,36	6,50	25,50	12,10	6,77	12,59		10,30	7,31		0,86		
Não identificado	15,16	7,22		3,63	8,65	8,85	41,67	10,85	7,96	3,03	10,49	8,42	
Blattaria		6,18		18,98	3,49	2,50	61,11		2,25			8,42	
Coleoptera	26,50	46,35	42,28	10,88	8,79	12,65		24,72	8,04	3,36	23,26	53,48	25,00
Collembola						1,47					37,68		
Lepidoptera		5,76		7,35	12,84	12,82		11,73	5,42		0,86		
Isoptera										15,43	3,38		
Escorpionida		4,38						1,06					49,57
Formicidae	55,42	46,23	17,08	2,43	1,26	1,03		8,94	20,20	15,67	9,35	10,60	
Orthoptera		4,81		5,97	1,26	5,89	33,34	11,05	10,18		2,52		25,00
Hymenoptera					0,46			0,71			0,61		
Larva de inseto		1,62			2,06	1,98		11,27	11,14	3,77	2,95		
Odonata		2,35		20,97				9,91	6,89				
Annelida								2,96					
Gastropoda								1,47	7,48				
Diptera					1,38	13,74		2,16	5,31		5,86		
Opiliones								0,74					
Larva de Lepidoptera		9,37	76,09	7,33	37,17	8,70		8,03	8,28		10,63		
Phasmida								0,88					
Hemiptera		1,80		5,17	2,97	12,27		14,59	7,44		6,63		
Diplopoda		10,50						1,09					
Pseudoscorpiones											1,44		
Isopoda									3,19				
Dermaptera		1,80						5,59					
Material Vegetal	45,23	50,71	47,54	43,35	31,88	40,76	33,34	45,70	26,34	75,42	14,99	44,89	17,09
Phthraptera	1,50												
Vertebrado								9,30	15,26				
Nicho numérico	1,89	3,13	1,97	2,33	3,63	3,88	3,60	4,49	6,58	2,82	1,29	2,77	4,00
Nicho volumétrico	2,00	5,09	2,01	4,19	1,92	7,07	1,00	8,18	5,01	1,30	5,93	1,60	1,03
<i>N</i>	27	21	2	16	107	41	2	52	31	14	60	8	2

932

933

934 TABELA 5.—Matriz de sobreposição na dieta com base no Índice de Sobreposição de Pianka, para anuros das poças temporárias estudadas em
935 Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

	<i>B. j.</i>	<i>C. g.</i>	<i>H. r.</i>	<i>S. x.</i>	<i>P. n.</i>	<i>L. f.</i>	<i>L. cf. m.</i>	<i>L. t.</i>	<i>P. a.</i>	<i>P. ci.</i>	<i>P. d.</i>	<i>P. cr</i>
<i>B. granulosus</i>	0,934	0,525	0,563	0,459	0,592	0,313	0,699	0,755	0,719	0,497	0,746	0,291
<i>B. jimi</i>		0,681	0,677	0,587	0,691	0,337	0,808	0,768	0,704	0,570	0,876	0,437
<i>C. greeningi</i>			0,589	0,894	0,640	0,174	0,653	0,585	0,488	0,506	0,615	0,284
<i>H. raniceps</i>				0,692	0,819	0,601	0,836	0,703	0,760	0,387	0,684	0,328
<i>S. x-signatus</i>					0,777	0,362	0,721	0,630	0,597	0,458	0,532	0,238
<i>P. nordestina</i>						0,453	0,902	0,748	0,770	0,515	0,698	0,351
<i>L. fuscus</i>							0,427	0,424	0,382	0,227	0,375	0,252
<i>L. cf. macrosternum</i>								0,869	0,759	0,544	0,794	0,436
<i>L. troglodytes</i>									0,671	0,474	0,589	0,316
<i>P. albifrons</i>										0,360	0,665	0,275
<i>P. cicada</i>											0,575	0,278
<i>P. diplolister</i>												0,464

936

937

938 TABELA 6.—Média $\pm$ desvio Padrão (mm) de 12 variáveis morfométricas de 15 espécies de anuros. Valores entre parênteses representam mínimo e máximo
939 de cada variável.

940

Espécie (n)	CRC	CC	LC	DIO	DON	DIN	CCX	CT	CP	DTIM	DOLH	DIOLH
<i>B. g.</i> (36)	46,9 $\pm$ 6,42 (28,8 - 67,7)	12,8 $\pm$ 1,31 (8,4 - 16,8)	15,5 $\pm$ 1,80 (9,7 - 21,5)	4,3 $\pm$ 0,44 (3,5 - 5,7)	3,3 $\pm$ 0,51 (2,6 - 5,1)	2,5 $\pm$ 0,32 (1,8 - 3,0)	17,4 $\pm$ 2,74 (10,1 - 24,3)	16,6 $\pm$ 2,09 (10,1 - 22,6)	26,0 $\pm$ 3,68 (15,1 - 36,7)	2,5 $\pm$ 0,47 (1,0 - 3,8)	5,3 $\pm$ 0,99 (3,6 - 6,8)	8,0 $\pm$ 0,87 (5,2 - 10,9)
<i>B. j.</i> (23)	121,7 $\pm$ 40,5 (13,9-162,0)	33,8 $\pm$ 10,5 (5,1-44,2)	42,1 $\pm$ 13,8 (4,7 - 57,0)	16,6 $\pm$ 6,22 (1,7 - 24,6)	8,8 $\pm$ 2,56 (1,2 - 12,1)	8,4 $\pm$ 2,70 (1,1 - 11,0)	50,7 $\pm$ 17,6 (5,9 - 73,2)	44,8 $\pm$ 14,9 (5,6 - 60,6)	66,0 $\pm$ 21,7 (7,8 - 89,8)	5,9 $\pm$ 2,03 (0,6 - 8,5)	9,5 $\pm$ 3,01 (1,2 - 15,3)	22,1 $\pm$ 7,38 (2,6 - 29,9)
<i>C. g.</i> (4)	75,0 $\pm$ 8,37 (68,0 - 85,6)	23,1 $\pm$ 2,08 (21,4 - 26,0)	21,9 $\pm$ 2,10 (19,6 - 24,5)	10,3 $\pm$ 1,88 (8,9 - 13,0)	7,7 $\pm$ 0,91 (6,8 - 8,7)	5,4 $\pm$ 0,39 (4,9 - 5,9)	30,8 $\pm$ 2,23 (28,1 - 33,3)	29,8 $\pm$ 2,81 (26,6 - 33,4)	53,6 $\pm$ 27,1 (37,9-94,1)	3,8 $\pm$ 0,25 (3,7 - 4,2)	6,7 $\pm$ 0,69 (5,8 - 7,5)	14,3 $\pm$ 2,82 (11,8 - 18,2)
<i>H. c.</i> (2)	60,1 $\pm$ 3,63 (57,5 - 62,7)	19,3 $\pm$ 1,28 (18,4 - 20,2)	20,8 $\pm$ 1,19 (20,0 - 21,7)	6,0 $\pm$ 0,24 (5,9 - 6,2)	5,5 $\pm$ 0,12 (5,4 - 5,6)	3,9 $\pm$ 0,52 (3,5 - 4,3)	34,5 $\pm$ 0,75 (34,0 - 35,0)	34,4 $\pm$ 1,85 (33,1 - 35,7)	41,4 $\pm$ 4,82 (38,0 - 44,8)	4,3 $\pm$ 0,21 (4,1 - 4,4)	5,9 $\pm$ 0,38 (5,6 - 6,2)	11,6 $\pm$ 0,60 (11,2 - 12,0)
<i>H. r.</i> (19)	62,9 $\pm$ 11,7 (38,7 - 78,7)	20,3 $\pm$ 3,6 (12,7 - 24,7)	19,2 $\pm$ 3,8 (10,9 - 25,0)	6,0 $\pm$ 1,14 (3,5 - 7,8)	5,9 $\pm$ 1,04 (3,5 - 7,1)	4,6 $\pm$ 1,13 (2,6 - 7,2)	35,4 $\pm$ 6,83 (19,1 - 46,2)	37,0 $\pm$ 6,46 (21,3 - 45,7)	45,5 $\pm$ 8,41 (26,6 - 58,3)	4,1 $\pm$ 0,71 (2,4 - 5,2)	6,1 $\pm$ 1,25 (4,2 - 8,1)	11,4 $\pm$ 2,06 (6,7 - 14,7)
<i>S. x.</i> (159)	35,1 $\pm$ 1,79 (28,5 - 40,6)	11,3 $\pm$ 0,58 (9,1 - 12,9)	10,8 $\pm$ 0,83 (8,7 - 12,5)	3,6 $\pm$ 0,39 (2,4 - 4,5)	3,9 $\pm$ 0,31 (2,3 - 4,7)	2,4 $\pm$ 0,24 (1,5 - 3,0)	16,1 $\pm$ 0,99 (12,8 - 19,1)	16,5 $\pm$ 0,92 (13,5 - 19,6)	21,5 $\pm$ 1,22 (18,1 - 26,3)	2,4 $\pm$ 0,30 (1,3 - 3,4)	3,9 $\pm$ 0,44 (2,4 - 4,9)	6,3 $\pm$ 0,38 (5,1 - 7,2)
<i>P. n.</i> (55)	34,9 $\pm$ 2,05 (31,3 - 39,0)	9,8 $\pm$ 0,53 (8,5 - 11,4)	11,0 $\pm$ 0,56 (10,3 - 12,4)	4,0 $\pm$ 0,40 (2,9 - 4,8)	2,5 $\pm$ 0,21 (2,0 - 3,0)	3,2 $\pm$ 0,34 (2,2 - 3,7)	15,1 $\pm$ 0,92 (13,0 - 17,7)	14,7 $\pm$ 0,86 (13,2 - 17,0)	21,4 $\pm$ 1,53 (18,7 - 28,9)	1,6 $\pm$ 0,24 (1,1 - 2,4)	4,3 $\pm$ 0,54 (2,9 - 5,2)	6,8 $\pm$ 0,62 (6,1 - 10,6)
<i>L. c.</i> (2)	29,7 $\pm$ 0,22 (29,5 - 29,8)	11,7 $\pm$ 0,22 (11,5 - 11,8)	11,1 $\pm$ 0,22 (11,0 - 11,3)	2,4 $\pm$ 0,77 (1,8 - 2,9)	3,4 $\pm$ 0,25 (3,2 - 3,6)	3,0 $\pm$ 1,16 (2,9 - 3,1)	13,6 $\pm$ 0,14 (13,5 - 13,7)	14,1 $\pm$ 0,24 (13,9 - 14,3)	21,0 $\pm$ 1,02 (20,3 - 21,8)	2,3 $\pm$ 0,24 (2,2 - 2,5)	3,3 $\pm$ 0,20 (3,2 - 3,5)	5,4 $\pm$ 0,23 (5,3 - 5,6)
<i>L. f.</i> (2)	48,8 $\pm$ 1,16 (48,7 - 49,0)	15,6 $\pm$ 0,32 (15,3 - 15,8)	15,9 $\pm$ 0,35 (15,7 - 16,1)	2,9 $\pm$ 0,32 (2,6 - 3,1)	3,3 $\pm$ 0,35 (3,1 - 3,6)	3,3 $\pm$ 0,08 (3,2 - 3,4)	20,0 $\pm$ 0,30 (19,7 - 20,2)	22,1 $\pm$ 0,77 (21,7 - 22,8)	33,9 $\pm$ 1,23 (33,1 - 34,8)	3,3 $\pm$ 0,03 (3,3 - 3,4)	4,8 $\pm$ 0,08 (4,7 - 4,8)	6,2 $\pm$ 0,06 (6,2 - 6,3)
<i>L. cf. m.</i> (56)	66,6 $\pm$ 16,0 (30,4 - 91,5)	22,9 $\pm$ 4,75 (12,3 - 30,5)	22,8 $\pm$ 4,93 (12,0 - 31,4)	3,5 $\pm$ 1,36 (2,1 - 10,8)	6,1 $\pm$ 1,39 (2,7 - 8,6)	4,4 $\pm$ 0,89 (2,5 - 5,9)	30,4 $\pm$ 7,24 (14,4 - 40,8)	31,7 $\pm$ 7,11 (14,8 - 41,9)	45,3 $\pm$ 10,2 (24,2 - 59,5)	5,0 $\pm$ 1,18 (2,9 - 6,9)	6,2 $\pm$ 1,41 (3,2 - 9,1)	9,0 $\pm$ 1,84 (4,9 - 11,8)
<i>L. t.</i> (39)	36,9 $\pm$ 11,7 (16,4 - 51,0)	13,9 $\pm$ 4,28 (6,1 - 18,4)	13,1 $\pm$ 3,86 (5,8 - 17,4)	2,9 $\pm$ 0,70 (1,6 - 4,2)	3,7 $\pm$ 1,10 (1,4 - 4,9)	3,4 $\pm$ 0,85 (1,9 - 4,2)	15,5 $\pm$ 4,85 (7,1 - 21,2)	15,9 $\pm$ 5,13 (7,2 - 21,3)	21,9 $\pm$ 6,27 (10,1 - 29,7)	3,1 $\pm$ 1,25 (0,7 - 4,5)	4,0 $\pm$ 1,04 (2,2 - 5,9)	6,3 $\pm$ 1,64 (3,3 - 8,2)
<i>P. a.</i> (19)	26,3 $\pm$ 1,87 (22,5 - 29,3)	7,7 $\pm$ 0,56 (6,7 - 8,7)	9,2 $\pm$ 0,85 (7,5 - 11,3)	2,3 $\pm$ 0,34 (1,4 - 2,8)	2,0 $\pm$ 0,21 (1,5 - 2,5)	2,2 $\pm$ 0,18 (1,8 - 2,5)	12,1 $\pm$ 0,78 (10,4 - 13,2)	11,3 $\pm$ 0,65 (10,1 - 12,4)	17,5 $\pm$ 1,32 (14,8 - 19,5)	1,3 $\pm$ 0,24 (0,8 - 1,8)	3,7 $\pm$ 0,37 (3,1 - 4,4)	4,7 $\pm$ 0,38 (3,5 - 5,2)
<i>P. ci.</i> (105)	19,8 $\pm$ 3,29 (11,4 - 27,4)	5,8 $\pm$ 0,69 (4,0 - 8,3)	5,9 $\pm$ 0,89 (3,4 - 8,3)	1,7 $\pm$ 0,26 (1,1 - 2,7)	1,7 $\pm$ 0,26 (1,1 - 2,5)	1,6 $\pm$ 0,19 (1,0 - 2,0)	8,0 $\pm$ 1,25 (4,9 - 10,7)	8,1 $\pm$ 1,14 (4,8 - 10,2)	12,0 $\pm$ 1,82 (6,7 - 14,9)	0,7 $\pm$ 0,22 (0,3 - 1,3)	2,2 $\pm$ 0,23 (1,5 - 2,8)	3,4 $\pm$ 0,44 (2,1 - 4,4)
<i>P. d.</i> (14)	23,1 $\pm$ 6,14 (14,8 - 31,6)	8,3 $\pm$ 2,24 (5,6 - 11,3)	9,1 $\pm$ 2,71 (5,7 - 12,9)	2,0 $\pm$ 0,43 (1,4 - 2,8)	1,9 $\pm$ 0,70 (1,0 - 3,0)	2,2 $\pm$ 0,53 (1,2 - 3,0)	10,7 $\pm$ 3,33 (6,5 - 15,2)	9,8 $\pm$ 2,57 (6,1 - 13,2)	14,4 $\pm$ 3,80 (8,8 - 20,1)	1,3 $\pm$ 0,61 (0,5 - 2,3)	3,8 $\pm$ 1,29 (2,5 - 5,7)	4,4 $\pm$ 0,99 (2,9 - 5,7)
<i>P. cr.</i> (4)	43,2 $\pm$ 2,79 (40,3 - 47,0)	13,2 $\pm$ 0,68 (12,7 - 14,2)	19,6 $\pm$ 0,71 (18,7 - 20,4)	3,0 $\pm$ 0,48 (2,6 - 3,7)	3,5 $\pm$ 0,28 (3,1 - 3,7)	3,5 $\pm$ 0,39 (3,1 - 4,1)	17,3 $\pm$ 0,68 (16,5 - 18,0)	15,0 $\pm$ 0,87 (14,1 - 15,9)	21,9 $\pm$ 0,95 (21,0 - 23,1)	2,9 $\pm$ 0,77 (1,8 - 3,4)	6,6 $\pm$ 0,93 (5,3 - 7,4)	7,7 $\pm$ 0,35 (7,4 - 8,1)

