

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS

LUIZ FERNANDO FERREIRA

**A FRAGMENTAÇÃO DE HÁBITAT INFLUENCIA AS ESTRUTURAS
FILOGENÉTICA E BIOACÚSTICA DAS ANUROCENOSSES?**

ALFENAS/MG

2023

LUIZ FERNANDO FERREIRA

**A FRAGMENTAÇÃO DE HÁBITAT INFLUENCIA AS ESTRUTURAS
FILOGENÉTICA E BIOACÚSTICA DAS ANUROCENOSSES?**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Diversidade Biológica e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Rogério Grassetto da Cunha Teixeira

Coorientador: Prof. Dr. Vinícius Xavier da Silva

ALFENAS/MG

2023

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas
Biblioteca Central

Ferreira, Luiz Fernando .

A fragmentação de hábitat influencia as estruturas filogenética e bioacústica das anurocenoses? / Luiz Fernando Ferreira. - Alfenas, MG, 2023.
64 f. : il. -

Orientador(a): Rogério Grassetto Teixeira da Cunha.
Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, MG, 2023.
Bibliografia.

1. Amphibia. 2. Ecofilogenética. 3. Nicho acústico. I. da Cunha, Rogério Grassetto Teixeira, orient. II. Título.

LUIZ FERNANDO FERREIRA

“ A fragmentação de hábitat influencia as estruturas filogenéticas e bioacústicas das anurocenoses? ”

A Banca examinadora abaixo-assinada aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Aprovada em: 07 de julho de 2023.

Prof. Dr. Rogério Grassetto Teixeira da Cunha

Instituição: Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL)

Profa. Dra. Vanessa Kruth Verdade

Instituição: Universidade Federal do ABC (UFABC)

Prof. Dr. Marcelo José Sturaro

Instituição: Universidade Federal de São Paulo (USP)



Documento assinado eletronicamente por **Rogério Grassetto Teixeira da Cunha, Professor do Magistério Superior**, em 07/07/2023, às 13:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **1029101** e o código CRC **328B61BD**.

Dedico este trabalho aos meus pais, e a minha esposa, que me apoiaram durante toda minha jornada.

Dedico especialmente ao meu avô José do Carmo Ferreira (Vô Zeca) - em memória.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001.

Ao Programa de Pós Graduação em Ciências Ambientais (PPGCA/UNIFAL-MG);

Ao Laboratório de Ecologia Espacial e Conservação (LEEC/ UNESP-Rio Claro), em especial ao Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro (Miltinho), que gentilmente disponibilizou os dados utilizados neste trabalho;

Ao Laboratório de Ecologia de Fragmentos Florestais (ECOFRAG/ UNIFAL - MG), em especial à Prof^a. Dr^a. Érica Hasui pelo apoio nas análises.

À Prof^a Dr^a Vanessa Kruth Verdade e ao Prof. Dr. Marcelo José Sturaro, que desde a defesa do projeto fizeram importantes contribuições a este trabalho;

Aos meus orientadores, Prof. Dr. Rogério Grassetto Teixeira da Cunha e Prof. Dr. Vinícius Xavier da Silva, por toda paciência e empenho ao me orientar, e por todo conhecimento que me forneceram durante esses anos.

Aos meus pais Luiz Carlos Ferreira e Sandra dos Santos Ferreira, e a minha sogra Sirlene de Souza Dias, por todo incentivo e apoio durante esses anos.

Em especial à minha companheira Monique Dias Benedetti, pelo apoio, incentivo e paciência que durante minha jornada foram essenciais.

“A Seleção Natural é o maior guindaste de todos os tempos. Ela elevou a vida da simplicidade primeva a altitudes estonteantes de complexidade, beleza e aparente desígnio que hoje nos deslumbram.”

(Richard Dawkins, 2006, p. 87)

RESUMO

A fragmentação é apontada como a principal causa do declínio da biodiversidade, em especial dos anfíbios, o grupo de vertebrados mais ameaçado do mundo, devido a seus atributos biológicos. Contudo, ainda não entendemos totalmente os efeitos da fragmentação sobre as comunidades biológicas, principalmente no que diz respeito a seus aspectos bioacústicos. Além disso, métodos clássicos de mensuração da biodiversidade, baseados em riqueza e abundância, embora importantes, podem ser ineficazes para conhecer de fato como as comunidades respondem à fragmentação. Nesse contexto, a ecofilogenética, uma recente área da biologia que integra ecologia e evolução, vem propondo novas abordagens de estimativa da diversidade e da estrutura dessas comunidades baseadas nas relações filogenéticas entre espécies de uma determinada região. Assim, nosso objetivo foi testar a hipótese de que a fragmentação florestal agiria como um filtro de hábitat, reduzindo a diversidade filogenética de anurocenoses de Mata Atlântica, através da seleção de espécies próximas (estrutura filogenética agrupada) e com parâmetros de vocalização similares (estrutura fenotípica agrupada). Para tanto, levantamos as composições das anurofaunas de 18 *buffers* dentro de um gradiente de fragmentação do Corredor Cantareira-Mantiqueira, utilizando gravadores acústicos autônomos, de onde também obtivemos valores de quatro parâmetros bioacústicos (um temporal e três espectrais) das respectivas espécies. A partir desses dados, testamos através das métricas de diversidade filogenética (SES.PD), distância média entre pares (SES.MPD), distância média do táxon mais próximo (SES.MNTD) e o índice de sobreposição de Horn-Morisita, o efeito da fragmentação sobre a estruturação filogenética e da sobreposição de nicho das anurocenoses aqui estudadas. Registramos 40 espécies de anuros incluindo *Aquarana catesbeiana*, uma rã invasora. Nossas análises demonstraram que: (i) a fragmentação influenciou na diversidade filogenética, de modo a aumentar esta diversidade a medida que diminui a cobertura florestal; (ii) a fragmentação não influencia na estruturação filogenética das anurocenoses estudadas (iii) a sobreposição de nicho acústico entre as espécies é elevada independente da porcentagem de cobertura florestal; e (iv) houve extensa sobreposição dos nichos acústicos (parâmetros bioacústicos muito similares), independente do grau de parentesco das espécies, indicando que a premissa de que a competição é maior