941 TABELA 7.—Análise dos Componentes Principais de 12 variáveis morfométricas para anuros de poças temporárias de Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

	Componente I	Componente II	Componente III
CRCajustado	0,021	0,090	0,117
CCajustado	-0,171	0,012	-0,082
LCajustado	0,011	0,250	-0,063
DIOajustado	0,807	-0,434	-0,069
DONajustado	-0,167	-0,560	-0,098
DINajustado	0,216	0,437	-0,139
DIOLHajustado	0,305	-0,008	0,122
CCXajustado	-0,046	-0,005	0,117
CTajustado	-0,136	-0,098	0,091
CPajustado	-0,087	0,113	0,113
DTIMajustado	-0,269	-0,296	-0,691
DOLHajustado	0,224	0,354	-0,631
Autovalores	0,1648	0,0989	0,0659
% variação explicada	33,91	20,35	13,57

942

943

944

945

946

947 TABELA 8.—Conservação filogenética de nicho na ecologia de anuros a partir de dados de microhabitat e dieta, com base em 9999 permutações
 948 de Monte Carlo. % representa a porcentagem do total de variação encontrada em cada grupo. Para identificação de cada grupo, veja a Fig. 1.

Grupos	Variação	%	<i>F</i>	<i>p</i>
Microhabitat				
D/L	0,424	29,343	3,645	0,0019
B	0,267	18,478	2,076	0,0820
G	0,254	17,578	1,964	0,0922
C	0,239	16,540	1,826	0,0890
I	0,225	15,571	1,706	0,1098
H	0,225	15,571	1,706	0,1087
J	0,209	14,464	1,574	0,1403
A	0,190	13,149	1,417	0,2463
F	0,160	11,073	1,168	0,3052
E	0,119	8,235	0,852	0,4894
M	0,056	3,875	0,386	0,8892
Dieta				
E	0,208	20,136	1,818	0,0463
F	0,173	16,747	1,470	0,0980
I	0,164	15,876	1,384	0,1416
H	0,140	13,553	1,161	0,2993
D/L	0,129	12,488	1,057	0,4000
J	0,126	12,197	1,033	0,4187
C	0,119	11,520	0,966	0,4854
B	0,117	11,326	0,952	0,4865
M	0,102	9,874	0,817	0,6465

949

950

FIG. 1.—Filogenia dos anuros utilizada na Ordenação Filogenética Canônica com dados de microhabitat e dieta. Árvore filogenética criada com base nas filogenias de Nascimento et al. (2005); Ponssa (2007); Pyron e Wiens (2011). Para os dados de dieta os grupos A e G foram removidos por *H. crepitans* e *L. caatingae* não terem apresentado itens alimentares em seus estômagos.

FIG. 2.—Proporção de uso dos microhabitats para 15 espécies de anuros da taxocenose estudada em Cabaceiras. SE – solo exposto; SEV – solo entre vegetação; HER – empoleirado em erva; ARB - empoleirado em arbusto; ARV - empoleirado em árvore; VE - empoleirado em vegetação emergente; PS - parcialmente submerso; SR – sobre rocha; BUR – buraco; BRO – empoleirado em bromélia; CAC – empoleirado em Cactácea. Valores sobre as barras representam o número de indivíduos por microhabitat.

FIG. 3.—Análise de agrupamento baseado na distância Euclidiana calculada para a dieta através do Índice de Importância para estômagos agrupados de 13 espécies de anuros.

FIG. 4.—Média do primeiro e segundo componentes principais de 12 variáveis morfométricas para 15 espécies de anuros da taxocenose de Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

976

977

978 FIG. 5.—Filogenia mostrando as características ecológicas de 15 espécies de anuros da
979 taxocenose estudada em Cabaceiras. Para abreviaturas dos microhábitats ver Fig. 2. Na
980 largura de nicho da dieta valores entre parênteses representam nicho volumétrico e fora nicho
981 numérico. Para temperaturas, valores entre parênteses representam média das temperaturas
982 dos microhábitats e fora temperaturas do ar. Símbolos na árvore representam os nós que
983 apresentaram valores estatísticos significativos na CPO a partir de dados de uso de
984 microhábitat (círculo) e dados da composição de dieta (quadrado).

985

986

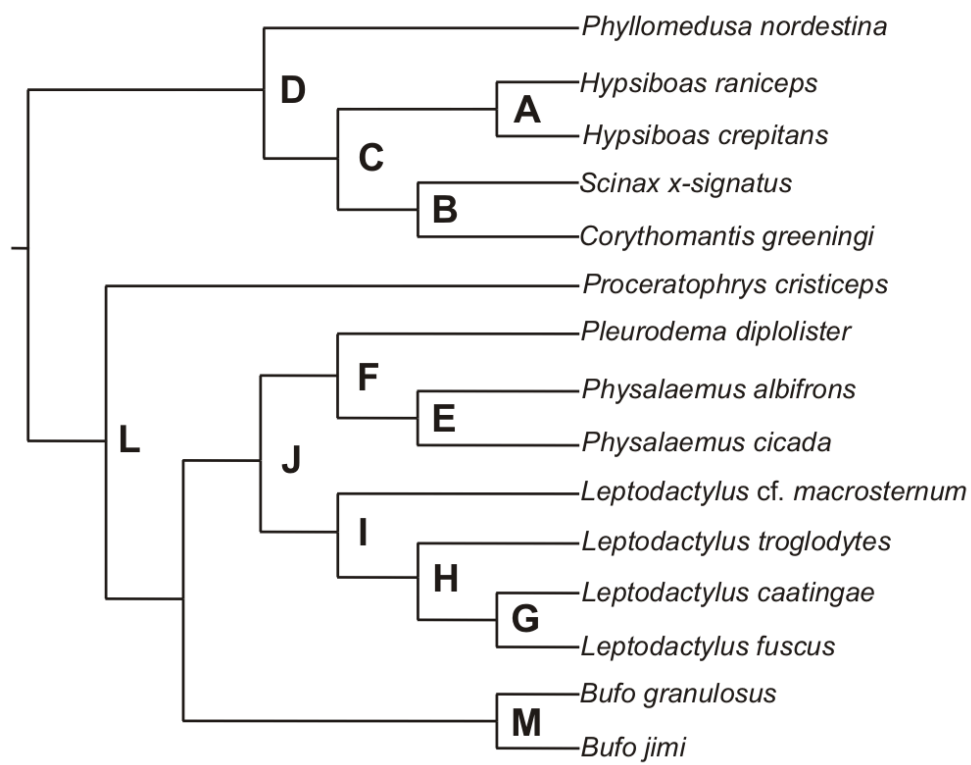
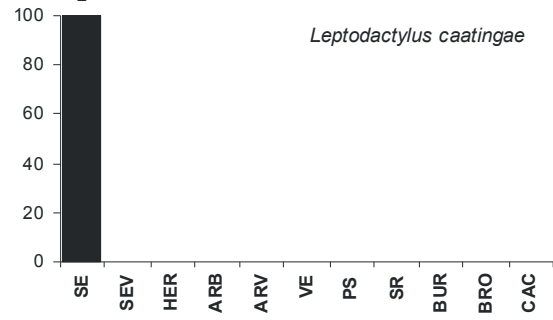
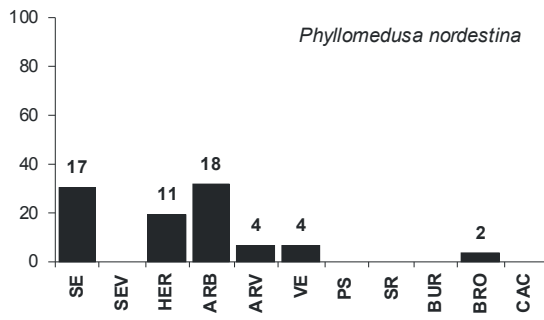
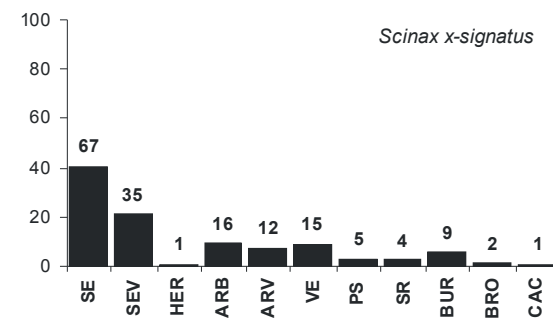
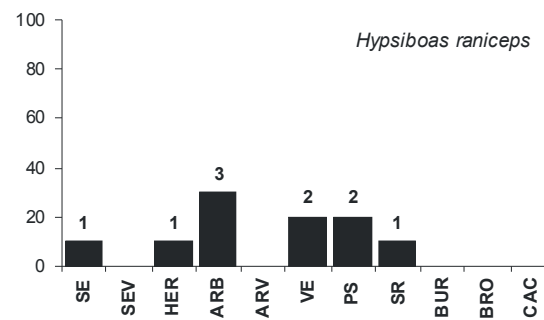
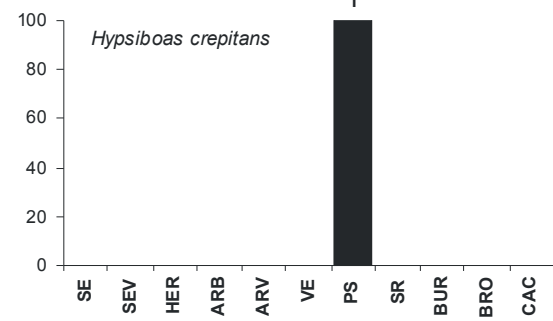
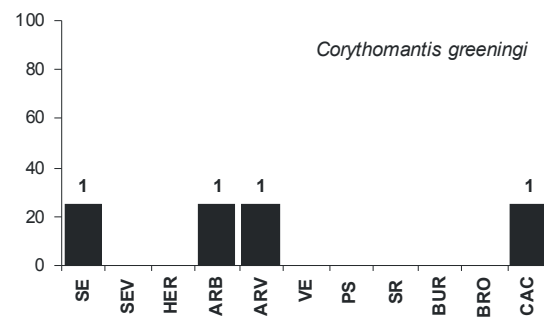
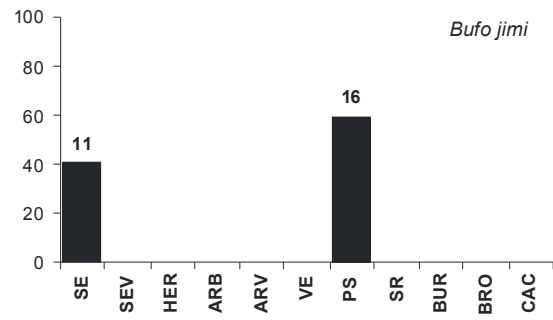
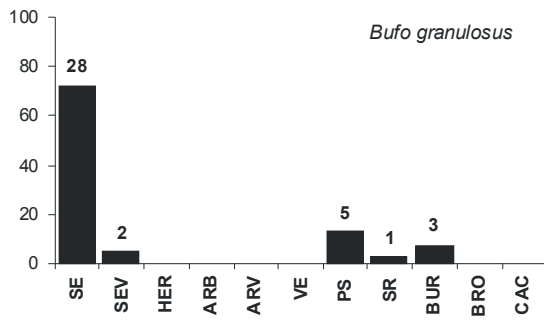


Fig. 1.

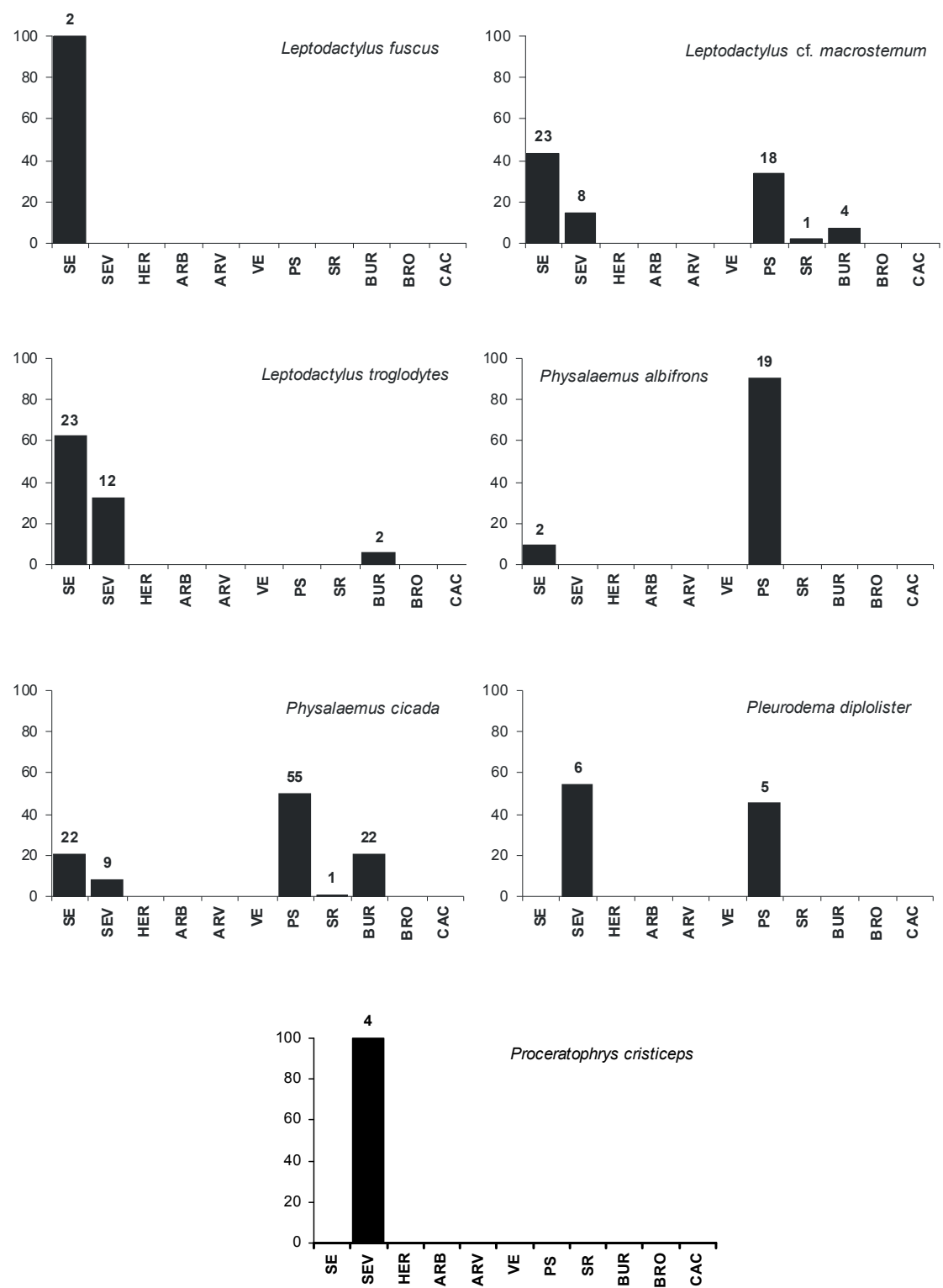


1003

1004

1005

1006



1007

1008

1009

1010

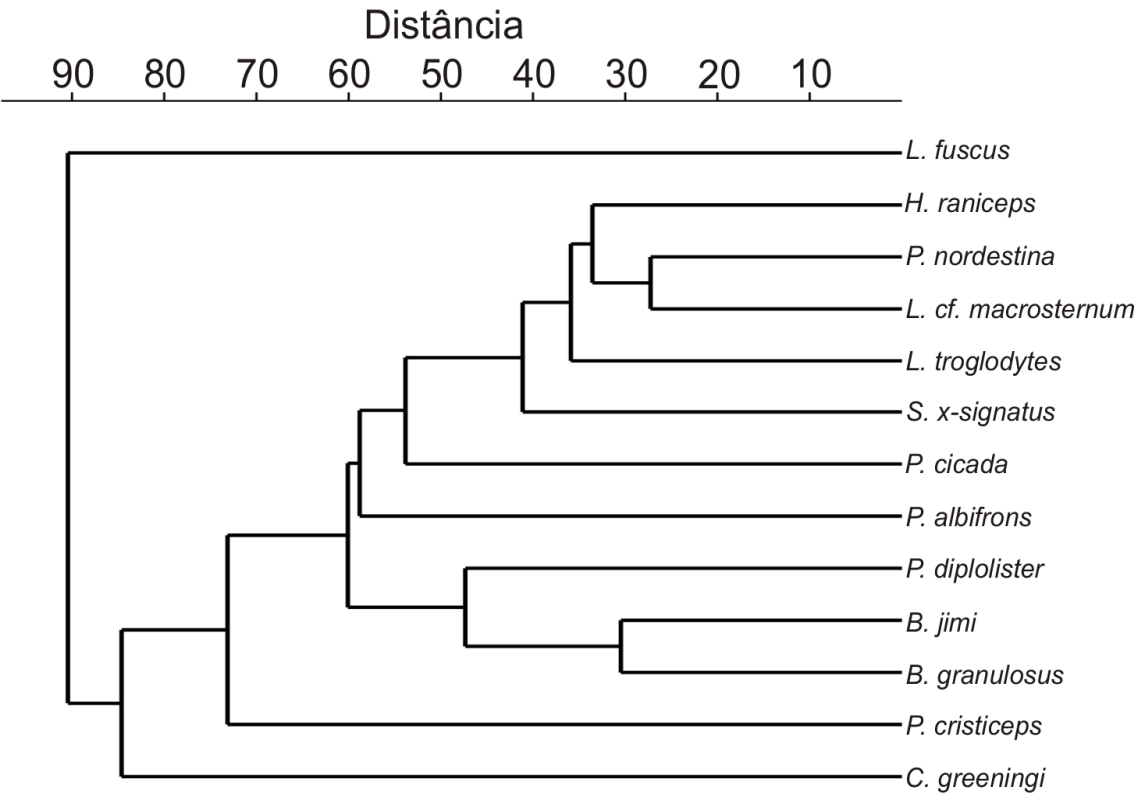
1011

1012

1013

1014 Fig. 2.

1015



1016

1017

1018 Fig. 3.

1019

1020

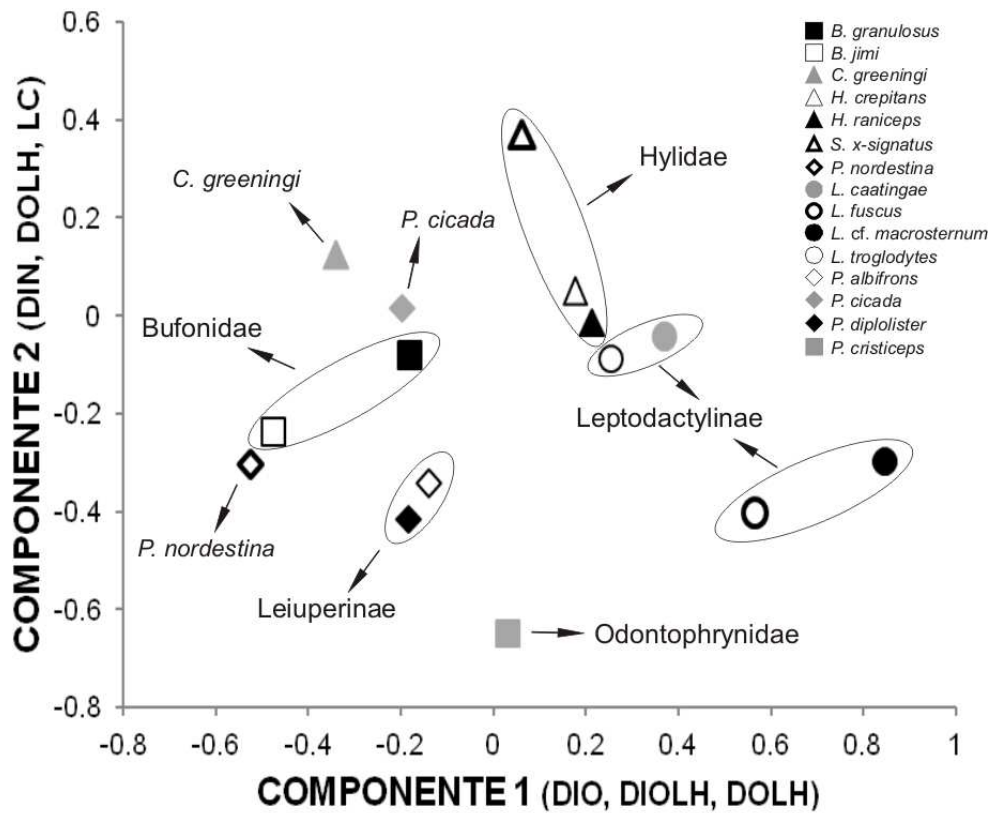
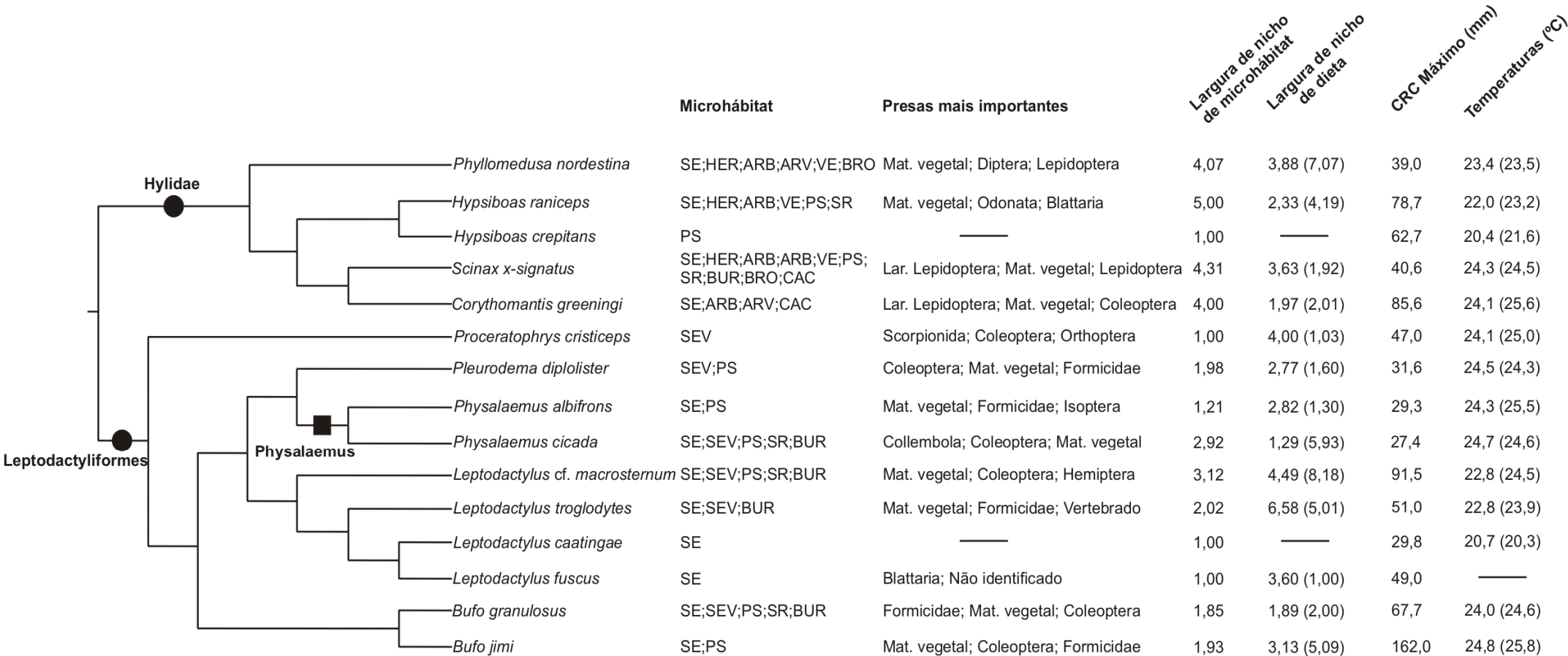


Fig. 4.



1036

1037

1038 Fig. 5.

– CAPÍTULO II –

Este artigo foi formatado de acordo com as normas para submissão do periódico **Journal of Natural History** ISSN 0022-2933, periódico internacional que publica pesquisas e revisões nas áreas de biologia geral e evolutiva, a cerca das interações dos organismos com o ambiente. Normas para submissão disponível em <http://www.tandf.co.uk/journals/tnah>.

ARTIGO DE PESQUISA

Ecologia acústica de taxocenose de anuros em poças temporárias na Caatinga

Arielson dos Santos Protázio*, Ralph L. Albuquerque e Daniel Oliveira Mesquita

*Departamento de Sistemática e Ecologia, Universidade Federal da Paraíba, 58059-900
João Pessoa, Paraíba, Brasil*

Differences in advertisement call and in calling sites are important mechanisms that regulate interactions in anuran assemblages. Individuals may have preferences for specific ranges of acoustic parameters and calling sites that enhance the survival chances and ensure coexistence. In this work, acoustic and ecological data were used to investigate the relationship levels among 12 anuran species that occur in temporary ponds in Caatinga. Anurans had reproductive period correlated with rainfall, however, showed spaced calling activity. High levels of overlap in calling site usage and acoustic parameters were observed, especially among pairs of closely related species. Analysis based on null models showed, lack of structure in spatial and acoustic niche, indicating the absence of competition in the assemblage. Results suggest that the reproductive period of the species is strongly influenced by rainfall, moreover, the temporal partition seems to ensure coexistence.

Keywords: semi-arid; reproductive period; calling site; null model

*Correspondência: Arielson dos Santos Protázio, Departamento de Sistemática e Ecologia, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Universidade Federal da Paraíba, Cidade Universitária, s/n, 58059-900, João Pessoa, Paraíba, Brasil. E-mail: neu_ptz@hotmail.com

Introdução

Diversos fatores são considerados relevantes para a manutenção da dinâmica e relações entre as espécies em uma taxocenose. Atributos tróficos (Péfaur e Duellman 1980; Toft 1980a), morfológicos (Losos 1990; Vitt et al. 2000) e posição no espaço (Rossa-Feres e Jim 2001), frequentemente são utilizados como ferramentas para mensurar e avaliar os níveis de sobreposição entre indivíduos, sendo úteis na identificação da existência de estrutura em alguma das dimensões do espaço hipervolumétrico (Hutchinson 1957; Pianka 1973).

Fatores filogenéticos e ecológicos podem ser considerados os principais processos que determinam as relações entre membros de uma taxocenose. A compreensão da existência de fatores filogenéticos atuando na estrutura de uma taxocenose se baseia na idéia de que espécies próximas filogeneticamente apresentam padrões ecológicos similares decorrentes da evolução a partir de um ancestral comum (Wiens e Grahlan 2005; Losos 2008). Por outro lado, fatores ecológicos como a competição e predação, também são considerados importantes mecanismos que reguladores do nicho (Vitt e Caldwell 1994; Santos e Rossa-Feres 2007; Eterovick et al. 2010).

Geralmente, anuros apresentam aspectos de sua história de vida fortemente associados com fatores ambientais (Wells 2007; Duellman e Trueb 1994). Composição da dieta, uso do microhábitat e período reprodutivo são atributos influenciados por características físicas do hábitat e da disponibilidade do recurso no ambiente (Toft 1980 a, b; Gottsberger e Gruber 2004). Frequentemente o início do período reprodutivo de muitas espécies coincide com condições meteorológicas ideais que ocasionam a disponibilidade de sítios específicos (Oseen e Wassersug 2002; Gottsberger e Gruber 2004), garantindo o sucesso e sobrevivência da prole, associadas a imposições

fisiológicas inerentes a aspectos evolutivos do grupo (Duellman e Trueb 1994; Gottsberger e Gruber 2004).

A capacidade de vocalização em anuros permitiu o desenvolvimento de um complexo sistema social, em que características físicas e espectrais específicas do canto promovem o isolamento reprodutivo entre espécies (Wells 1988; Gerhardt e Huber 2002), além de ser útil na seleção de parceiros reprodutivos com melhores aptidões (Wells 1977; Wells e Schwartz 1984; Ryan 1988; Baugh e Ryan 2010). Características como tamanho, persistência dos machos em agregados e complexidade do canto de anúncio são atributos que podem garantir o sucesso dos machos no período reprodutivo (Gerhardt 1991; Gerhardt e Huber 2002; Wogel e Pombal 2007; Baugh e Ryan 2010).

Estudos focados na investigação de aspectos acústicos e comportamentais em anuros frequentemente evidenciam influência dos aspectos do ambiente nos parâmetros acústicos (Kime et al. 2000; Preininger et al. 2007; Boeckle et al. 2009). Características espectrais e temporais do canto de anúncio apresentam variação de intensidade e níveis de degradação sonora fortemente correlacionada com a complexidade do hábitat (Ryan 1988; Boeckle et al. 2009), que por sua vez podem determinar a interação com um outro macho competidor (Ryan et al. 2009). Dessa forma, indivíduos de diferentes espécies podem apresentar preferência por sítios de vocalização específicos, bem como, faixas específicas dos parâmetros acústicos que potencializem as chances de propagação do som e diminuam a interferência acústica, favorecendo a coexistência (Hödl 1977; Ryan 1988; Santos e Rossa-Feres 2007).

Diferenças específicas no canto de anúncio, aliadas à partição de sítios de vocalização são consideradas importantes mecanismos que regulam as interações entre indivíduos nas taxocenoses (Hödl 1977). Podemos esperar que ambientes mais

heterogêneos apresentem menor sobreposição no uso de sítios de vocalização e maior sobreposição acústica (Cardoso et al. 1989; Bernade e Anjos 1999) . Por outro lado, ambientes menos heterogêneos devem apresentar maior sobreposição no uso de sítios de vocalização e, conseqüentemente, maior partição acústica, (Höld 1977; Martins e Jim 2003) evitando interações negativas. Santos e Rossa-Feres (2007) e Silva et al. (2008) hipotetizaram a existência de complementaridade de nicho entre uso dos sítios de vocalização e parâmetros acústicos e encontraram resultados que corroboram a hipótese. Espécies com alta sobreposição no uso do sítio de vocalização apresentaram menor sobreposição no espaço acústico, enquanto, espécies com alta sobreposição no uso do sítio de vocalização apresentaram maior partição no espaço acústico, sugerindo que fatores ecológicos possibilitam a coexistência das espécies.

Neste estudo combinamos dados ecológicos e acústicos para investigar níveis de sobreposição entre 12 espécies de anuros em poças temporárias na Caatinga.

Mensuramos a sobreposição de nicho no sítio de vocalização e analisamos sete parâmetros acústicos para testar a existência de estrutura na taxocenose, baseado nas seguintes perguntas: (i) taxocenoses de anuros de poças temporárias apresentam padrões no uso dos sítios de vocalização? (ii) a existência de sobreposição nos sítios de vocalização é acompanhada de partição acústica, evidenciando complementaridade de nicho?

Materiais e métodos

Área de estudo

Entre maio de 2010 e setembro de 2011 estudamos uma taxocenose de anuros em poças temporárias no sítio Junco (07°29' S; 36°20' W; elev. 462 m), município de Cabaceiras,

Estado da Paraíba, Nordeste do Brasil. Inserida na Caatinga, Cabaceiras está localizada na ecorregião denominada Depressão Sertaneja Setentrional popularmente conhecida como “Cariri Paraibano”, apresentando clima semiárido e quente, do tipo Bsh (Velloso et al. 2002). A vegetação na região é caracterizada como Caatinga arbustiva ou *sensu stricto*, com predomínio de vegetação de pequeno porte e com grande densidade de espinhos (Andrade-Lima 1981; Velloso et al. 2002). Cabaceiras é o município que apresenta a menor taxa de precipitação do Brasil (Giulietti et al. 2007) com média de até 350 mm de chuvas ao ano (Velloso et al. 2002). Devido a uma série de características geomorfológicas, como presença de serras e solos com pouca capacidade de retenção d’água, é comum a ocorrência de secas prolongadas e severas na região (Velloso et al. 2002; Sampaio 2010).

Para a coleta de dados, foram realizadas 15 expedições com duração de três dias consecutivos em cada mês, totalizando 45 dias de estudo. Investigamos três poças temporárias que ficam no leito de um riacho temporário, conhecido como riacho Junco. Devido às características do ambiente, apenas as três poças temporárias foram identificadas mantendo níveis de água que garantissem a reprodução dos anuros. Em períodos com intensa precipitação, as poças apresentaram-se interligadas por estreitos cursos d’água, no entanto, como a região é caracterizada por um intenso hidroperíodo, as poças apresentaram-se isoladas durante maior parte do estudo, tendo secado completamente em junho, agosto e setembro de 2010. Pelo fato das poças temporárias apresentarem similaridades fisionômicas e geomorfológicas, e de todas as espécies ocorrerem nas três poças, não utilizamos aqui efeito comparativo, considerando os anuros das poças como uma única população.

Período reprodutivo

Para descrição do nicho temporal, o período de atividade reprodutiva das espécies da taxocenose estudada em Cabaceiras foi determinado a partir do registro de machos vocalizantes. Como a ocorrência de amplexos, desovas e fêmeas grávidas foram sincrônicas com as atividades de vocalização, o registro do período de vocalização mostrou-se eficiente para determinar o período reprodutivo de todas as espécies da taxocenose.

Ainda, verificamos a existência de relação entre riqueza de espécies em atividade reprodutiva no dia de cada visita (variável resposta) e variáveis ambientais através do coeficiente de correlação de Spearman, utilizando como variáveis ambientais: (i) temperatura do ar (°C); (ii) temperatura do solo (°C); (iii) temperatura da água (°C); (iv) precipitação acumulada diária (mm); (v) precipitação acumulada no dia anterior (mm); (vi) precipitação acumulada em dois dias anteriores; (viii) precipitação acumulada nos três dias anteriores a cada visita. A utilização do coeficiente de correlação permitiu verificar quais aspectos abióticos podem criar condições ideais para a reprodução, mensurada pela maior quantidade de espécies em atividade de canto no dia de cada visita.

Dados de temperatura do ar (altura do peito), temperatura da água e temperatura do solo foram aferidos em campo com termômetro DeltaTrak[®] com precisão de 0,2°C. Foi calculada a média aritmética das temperaturas mensuradas nos microhábitats utilizados pelas diferentes espécies da taxocenose, que estavam ou não em atividade de canto. Dados de precipitação foram obtidos em escala macro-espacial, através do banco de dados do Programa de Monitoramento em Tempo Real da Região Nordeste – Proclima (www.cptec.impe.br/proclima).

Para análise de correlação envolvendo a variável temperatura da água, utilizamos apenas dados dos dias em que as poças estiveram cheias, por possibilitar a mensuração da variável. O coeficiente de correlação de Spearman foi realizado no programa BIOESTAT 5.0 (Ayres et al. 2007), com nível de significância 0,05.

Sítio de vocalização

Anuros foram identificados através de busca ativa ao redor das poças temporárias com início às 18:00 h e término às 00:00 h. Indivíduos que estavam em atividade de vocalização tiveram registrados o sítio utilizado para vocalização, a temperatura do ar e do substrato, além do canto de anúncio, quando possível. Para análises do nicho espacial, foram criadas 10 categorias de sítio de vocalização: solo exposto, solo entre vegetação, empoleirado em erva, empoleirado em arbusto, empoleirado em árvore, empoleirado em vegetação emergente, parcialmente submerso, sobre rocha, buraco e empoleirado em bromélia. Utilizamos o inverso do índice de Diversidade de Simpson (Simpson 1949) para calcular a largura de nicho do sítio de vocalização (B):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2},$$

onde p é a proporção da categoria do sítio i , e n é o número total de categorias. O cálculo da largura de nicho a partir do inverso do índice de Diversidade de Simpson gera valores que variam de 1 a 10, onde 1 corresponde ao uso exclusivo de apenas um sítio (especialistas) e 10 corresponde ao uso de todos sítios categorizados (generalistas). Ainda, calculamos a sobreposição no uso do sítio de vocalização através da equação

sugerida por Pianka (1973):

$$\phi_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n p_{ij}^2 \sum_{i=1}^n p_{ik}^2}},$$

onde p representa a proporção da categoria do sítio i , n é o número de categorias, e j e k representam as espécies que estão sendo comparadas. Índices de sobreposição variam de 0 a 1, onde o primeiro representa ausência de sobreposição e segundo representa uma sobreposição completa. Nós utilizamos modelo nulo para investigar a presença de padrões não aleatórios no uso dos sítios de vocalização, através do Módulo de Sobreposição de Nicho do EcoSim (Gotelli e Entsminger 2005). Para o Módulo de Sobreposição de Nicho criamos uma matriz de dados onde as espécies corresponderam às linhas, categorias de sítios corresponderam às colunas e valores de cada célula representaram a proporção no uso de cada categoria de sítio de vocalização. A matriz foi submetida a 1000 aleatorizações para simular padrões aleatórios que seriam esperados na ausência de estrutura. No modelo nulo, valores significativos evidenciam estrutura na taxocenose baseada na existência de competição, contrariamente, valores não significativos indicam a inexistência de competição e consequente ausência de estrutura no uso do recurso (Gotelli e Graves 1996). No Módulo de Sobreposição de Nicho do EcoSim utilizamos os parâmetros “Índice de sobreposição de nicho de Pianka” e “algoritmo de aleatorização 2”.

Análise acústica

Cantos de anúncio foram registrados com gravador profissional Marantz PMD 666 acoplado a um microfone semidirecional Sennheiser ME 66, a uma taxa de frequência de 44100 Hz e 16 bits de resolução em padrão mono. Para cada indivíduo vocalizante registramos uma faixa de quatro minutos do canto de anúncio a distância de aproximadamente um metro. A terminologia empregada na análise acústica seguiu as sugestões de Wells (1988), Littlejohn (2001) e Gerhardt e Huber (2002), a partir das definições: (i) canto – unidade sonora emitida em intervalos regulares podendo apresentar-se com uma ou múltiplas notas; (ii) nota – subunidade do canto formado após um curto período de silêncio; (iii) pulso – menor unidade do ruído acústico.

Os cantos foram digitalizados e analisados quanto aos aspectos espectrais e temporais através do programa Raven Pro 1.3. Os parâmetros espectrais foram obtidos utilizando o algoritmo “*Discret Fourier Transformation*” e filtro com banda de 248 Hz. Os parâmetros temporais foram mensurados a partir da análise direta dos oscilogramas. As seguintes variáveis acústicas foram mensuradas: frequência dominante (Hz); número de notas por canto; duração da nota (ms); duração do canto (ms); taxa de repetição do canto - TRC (min); distância entre cantos (ms); e número de pulsos por nota. Análises acústicas foram realizadas na faixa de um minuto para cada registro. Média e desvio padrão e variação mínima e máxima de cada variável acústica também foram calculadas. Os registros acústicos foram depositados na coleção acústica do Laboratório de Herpetologia da Universidade Federal da Paraíba.

Utilizamos modelo nulo para verificar a existência de padrões não aleatórios no uso do espaço acústico, através do Módulo de Sobreposição de Nicho do Ecosim (Gotelli e Entsminger 2005). Para o Módulo de Sobreposição de Nicho criamos uma matriz de dados onde espécies corresponderam às linhas, variáveis acústicas

corresponderam às colunas e valores de cada célula da matriz corresponderam à média aritmética de cada variável acústica (ver Bourne e York 2001). A matriz foi reformulada com base em 1000 aleatorizações para simular padrões aleatórios que seriam esperados na ausência de estrutura. Uma diferença significativa entre sobreposição observada e sobreposições simuladas no modelo nulo indica a existência de estrutura no espaço acústico (Gotelli e Graves 1996). No Módulo de Sobreposição de Nicho do EcoSim utilizamos a opção “Índice de sobreposição de nicho de Pianka” e “algoritmo de aleatorização 2”.

Posteriormente verificamos a influência do tamanho do corpo (variável independente) na frequência dominante (Hz) do canto de anúncio de cada espécie por meio de uma análise de regressão simples através dos dados log-transformados (Log_{10}). Também realizamos uma análise de Agrupamento através da distância Euclidiana para verificar níveis de similaridade nos parâmetros acústicos entre 11 espécies de anuros. Na análise de agrupamento, nossa expectativa era que espécies próximas filogeneticamente formassem grupos concisos, devido à existência de possível influência filogenética no canto de anúncio. Para análise de Agrupamento utilizamos o algoritmo de grupos pareados (UPGMA) realizados no programa PAST 2.12 (Hammer et al. 2001), através dos dados log-trasnformados (Log_{10}). Análise de regressão simples foi realizada programa BIOESTAT 5.0 (Ayres et al. 2007), com nível de significância 0,05.

Resultados

Nicho temporal

Doze espécies de anuros foram registradas em atividade de vocalização: 2 bufonídeos (*Bufo granulosus* e *Bufo jimi*); 4 hilídeos (*Hypsiboas crepitans*, *Hypsiboas raniceps*, *Phyllomedusa nordestina* e *Scinax x-signatus*), 5 leptodactilídeos (*Leptodactylus* cf. *macrosternum*, *Leptodactylus troglodytes*, *Physalaemus albifrons*, *Physalaemus cicada* e *Pleurodema diplolister*) e um odontofrinídeo (*Proceratophrys cristiceps*). Outros dois leptodactilídeos (*Leptodactylus caatingae* e *Leptodactylus fuscus*) e um hilídeo (*Corythomantis greeningi*) também foram registrados na taxocenose, no entanto, como sua vocalização não foi verificada durante o período de estudo, não foram incluídos nas análises.

Todas as espécies da taxocenose iniciaram atividade reprodutiva coincidindo com o aumento das chuvas (Figura 1), sendo janeiro o mês que apresentou a maior riqueza de espécies, exceto *Scinax x-signatus* que também apresentou três indivíduos cantando em período seco do ano de 2010 (Tabela 1). *Scinax x-signatus* e *Phyllomedusa nordestina* tiveram os mais prolongados períodos de atividade reprodutiva, ativas durante muitos meses consecutivos, e com acentuado decréscimo de machos em atividade acústica nos meses de julho e agosto, mesmo período em que *Hypsiboas crepitans* e *Hypsiboas raniceps* iniciaram atividade reprodutiva sugerindo partição temporal. *Pleurodema diplolister* apresentou o mais curto período reprodutivo, com registro de atividade acústica apenas em duas noites do mês de janeiro, evidenciando padrão de reprodução explosivo, no entanto, poucos indivíduos foram registrados em atividade de vocalização. *Physalaemus albifrons* e *Physalaemus cicada* tiveram alta sobreposição temporal com machos vocalizando ativamente nos mesmos períodos do ano e formando grandes agregados reprodutivos. *Bufo granulosus* e *Bufo jimi* tiveram uma sobreposição temporal parcial e vocalizaram em meses espaçados.

A riqueza de espécies em atividade reprodutiva na taxocenose foi correlacionada significativamente com a precipitação acumulada diária, precipitação acumulada no dia anterior e precipitação acumulada nos dias anteriores a cada visita, evidenciando que o aumento das chuvas é imediatamente acompanhado do aumento do número de espécies em atividade de vocalização. Ainda assim, precipitação acumulada diária foi a variável que apresentou maior correlação (Tabela 2). A riqueza de espécies não foi correlacionada com a temperatura do ar, temperatura do solo e temperatura da água e precipitação acumulada nos três dias anteriores.

Nicho espacial

Anuros utilizaram 10 categorias de sítios de vocalização (Tabela 3), apesar disso, a grande maioria das espécies evidenciou forte comportamento especialista, utilizando apenas uma categoria. Hilídeos apresentaram as maiores larguras de nicho de sítio de vocalização, evidenciando comportamento generalista, sendo *Scinax x-signatus* (5,21) a espécie com maior largura de nicho, seguida de *Phyllomedusa nordestina* (3,09) e *Hypsiboas raniceps* (2,67). Exceto hilídeos, apenas *Bufo granulosus* utilizou mais de uma categoria de sítio de vocalização, ainda assim, a maior proporção de indivíduos da espécie foi registrada em solo exposto. Indivíduos da família Leptodactylidae exibiram grande similaridade no uso do espaço, vocalizando parcialmente submersos, exceto *Leptodactylus troglodytes* que vocalizou exclusivamente no solo entre vegetação.

A análise de sobreposição revelou sobreposição completa e ausência de sobreposição entre muitas espécies (Tabela 4). Bufonídeos evidenciaram ausência de sobreposição no sítio de canto. Hilídeos também apresentaram baixos valores de sobreposição, sendo os maiores valores registrados entre *Hypsiboas raniceps* e *Scinax*

x-signatus (0,615) e *Hypsiboas raniceps* e *Phyllomedusa nordestina* (0,717) que tiveram valores moderados de sobreposição. No entanto, *Hypsiboas raniceps* vocalizou no final do período chuvoso, evidenciando tendência de partição temporal com estes dois hilídeos.

Para a família Leptodactylidae, a grande maioria das espécies apresentou sobreposição completa, vocalizando parcialmente submersas nas poças, exceto *Leptodactylus troglodytes* que se diferenciou dos demais leptodactilídeos e sobrepôs completamente com *Proceratophrys cristiceps*. *Hypsiboas crepitans* vocalizou exclusivamente parcialmente submersa, sobrepondo completamente com *Bufo jimi* e demais leptodactilídeos, exceto *Leptodactylus troglodytes*. No entanto, como apenas um indivíduo de *Hypsiboas crepitans* foi encontrado durante o estudo, este pode ser considerado um falso especialista, o que possivelmente extrapola os valores de sobreposição.

A observação conjunta do nicho temporal e espacial sugere partição entre leptodactilídeos, com *Leptodactylus* cf. *macrosternum* vocalizando em período do ano diferente dos demais membros do clado. Análise de modelo nulo gerou uma média de sobreposição observada de 0,33 e sobreposição esperada de 0,32. Comparação entre médias evidenciou que a probabilidade da média observada ser menor que a esperada é de 0,64, indicando ausência de estrutura no uso do sítio de vocalização.

Nicho acústico

De acordo com o tipo de canto de anúncio, anuros foram divididos em três grupos: (i) formado por *Scinax x-signatus*, *Physalaemus albifrons*, *Leptodactylus troglodytes* e *Physalaemus cristiceps* que apresentaram canto de anúncio de estrutura simples,

composto por uma única nota; (ii) formado pelos hilídeos *Hypsiboas crepitans*, *Hypsiboas raniceps* e *Phyllomedusa nordestina*, com canto intermediário entre simples e trinado, composto por até duas notas com características espectrais diferenciadas; e (iii) formado por *Bufo granulosus*, *Bufo jimi*, *Physalaemus cicada* e *Pleurodema diplolister* com canto de anúncio do tipo trinado longo, composto por muitas notas similares e repetidas em intervalos regulares.

A grande maioria das espécies vocalizou entre frequências de 1000 a 3000 Hz evidenciando sobreposições espectrais (Tabela 5). *Physalaemus cicada* foi a espécie que apresentou canto com maior frequência dominante, seguido de *Leptodactylus troglodytes* e *Bufo granulosus*, contrariamente, *Bufo jimi* e *Hypsiboas crepitans* foram as espécies que apresentaram menor frequência dominante. *Physalaemus albifrons* apresentou nota com maior número de pulsos, seguido de *Proceratophrys cristiceps*. Por outro lado, *Phyllomedusa nordestina* apresentou a menor quantidade de pulsos e *Leptodactylus troglodytes* apresentou canto de anúncio sem pulsos definidos.

Para os parâmetros temporais, anuros evidenciaram forte diferenciação acústica. *Physalaemus cicada* apresentou o canto mais longo, além de possuir a nota mais curta da taxocenose, ao passo que *Physalaemus albifrons* apresentou uma das mais longas notas. Para os hilídeos, *Phyllomedusa nordestina* evidenciou a nota mais curta e *Hypsiboas raniceps* a nota mais longa do canto de anúncio. Análise de modelo nulo para parâmetros acústicos gerou uma média de sobreposição observada de 0,93 e média de sobreposição esperada de 0,73, com probabilidade da média observada ser menor que a média esperada de 1,0 evidenciando alto níveis de sobreposição e ausência de competição no espaço acústico.

Relação entre tamanho do corpo e frequência dominante mostrou-se fortemente significativa ($F = 7,7985$, $p = 0,0202$), sugerindo que restrições na frequência são determinadas pelo tamanho do corpo. Ainda assim, *Bufo granulosus* e *Leptodactylus troglodytes* divergiram deste padrão, apresentando tamanho do corpo intermediário, contudo, vocalizando em alta frequência (Figura 2). A análise de agrupamento a partir da distância Euclidiana para as sete variáveis acústicas gerou dois grandes grupos: (i) formado pelos bufonídeos e *Physalaemus cicada* com cantos tipo trinado longo; e (ii) formado por hilídeos, demais leptodactílideos e o odontofrinídeo com cantos com uma única nota simples e cantos intermediários, exceto *Pleurodema diplolister* que foi a única espécie neste grupo com canto tipo trinado longo (Figura 3). Subgrupos formados na análise de agrupamento evidenciaram que similaridades acústicas foram acompanhadas de divergências no nicho temporal e espacial. Entretanto, pares de espécies com grande similaridade acústica tenderam vocalizar em períodos diferentes ou apresentarem sítios de vocalização também diferentes. *Bufo granulosus* e *Bufo jimi*, e *Hypsiboas crepitans* e *Hypsiboas raniceps* foram as únicas espécies de uma mesma linhagem filogenética que formaram grupos concisos, sugerindo a presença de conservação filogenética de nicho nos parâmetros acústicos.

Discussão

Nicho temporal

Anuros da taxocenose de Cabaceiras exibiram período reprodutivo similar a de outras taxocenoses tropicais, com todas as espécies reproduzindo em períodos específicos do ano, evidenciando forte efeito de fatores abióticos na reprodução (Arzabe et al. 1998; Bertoluci 1998). Além de possibilitarem condições ambientais menos severas reduzindo

riscos de desidratação, fatores abióticos também propiciam a formação de corpos d'água com características ótimas (Gottsberger e Gruber 2004; Arzabe et al. 1998) e podem determinar a disponibilidade de alimento que aumentam as chances de sobrevivência de anuros (Toft 1980a).

Para taxoceses de anuros de clima semiárido, o efeito da precipitação parece ser o mais marcante. No presente estudo, todas as espécies da taxocenose vocalizaram abruptamente após o início das chuvas e reduziram suas atividades de maneira gradual ou também abrupta com o decrescimento das chuvas, além disso, a ausência de correlação entre número de espécies em atividade de vocalização e temperatura do ar indica efeito secundário desta variável abiótica. No entanto, devemos considerar que diferentes espécies podem apresentar diferentes tolerâncias térmicas, e diferentes respostas a variações de temperatura (Stebbins e Cohen 1995; Navas et al. 2010). Arzabe (1999) e Vieira et al. (2007) estudando taxocenoses na Caatinga, também reportaram a influencia primária das chuvas para a reprodução de anuros, sugerindo que este pode ser um padrão comum em taxocenoses da Caatinga.

Muitos anuros da taxocenose de Cabaceiras vocalizaram de maneira espaçada, com registro de vocalização em diferentes meses do ano, exceto *Phyllomedusa nordestina* e *Scinax x-signatus* que vocalizaram por muitos meses consecutivos. Este comportamento pode estar associado a uma adaptação para evitar competição interespecífica de girinos através da partição temporal (Bertoluci e Rodrigues 2002). Prado e Pombal (2005) a partir do registro de vocalização espaçada em população de *Bufo ornatus* na Reserva Biológica de Duas Bocas, Sudeste do Brasil, concluíram que este pode ser um comportamento padrão em bufonídeos, estando dessa forma, mais associado a fatores filogenéticos. No entanto, o registro de vocalizações espaçadas para

muitas espécies distantes filogeneticamente na taxocenose estudada, sugere que este é um comportamento reprodutivo mais associado com fatores ecológicos, que pode possibilitar a coexistência entre espécies.

A observação conjunta do nicho temporal e uso do sítio de vocalização indicaram que espécies que apresentaram alta sobreposição no uso do sítio de canto tenderam a partilhar o nicho temporal. Este padrão foi bem evidente em leptodactídeos, em que apenas os *Physalaemus* vocalizaram sincronicamente, e em hilídeos em que *Hypsiboas crepitans* e *Hypsiboas raniceps* vocalizaram em período diferente de *Phyllomedusa nordestina* e *Scinax x-signatus*. Bufonídeos também vocalizaram de maneira espaçada, no entanto, também divergiram no uso do sítio de vocalização. Paralelamente, a similaridade temporal entre pares de espécies próximas filogeneticamente sugere a existência de fatores filogenéticos influenciando o uso do recurso (e.g., Wiens e Grahlan 2005).

A partição de nicho temporal tem sido indicada como de importância secundária na estrutura de taxocenoses de anuros, já que, frequentemente, muitas espécies apresentam elevada sobreposição no período de atividade reprodutiva (Pombal 1997; Prado e Pombal 2005; Santos et al. 2007). Contrariamente, algumas taxocenoses apresentam um padrão de período reprodutivo que sugere segregação temporal, o que pode evitar competição por espaço reprodutivo e garantir a coexistência (Bertoluci e Rodrigues 2002; Gottsberger e Gruber 2004). Nossos resultados sugerem que a taxocenose estudada apresenta estrutura temporal. Apesar do início da atividade reprodutiva ser fortemente influenciado pelas chuvas, a maioria das espécies exibe período reprodutivo espaçado, possivelmente como adaptação para evitar a competição.

Nicho espacial

Anuros da taxocenose de Cabaceiras tiveram forte especificidade no uso do sítio de vocalização, com a maioria das espécies exibindo comportamento especialista no uso do recurso, exceto hilídeos que exibiram comportamento generalista, utilizando grande variedade de sítios de vocalização. O padrão generalista em hilídeos e o padrão especialista em bufonídeos, leptodactilídeos e odontofrinídeo no uso do sítio de vocalização, é frequentemente reportado em outros estudos (Cardoso et al. 1989; Rossa-Feres e Jim 2001; Prado e Pombal 2005). A plasticidade em Hylidae está visivelmente associada a aspectos morfológicos do grupo (dedos aderentes), que possibilita a estratificação vertical e pode reduzir competição com machos vizinhos (Cardoso et al. 1989; Pombal 1997).

Muitas espécies da taxocenose apresentaram sobreposição completa no uso do sítio de vocalização, sobretudo, espécies que vocalizaram parcialmente submersas, similar ao observado por Santos e Rossa-Feres (2007) e Silva et al. (2008). Em Leptodactylidae, apenas *Leptodactylus troglodytes* apresentou ausência de sobreposição contra os demais membros da linhagem, contudo, sobrepôs completamente com o odontofrinídeo *Proceratophrys cristiceps*. *Phyllomedusa nordestina* e *Scinax x-signatus* apresentaram alta sobreposição temporal vocalizando por longo período do ano e de forma sincrônica, no entanto, tiveram baixos valores de sobreposição no sítio de vocalização, com *P. nordestina* mais associada à vegetação arbórea e *S. x-signatus* mais associada ao solo, sugerindo que a complementaridade de nicho possivelmente garante a coexistência das duas espécies em mesmo período anual (Pianka 1973).

De maneira geral, níveis de sobreposição podem estar fortemente correlacionados com a complexidade do hábitat (altura da vegetação, tipo de cobertura

vegetal) (Vasconcelos e Rossa-Feres 2008). Para Cardoso et al. (1989) habitats mais heterogêneos providenciam novos nichos com tendência a reduzir níveis de sobreposição. Assim, ambientes menos heterogêneos (áreas abertas) devem apresentar maior sobreposição no uso do sítio de vocalização, em contraste com ambientes mais heterogêneos (áreas de florestas) que devem apresentar menores níveis de sobreposição no uso do sítio de vocalização (Cardoso et al. 1989; Bernade e Anjos 1999).

Apesar de assumirmos aqui que a taxocenose de Cabaceiras é pobre na complexidade do habitat, já que está em área aberta (Cardoso et al. 1989), e apesar do intenso hidroperíodo das poças temporárias que confere um caráter de limitação de sítios reprodutivos específicos (Arzabe et al. 1998), o padrão no uso do sítio de vocalização observado na taxocenose, aliado a evidência de ausência de estrutura no uso do sítio de vocalização baseado no teste com modelo nulo, sugerem que o recurso não é um fator limitante. Dessa forma, restrições no uso do sítio de vocalização exibidas em Bufonidae, Leptodactylidae e Odontophrynidae, podem estar mais associada a restrições evolutivas do tipo de desova do que como adaptação para o isolamento reprodutivo (Zimmerman e Simberloff 1996). De fato, a maioria das espécies das três famílias de anuros presentes na taxocenose possui modo de reprodução com larvas aquáticas de vida livre (Haddad e Prado 2005; Vieira et al. 2009), o que pode determinar o uso do espaço, já que garante maiores chances de sobrevivência da prole.

Nicho acústico

Cantos de anúncio das espécies da taxocenose de Cabaceiras foram similares ao canto das mesmas espécies descrito para outras localidades (Bokermann 1966; Höld 1992; Guimarães e Bastos 2003; Nunes e Juncá 2006; Casal e Juncá 2008; Garda et al. 2010;

Vilaça et al. 2011; São-Pedro et al. 2011), evidenciando pouca variação nos parâmetros espectrais e temporais que parecem estar mais associados a características externas, como variações de temperatura ou composição dos agregados reprodutivos (Cardoso e Vielliard 1985; Ryan 1988; Gerhardt e Huber 2002; Martins e Jim 2003).

A grande similaridade nos cantos de anúncio exibida entre *Hypsiboas crepitans* e *Hypsiboas raniceps* e entre *Bufo granulosus* e *Bufo jimi* sugere que o canto de anúncio nestas linhagens apresenta-se conservativo. Comparações com outros estudos sobre o canto de anúncio de bufonídeos evidenciam cantos frequentemente trinados e terminados de maneira abrupta (Salas et al. 1998; Tárrano 2010; Guerra et al. 2011). Para *Hypsiboas*, Höld (1977) investigando a ecologia de anuros em taxocenose na Amazônia boliviana, caracterizou o canto do grupo como intermediário entre canto simples e canto trinado, similar ao encontrado em nosso estudo, o que sugere a presença de conservação filogenética de nicho. No entanto, a utilização de métodos estatísticos capazes de eliminar erros relacionados com a dependência dos dados é necessária para comprovarmos esta suposição (Harvey e Pagel 1991; Martins e Hansen 1996).

A alta sobreposição acústica, aliada a ausência de estrutura, indica ausência de competição no espaço acústico entre as espécies da taxocenose estudada. Entretanto, a observação conjunta do nicho temporal, nicho espacial e nicho acústico revelaram que espécies que apresentaram características acústicas similares (Figura 3) tenderam a vocalizar em diferentes períodos do ano. Contrariamente, espécies que apresentaram características acústicas diferentes, tenderam a sobreporem no nicho temporal.

Bufonídeos apresentaram características acústicas similares, mas vocalizaram espaçadamente e também utilizaram sítios de vocalização diferentes. *Phyllomedusa nordestina* e *Scinax x-signatus* vocalizaram no mesmo período do ano, mas

apresentaram baixa sobreposição no uso do sítio de vocalização e no espaço acústico. *Phyllomedusa nordestina* apresentou cantos mais complexos e com frequência dominante mais alta, paralelamente, *Scinax x-signatus* apresentou cantos de anúncio com taxas de repetição mais elevadas, possivelmente como adaptação para evitar interferência acústica. Espécies do gênero *Hypsiboas* apresentaram grande similaridade no nicho acústico e temporal, mas segregaram no uso do sítio de vocalização. Para os leptodactídeos, a alta sobreposição temporal e no uso do sítio de vocalização evidenciada em *Physalaemus*, nos parece ser possível devido à diferenciação acústica. Apesar de *Physalaemus albifrons* e *Physalaemus cicada* apresentarem cantos de anúncio com frequência dominante em faixas acima de 2000 Hz, *Physalaemus cicada* possui cantos com frequência dominante mais elevada que o congênico, além disso, os cantos de anúncio de ambas as espécies evidenciaram diferenças marcantes na estrutura da nota e nos parâmetros temporais.

Faixas de frequências podem não ser eficientes parâmetros para garantir a estrutura acústica em taxocenoses (Bouner e York 2002). Fêmeas podem escolher machos com base também em parâmetros temporais do canto de anúncio (Gerhardt 1991; Wilczynski et al. 1999). Fêmeas de anuros são capazes de reconhecer uma série de sinais cognitivos complexos para escolher machos com melhores aptidões (Wells 1988; Ryan et al. 2009), o que pode influenciar a segregação acústica em *Physalaemus*.

Anuros da taxocenose de Cabaceiras que vocalizaram sincronicamente tenderam a apresentar cantos organizados em tempos regulares, possivelmente, como tentativa de evitar sobreposição. Para Schwartz e Wells (1983) e Wells (1988) o comportamento dos machos em alterar o tempo de seu canto é uma tentativa de minimizar interferência acústica com machos vizinhos coespecíficos e heteroespecíficos, o que potencializa a

propagação do som e possibilita o reconhecimento das vocalizações pelas fêmeas (Ryan 1988). Ruídos originados por outros machos e pelo ambiente podem induzir cantos de anúncio com faixas de frequência dominante que reduzem a interferência (Preininger et al. 2007; Boecker et al. 2009). Esta pode ser uma explicação para algumas espécies da taxocenose apresentarem vocalizações em faixas de frequência dominante com aproximadamente 2000 Hz, no entanto, estudos adicionais seriam necessários para investigar esta relação.

A tendência de anuros pequenos vocalizarem com alta frequência e anuros grandes vocalizarem com baixa frequência sugere que restrições na frequência podem ser influenciadas pelo tamanho do corpo (Duellman & Pyles 1983; Ryan 1986). Animais grandes apresentam modificações nas estruturas da laringe que determinam cantos com frequências mais baixas (Ryan 1988). Este padrão evidencia forte efeito da morfologia na estrutura do canto de anúncio das espécies da taxocenose.

A literatura acerca de estrutura acústica e de uso do sítio de canto em anuros é bastante robusta (Höld 1977; Márquez et al. 1993; Salas et al. 1998; Bourne e York 2001; Martins e Jim 2003; Santos e Rossa-Feres 2007; Vasconcelos e Rossa-Feres 2008; Silva et al. 2008), e frequentemente tem revelado efeitos significativos. Bourner e York (2001) utilizaram modelos nulos para testarem a hipótese de estrutura acústica e estrutura no uso do sítio de vocalização em duas taxocenoses na Guiana. No estudo as taxocenoses investigadas apresentaram estrutura acústica e apenas uma apresentou uso aleatório do sítio de vocalização. No entanto, Chek et al. (2003), a partir de compilação de dados acústicos de 10 taxocenoses amazônicas, encontrou efeitos significativo apenas em três, sugerindo que a partição pode ocorrer em outros aspectos da biologia reprodutiva das espécies.

Em nosso estudo, a ausência de estrutura no espaço acústico e no uso do sítio de vocalização sugere que espécies não competem pelo recurso, neste sentido, duas explicações podem ser possíveis (i) o recurso é abundante a ponto das espécies não competirem; (ii) a existência de outros mecanismos que viabilizem a coexistência. Assumindo que a disponibilidade de corpos d'água na taxocenose de Cabaceiras pode ser um fator limitante, decorrente de características ambientais que acentuam o estresse hídrico e a observação conjunta do nicho temporal, espacial e acústico, acreditamos que a complementaridade de nicho possa garantir a coexistência entre espécies, evidenciando a existência de fatores ecológicos determinando o padrão de uso dos recursos.

Agradecimentos

Somos gratos ao Severino, Rosa e Anselmo pela autorização de entrada no sítio Junco e por todo o suporte. Agradecemos a Paula C. Eterovick, Frederico G. R. França e Adrian A. Garda pelas valiosas sugestões. A Airan Protázio, Laura Falkenberg, Lucas Cavalcante e Sonia Carvalho pela ajuda nos trabalhos de campo e sugestões. Agradecemos a Capes pela bolsa estudantil a A. S. Protázio e ao CNPq pela bolsa estudantil a R. L. Albuquerque e pela bolsa de produtividade a D. O. Mesquita. Ao ICMbio pela autorização de coleta (nº 30122-1).

Referências

- Afonso LG, Eterovick PC. 2007. Microhabitat choice and differential use by anurans in forest streams in Southeastern Brazil. *J Nat Hist.* 41(13-16):937-948.
- Andrade-Lima D. 1981. The Caatingas dominium. *Rev Bras Bot.* 4: 149-153.

- Arzabe C, Carvalho CX, Costa MAG. 1998. Anuran assemblages in Crasto Forest ponds (Sergipe State, Brazil): comparative structure and calling activity patterns. *Herpetol J.* 8:111-113.
- Ayres M, Ayres Jr M, Ayres BL, Santos, AAS. 2007. BioEstat. 5.0. Aplicações estatística nas áreas das ciências bio-médicas. 5nd ed. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, MCT-CNPq.
- Baugh AT, Ryan MJ. 2010. Mate choice in response to dynamic presentation of male advertisement signals in túngara frogs. *Anim Behav.* 79:145-152.
- Bernarde PS, Anjos L. 1999. Distribuição espacial e temporal da anurofauna no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). *Comun Mus Ciênc Tecnol PUCRS Ser Zool.* 12:127-140.
- Bertoluci J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. *J Herpetol.* 32(4):607-611.
- Bertoluci J, Rodrigues MT. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeaster Brazil. *Amphibia-Reptilia.* 23:161-167.
- Boeckle M, Preininger D, Höld W. 2009. Communication in noisy environments I: acoustic signals of *Staurois latopalmatus* Boulenger 1887. *Herpetologica.* 65(2):154-165.
- Bokermann WCA. 1966. Notas sobre três espécies de *Physalaemus* de Maracás, Bahia (Amphibia, Leptodactylidae). *Rev Bras Biol.* 26(3):253-259.
- Bourne GR, York H. 2001. Vocal behaviors are related to nonrandom structure of anuran breeding assemblages in Guyana. *Ethol Ecol Evol.* 13:313-329.
- Cardoso AJ, Vielliard JME. 1985. Caracterização bio-acústica da população topotípica de *Hyla rubicundula* (Amphibia, Anura). *Rev Bras Zool.* 2(7):423-426.

- Cardoso AJ, Andrade GV, Haddad CFB. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Rev Bras Biol.* 49:241–249.
- Casal FC, Juncá FA. 2008. Girino e canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* (Amphibia: Anura: Hylidae) do estado da Bahia, Brasil, e considerações taxonômicas. *Bol Mus Para Emílio Goeldi.* 3(3):217-224.
- Chek AA, Bogart JP, Loughheed SC. Mating signal partitioning in multi-species assemblages: a null model test using frogs. *Ecol Lett.* 6:235-247.
- Duellman WE, Pyles RA. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia.* 1983(3):639-649.
- Duellman WE, Trueb L. 1994. *Biology of amphibians.* Baltimore: The John Hopkins University Press.
- Eterovick PC, Rievers CR, Kopp K, Wachlevski M, Franco BP, Dias CJ, Barata IM, Ferreira ADM, Afonso LG. 2010. Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in Southeastern Brazil. *Evol Ecol.* 24:1-24.
- Garda AA, São Pedro VA, Lion MB. 2010. The advertisement and release calls of *Rhinella jimi* (Anura, Bufonidae). *South Am J Herpetol.* 5(2):151-156.
- Gerhardt HC. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Anim Behav.* 42: 615-635.
- Gerhardt HC, Huber F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions.* Chicago: The University of Chicago Press.
- Giulietti AM, Bocage Neta AL, Castro AAJF, Gamarra-Rojas CFL, Sampaio EVSB, Virgínio JF, Queiroz LP, Figueiredo MA, Rodal MJN, Barbosa MRV, Harley RM. 2007. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma Caatinga. In: Silva JMC, Tabarelli

- M, Fonseca MT, Lins LV, organizers. Biodiversidade da Caatinga: área e ações prioritárias para conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. p. 173-188
- Gotelli NJ, Graves GR. 1996. Null models in ecology. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Gotelli NJ, Entsminger GL. 2005. EcoSim: Null models software for ecology. Acquired Intelligence Inc & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465.
<http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Gottsberger B, Gruber E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *J Trop Ecol.* 20(3):271-280.
- Guerra C, Baldo D, Rosset S, Borteiro C, Kolenc F. 2011. Advertisement and release calls in Neotropical toads of the *Rhinella granulosa* group and evidence of natural hybridization between *R. bergi* and *R. major* (Anura: Bufonidae). *Zootaxa.* 3092:26-42.
- Guimarães LD, Bastos RP. 2003. Vocalizações e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Iheringia.* 93(2):149-158.
- Haddad CFB, Prado CPA. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Biociencia.* 55:207-217.
- Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. Disponível em:
<<http://folk.uio.no/ohammer/past/>>. Acesso em: 19 de mar de 2011.
- Harvey PH, Pagel MD. 1991. The comparative method in evolutionary biology. New York: Oxford University Press.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol.* 22:415-427.
- Höld W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. *Oecologia.* 28:351-363.

- Höld W. 1992. Reproductive behavior in the neotropical foam-nesting frog *Pleurodema dipolistris* (Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*. 13:263-274.
- Kime NM, Turner WR, Ryan MJ. 2000. The transmission of advertisement calls in Central American frogs. *Behav Ecol*. 11(1):71-83.
- Littlejohn MJ. 2001. Patterns of differentiation in temporal properties of acoustic signals of anurans. In: Ryan MJ, editor. *Anuran communication*. Washington: Smithsonian Institution Press. p. 102-120.
- Losos JB. 1990. Ecomorphology, performance capability, and scaling of West Indian *Anolis* lizards: an evolutionary analysis. *Ecol Monogr*. 60(3): 369-388.
- Losos JB. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol Lett*. 11:995-1007.
- Márques R, De La Riva I, Bosch J. 1993. Advertisement calls of bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Biotropica*. 25(4):426-443.
- Martins EP, Hansen TF. 1996. The statistical analysis of interspecific data: a review and evaluation of phylogenetic comparative methods. In: Martins EP, editor. *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. New York: Oxford University Press. p. 22-75.
- Martins IA, Jim J. 2003. Bioacoustic analysis of advertisement call in *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura, Hylidae) in Botucatu, São Paulo, Brazil. *Braz J Biol*. 63(3):507-516.
- Navas CA, Úbeda CA, Logares R, Jara FG. 2010. Thermal tolerances in tadpoles of three species of patagonian anurans. *South Am J Hepetol*. 5(2):89-96.

- Nunes I, Juncá FA. 2006. Advertisement calls of three Leptodactylid frogs in the State of Bahia, Northeastern Brazil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), with considerations on their taxonomic status. *Arq Mus Nac.* 64(2):151-157.
- Oseen KL, Wassersug RJ. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia.* 133(4):616-625.
- Péfaur JE, Duellman WE. 1980. Community structure in high andean herpetofaunas. *Trans Kansas Acad Sci.* 83:45-65.
- Pianka ER. 1973. The structure of lizard communities. *Ann Rev Ecol Syst.* 4: 53-74.
- Pombal Jr JP. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. *Rev Bras Biol.* 57(4):583-594.
- Prado GM, Pombal Jr. JP. 2005. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, Sudeste do Brasil. *Arq Mus Nac.* 63(4):685-705.
- Preininger D, Böckle M, Höld W. 2007. Comparison of anuran acoustic communities of two habitat types in the Danun Valley conservation area, Sabah, Malaysia. *Salamandra.* 43(3):129-138.
- Rossa-Feres DC, Jim J. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Rev Bras Zool.* 18(2):439-454.
- Ryan MJ. 1986. Factors influencing the evolution of acoustic communication: biological constraints. *Brain Behav Evol.* 28:70-82.
- Ryan MJ. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: Frittsch B, Hetherington T, Ryan MJ, Walkowiak W,

- Wilczynski WT, editors. The evolution of the amphibian auditory system. New York: John Wiley and Sons. p. 637-667.
- Ryan MJ, Akre KL, Kirkpatrick M. 2009. Cognitive mate choice. In: Dukas R, Ratcliffe J, editors. Cognitive Ecology II. Chicago: University of Chicago Press. p. 137-155.
- Salas NE, Zavattieri MV, Di Tada IE, Martino AL, Bridarolli ME. 1998. Bioacoustical and etho-ecological features in amphibian communities of Southern Cordoba Province (Argentina). Cuad Herpetol. 12(1):37-46.
- Sampaio EVSB. 2010. Características e potencialidades. In: Gariglio MA, Sampaio EVSB, Cestaro LA, Kageyama PY, editors. Uso sustentável e conservação dos recursos florestais da Caatinga. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro. p. 29-48.
- Santos TG, Rossa-Feres DC. 2007. Similarities in calling site and advertisement call among anuran amphibians in Southeastern Brazil. South Am J Herpetol. 2(1):17-30.
- Santos TG, Rossa-Feres DC, Casatti L. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. Iheringia. 97(1):37-49.
- São-Pedro VA, Medeiros PH, Garda AA. 2011. The advertisement call of *Rhinella granulosa* (Anura, Bufonidae). Zootaxa. 3092:60-62.
- Schwartz JJ, Wells KD. 1983. An experimental study of acoustic interference between two species of Neotropical treefrogs. Anim Behav. 31:181-190.
- Silva AS, Martins IA, Rossa-Feres DC. 2008. Bioacustica e sítio de vocalização em taxocenoses de anuros de área aberta no nordeste paulista. Biota Neotrop. 8(3):123-134.
- Simpson EH. 1949. Measurement of diversity. Nature. 163:168.

- Stebbins RC, Cohen NW. 1995. A natural history of amphibians. New York: Princeton University Press.
- Tárano Z. 2010. Advertisement calls and calling habitats of frogs from a flooded Savanna of Venezuela. *South Am J Herpetol.* 5(3):221-240.
- Toft CA. 1980a. Seasonal variation in populations of panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia.* 47:34-38.
- Toft CA. 1980b. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia.* 45:131-141.
- Vasconcelos TS, Rossa-Feres DC. 2008. Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space use in anuran communities in Southeastern Brazil. *Phyllomedusa.* 7(2):127-142.
- Velloso AL, Sampaio EVSB, Pareyn FGC, editors. 2002. Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga. Recife: Associação Plantas do Nordeste; The Nature Conservancy do Brasil.
- Vieira WLS, Arzabe C, Santana GG. 2007. Composição e distribuição espaço-temporal de anuros no cariri paraibano, Nordeste do Brasil. *Oecol Bras.* 11(3):383-396.
- Vieira WLS, Santana GG, Arzabe C. 2009. Diversity of reproductive modes in anurans communities in the Caatinga (dryland) of northeastern Brazil. *Biodivers Conserv.* 18:55-66.
- Vilaça TRA, Silva JRS, Solé M. 2011. Vocalization and territorial behaviour of *Phyllomedusa nordestina* Caramaschi, 2006 (Anura: Hylidae) from southern Bahia, Brazil. *J Nat Hist.* 45(29-30):1823-1834.
- Vitt LJ, Caldwell JP. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *J Zool.* 234:463-476.

- Vitt LJ, Sartorius SS, Ávila-Pires TCS, Espósito MC, Miles DB. Niche segregation among sympatric amazonian teiid lizards. *Oecologia*. 122(3):410-420.
- Wells KD. 1977. The courtship of frogs. In: Taylor DH, Gihman SI, editors. *The reproductive biology of amphibians*. New York: Plenum Publishing Corporation. p. 233-262.
- Wells KD. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. In: Frittsch B, Ryan MJ, Wilczynski W, Hetherington TE, Walkowiak W, editors. *The evolution of the amphibian auditory system*. New York: John Wiley and Sons. p. 433-454.
- Wells KD. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Wells KD, Schwartz JJ. 1984. Vocal Communication in a Neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: aggressive calls. *Behaviour*. 91(1-3):128-145.
- Wiens JJ, Graham CH. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol S*. 36:519-539.
- Wilczynski W, Rand AS, Ryan MJ. 1999. Female preferences for temporal order of call components in the túngara frog: a Bayesian analysis. *Anim Behav*. 58:841-851.
- Wogel H, Pombal Jr JP. 2007. Comportamento reprodutivo e seleção sexual em *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) (Anura, Hylidae). *Pap Avulsos Zool*. 47(13):165-174.
- Zimmerman B, Simberloff D. 1996. An historical interpretation of habitats use by frogs in a Central Amazonian Forest. *J Biogeogr*. 23(1): 27-46.

Tabela 1. Período de atividade reprodutiva de 12 espécies de anuros em poças temporárias de Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set
<i>B. granulosus</i>						X	X		X			X					
<i>B. jimi</i>						X		X	X		X						X
<i>H. crepitans</i>															X	X	
<i>H. raniceps</i>												X		X	X	X	
<i>S. x-signatus</i>			X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>P. nordestina</i>									X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>L. cf. macrosternum</i>									X					X	X		
<i>L. troglodytes</i>								X	X		X	X					
<i>P. albifrons</i>						X	X		X		X						
<i>P. cicada</i>						X	X		X		X						
<i>P. diplolister</i>									X								
<i>P. cristiceps</i>											X	X					

Tabela 2. Coeficiente de Spearman entre riqueza de espécies em atividade reprodutiva e variáveis abióticas. Negrito representa valores significativos ($p = 0,05$)

	Nº Amostras	Coeficiente	<i>t</i>	<i>p</i>
Precipitação acumulada (mm)				
<i>dia da visita</i>	41	0,4827	3,4422	0,0014
<i>1 dia anterior a visita</i>	41	0,4210	2,8985	0,0061
<i>2 dias anteriores a visita</i>	41	0,3356	2,2245	0,0319
<i>3 dias anteriores a visita</i>	41	0,0417	0,2606	0,7958
Temperatura do ar (°C)	41	0,0276	0,1725	0,8639
Temperatura do solo (°C)	41	0,2386	1,5342	0,1330
Temperatura da água (°C)	31	0,3172	1,8010	0,0820

Tabela 3. Abundância por sítio de vocalização para 12 espécies de anuros de poças temporárias em Cabaceiras, Paraíba, Brasil. SE – solo exposto; SEV – solo entre vegetação; HER – empoleirado em erva; ARB – empoleirado em arbusto; ARV – empoleirado em árvore; VE – empoleirado em vegetação emergente; OS – parcialmente submerso; SR – sobre rocha; BUR – buraco; BRO – empoleirado em bromélia; LSV – largura do sítio de vocalização.

	SE	SEV	HER	ARB	ARV	VE	PS	SR	BUR	BRO	LSV
<i>B. granulatus</i>	12	4						1			1,80
<i>B. jimi</i>							4				1,00
<i>H. crepitans</i>							1				1,00
<i>H. raniceps</i>	1	1		2							2,67
<i>S. x-signatus</i>	14	13		3	6	7		1	4	2	5,21
<i>P. nordestina</i>	1		5	9	3				1		3,09
<i>L. cf. macrosternum</i>							3				1,0
<i>L. troglodytes</i>		3									1,0
<i>P. albifrons</i>							15				1,0
<i>P. cicada</i>							36				1,0
<i>P. diplolister</i>							4				1,0
<i>P. cristiceps</i>		4									1,0

Tabela 4. Matriz de sobreposição no uso do sítio de vocalização com base no índice de Sobreposição de Pianka, para 12 anuros de poças temporárias em Cabaceiras, Paraíba, Brasil.

	<i>B. j.</i>	<i>H. c.</i>	<i>H. r.</i>	<i>S. x.</i>	<i>P. n.</i>	<i>L.cf. m.</i>	<i>L. t.</i>	<i>P. a.</i>	<i>P. ci.</i>	<i>P. d.</i>	<i>P. cr</i>
<i>B. granulosus</i>	0,00	0,00	0,515	0,795	0,088	0,00	0,315	0,00	0,00	0,00	0,315
<i>B. jimi</i>		1,00	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	0,00
<i>H. crepitans</i>			0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	0,00
<i>H. raniceps</i>				0,615	0,717	0,00	0,408	0,00	0,00	0,00	0,408
<i>S. x-signatus</i>					0,258	0,00	0,593	0,00	0,00	0,00	0,593
<i>P. nordestina</i>						0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>L. cf. macrosternum</i>							0,00	1,00	1,00	1,00	0,00
<i>L. troglodytes</i>								0,00	0,00	0,00	1,00
<i>P. albifrons</i>									1,00	1,00	0,00
<i>P. cicada</i>										1,00	0,00
<i>P. diplolister</i>											0,00

Tabela 5. Média $\pm$ desvio padrão dos parâmetros acústicos de 11 anuros da taxocenose de Cabaceiras, PB. Valores entre parênteses representam mínimo e máximo de cada variável.

	CRC (mm)	Frequência dominante (Hz)	Nº notas/canto	Duração da nota (ms)	Duração do canto (ms)	TRC (min)	Distância entre cantos (ms)	Nº pulsos/nota
<i>B. g.</i> (3)	47,21 $\pm$ 2,93 (44,15 - 49,98)	2948,81 $\pm$ 284,29 (2067,2 - 3445,3)	132,18 $\pm$ 47,66 (21,0 - 205,0)	22,25 $\pm$ 2,81 (5,0 - 28,0)	3876,45 $\pm$ 1511,81 (672,0 - 6715,0)	2,17 $\pm$ 1,53 (0 - 4,0)	12128,67 $\pm$ 8510,91 (6851,0 - 21947,0)	3,87 $\pm$ 0,49 (1,0 - 5,0)
<i>B. j.</i> (2)	124,42 $\pm$ 3,66 (121,8 - 127,0)	513,88 $\pm$ 22,26 (344,5 - 516,8)	95,64 $\pm$ 94,34 (8,0 - 284,0)	32,08 $\pm$ 3,96 (13,0 - 46,0)	7138,82 $\pm$ 6007,66 (634,0 - 18777,0)	1,37 $\pm$ 1,51 (0 - 4,0)	46115,75 $\pm$ 63478,25 (155,0 - 165328,0)	2,53 $\pm$ 0,53 (1,0 - 3,0)
<i>H. c.</i> (1)	60,12	759,07 $\pm$ 85,93 (689,1 - 861,3)	4,57 $\pm$ 0,79 (4,0 - 6,0)	57,94 $\pm$ 60,56 (18,0 - 218,0)	374,29 $\pm$ 56,25 (257,0 - 441,0)	8,0	4181,29 $\pm$ 2070,73 (1670,0 - 7711,0)	5,81 $\pm$ 6,26 (2,0 - 22,0)
<i>H. r.</i> (2)	73,35 $\pm$ 1,17 (72,52 - 74,18)	1024,68 $\pm$ 515,96 (689,1 - 2239,5)	2,58 $\pm$ 1,26 (1,0 - 6,0)	213,93 $\pm$ 72,19 (116,0 - 336,0)	997,25 $\pm$ 589,06 (251,0 - 2971,0)	13,33 $\pm$ 6,56 (4,0 - 19,0)	5263,54 $\pm$ 5783,11 (777,0 - 21019,0)	7,36 $\pm$ 3,57 (2,0 - 15,0)
<i>S. x.</i> (3)	35,26 $\pm$ 1,27 (34,02 - 36,56)	1046,01 $\pm$ 44,79 (1033,6 - 1205,9)	1,0 $\pm$ 0 (1,0 - 1,0)	166,80 $\pm$ 17,91 (103,0 - 229,0)	166,88 $\pm$ 18,08 (103,0 - 229,0)	40,42 $\pm$ 13,50 (18,0 - 55,0)	1036,87 $\pm$ 2116,43 (395,0 - 17902,0)	9,39 $\pm$ 1,02 (6,0 - 13,0)
<i>P. n.</i> (3)	34,75 $\pm$ 1,17 (33,77 - 36,04)	1992,47 $\pm$ 111,57 (1550,4 - 2239,5)	1,28 $\pm$ 0,45 (1,0 - 2,0)	22,65 $\pm$ 8,63 (3,0 - 50,0)	31,89 $\pm$ 16,76 (13,0 - 66,0)	11,50 $\pm$ 7,93 (1,0 - 23,0)	5426,23 $\pm$ 9417,17 (1009,0 - 45514,0)	2,37 $\pm$ 0,82 (1,0 - 3,0)
<i>L. t.</i> (2)	46,41 $\pm$ 0,69 (45,92 - 46,90)	2955,95 $\pm$ 87,87 (2756,2 - 3100,8)	1,0 $\pm$ 0 (1,0 - 1,0)	51,57 $\pm$ 24,51 (20,0 - 89,0)	51,57 $\pm$ 24,51 (20,0 - 89,0)	82,86 $\pm$ 44,72 (23,0 - 123,0)	738,11 $\pm$ 1047,38 (210,0 - 7228,0)	-----
<i>P. a.</i> (3)	25,80 $\pm$ 2,03 (23,82 - 27,87)	2918,37 $\pm$ 155,65 (2239,5 - 3100,8)	1,0 $\pm$ 0 (1,0 - 1,0)	372,59 $\pm$ 51,33 (318,0 - 503,0)	372,59 $\pm$ 51,33 (318,0 - 503,0)	54,0 $\pm$ 11,5 (36,0 - 77,0)	705,96 $\pm$ 571,27 (308,0 - 3796,0)	134,63 $\pm$ 12,83 (117,0 - 164,0)
<i>P. ci.</i> (1)	23,44	3440,79 $\pm$ 41,21 (3273,0 - 3617,6)	326,25 $\pm$ 147,62 (30,0 - 471,0)	20,79 $\pm$ 1,74 (16,0 - 27,0)	15465,00 $\pm$ 7078,45 (2198,0 - 24907,0)	2,20 $\pm$ 0,84 (1,0 - 3,0)	16908,62 $\pm$ 15075,18 (1003,0 - 48049,0)	8,07 $\pm$ 0,61 (7,0 - 10,0)
<i>P. d.</i> (3)	31,20 $\pm$ 0,54 (30,82 - 31,58)	1040,23 $\pm$ 37,84 (861,0 - 1205,0)	24,54 $\pm$ 23,25 (2 - 95)	48,34 $\pm$ 8,52 (29,0 - 66,0)	2610,86 $\pm$ 2374,95 (306,0 - 10721,0)	4,75 $\pm$ 4,13 (0 - 11,0)	5951,67 $\pm$ 8808,56 (231,0 - 39691,0)	9,5 $\pm$ 1,5 (6,0 - 13,0)
<i>P. cr.</i> (2)	41,70 $\pm$ 1,91 (40,35 - 43,05)	1071,06 $\pm$ 72,67 (1033,6 - 1205,9)	1,0 $\pm$ 0 (1,0 - 1,0)	651,61 $\pm$ 92,33 (490,0 - 818,0)	651,61 $\pm$ 92,33 (490,0 - 818,0)	3,0 $\pm$ 3,1 (0 - 7,0)	7519,67 $\pm$ 20646,21 (362,0 - 91411,0)	58,8 $\pm$ 7,7 (45,0 - 72,0)

Figura 1. Riqueza de anuros e variáveis ambientais na taxocenose de Cabaceiras, durante maio de 2010 e novembro de 2011. Valores acima das barras representam número de espécies em atividade de vocalização.

Figura 2. Relação entre tamanho do corpo e frequência dominante de 11 espécies de anuros. Círculos pequenos representam uma espécie e círculo grande representa duas espécies.

Figura 3. Análise de agrupamento baseado na distância Euclidiana calculada a partir da média de sete parâmetros acústicos para 11 espécies de anuros.

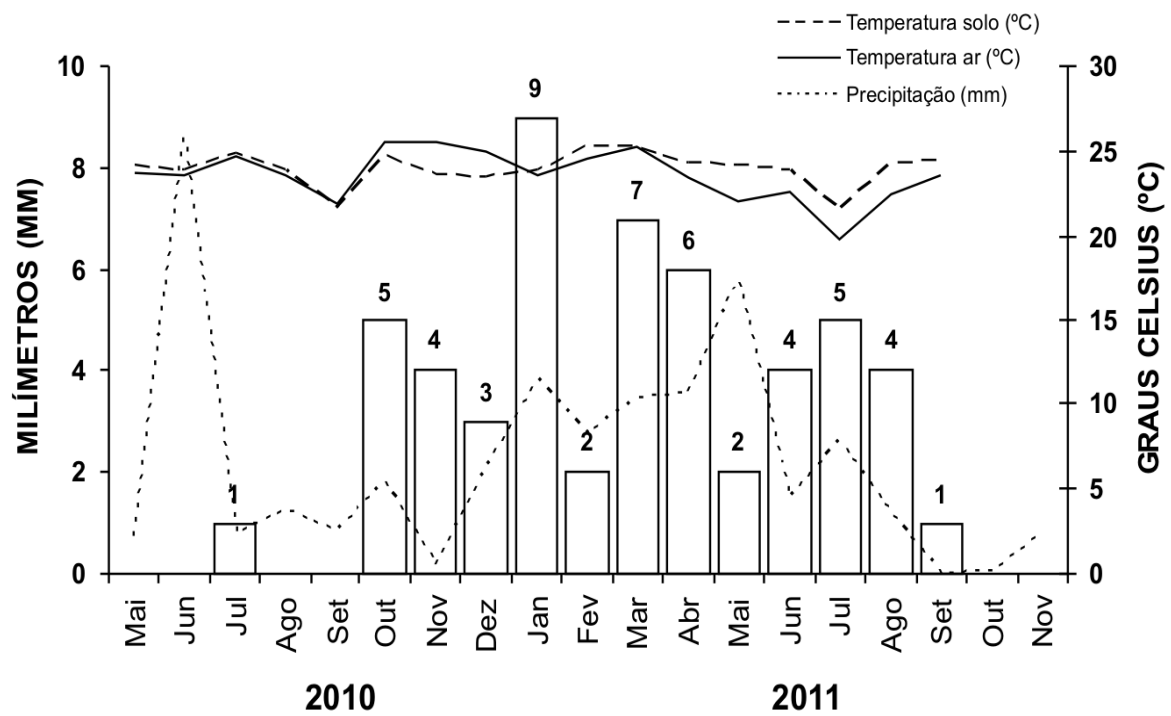


Figura 1.

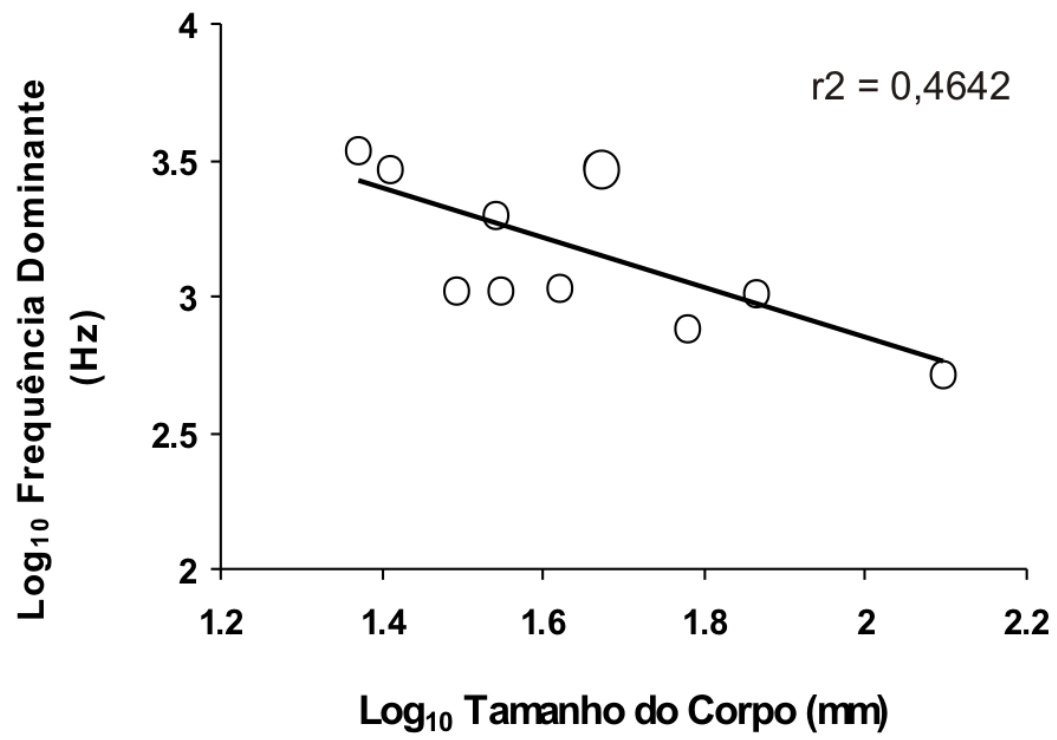


Figura 2.

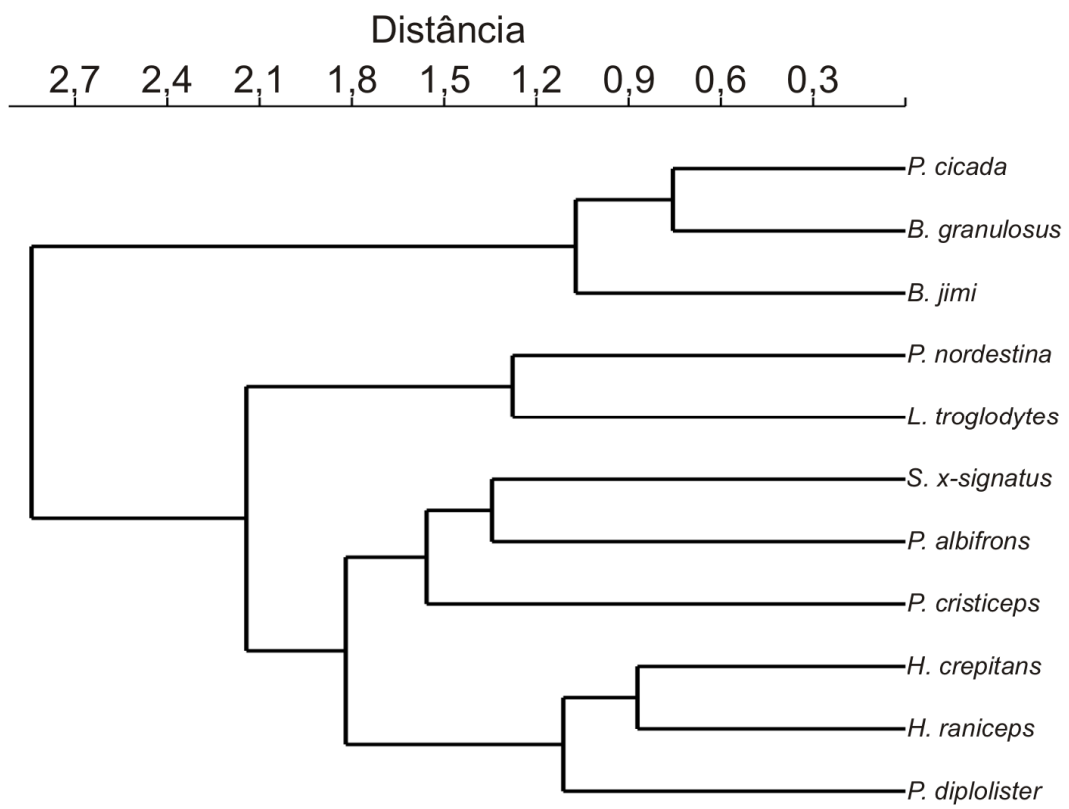


Figura 3.