entre espécies aparentadas nem sempre é verdadeira.

Palavras-chave: Amphibia; Ecofilogenética; Nicho acústico

ABSTRACT

Fragmentation is identified as the main cause of biodiversity decline, especially of amphibians, the most endangered group of vertebrates in the world, due to their biological attributes. However, we still do not fully understand the effects of fragmentation on biological communities, especially with regard to their bioacoustic aspects. In addition, classical methods for measuring biodiversity, based on richness and abundance, although important, may be ineffective to fully understand how communities respond to fragmentation. In this context, ecophylogenetics, a recent area of biology that integrates ecology and evolution, has been proposing new approaches to estimate the diversity and structure of these communities based on the phylogenetic relationships between the species in a given region. Thus, our objective was to test the hypothesis that forest fragmentation would act as a habitat filter, reducing the phylogenetic diversity of Atlantic Forest anurocenoses, through the selection of closely related species (clustered phylogenetic structure) and with similar vocalization parameters (grouped phenotypic structure). For that end, we surveyed the anuran compositions of 18 buffers within a fragmentation gradient in the Corredor Cantareira-Mantiqueira, using autonomous acoustic recorders, from which we also obtained values of four bioacoustic parameters (one temporal and three spectral) of the respective species. From these data, we tested through the metrics of phylogenetic Diversity (SES.PD), mean distance between pairs (SES.MPD), mean distance between the closest taxon (SES.MNTD) and the Horn-Morisita overlap index, the effect of fragmentation on the phylogenetic structure and of the niche overlap of the anurocenoses studied here. We recorded 40 frog species including *Aquarana catesbeiana*, an invasive frog. Our analyzes demonstrated that: (i) fragmentation influenced phylogenetic diversity, increasing this diversity as forest cover decreased; (ii) fragmentation does not influence the phylogenetic structure of the anurocenoses studied (iii) acoustic niche overlap between species is high regardless of the percentage of forest cover; and (iv) there was extensive overlapping of acoustic niches (very similar bioacoustic parameters), regardless of the degree of relatedness of the species, indicating that the premise that competition is greater between related species is not always true.

Keywords: Acoustic niche; Amphibia; Ecophylogenetics

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Esquema de representação das diferentes definições de nicho.....	16
Figura 2 - Estruturação das comunidades biológicas segundo a Teoria Neutra de Hubbell (adaptado de Hubbell, 2001).....	18
Figura 3 - Padrões de estruturação filogenética, adaptado de Pausas e Verdú (2010).....	23
Figura 4 - Área de estudo mostrando os pontos amostrais no Corredor Cantareira-Mantiqueira no estado de São Paulo, Brasil.....	31
Figura 5 - Gráfico de regressão linear entre Diversidade Filogenética (SES.PD) do anuros e cobertura florestal (%) de 18 <i>buffers</i> de 2 km de raio no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil...	38
Figura 6 - Box-plots de cada parâmetros das vocalizações das espécies de anuros registradas no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil.....	39

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Valores dos índices filogenéticos e da sobreposição de parâmetros acústicos obtidos através do Índice de Horn-Morisita, calculados para as anurocenoses de cada uma das 18 paisagens amostradas no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil..... 36
- Tabela 2 - Regressão linear da relação entre o percentual de cobertura florestal das paisagens e índices filogenéticos (SES.PD, SES.MPD e SES.MNTD) de anurocenoses de 18 paisagens no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil..... 37
- Tabela 3 - Valores da estatística K e respectivo p-valor dos parâmetros bioacústicos das vocalizações de anuros do Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil. Sinal filogenético de cada parâmetro significativo quando p-valor < 0.05 (destacados em amarelo)..... 38

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	13
1.1	PROCESSOS ESTRUTURADORES DAS COMUNIDADES BIOLÓGICAS.....	13
1.2	ECOFILOGENÉTICA: O QUE É E SUAS CONTRIBUIÇÕES PARA A ECOLOGIA DE COMUNIDADES.....	19
1.3	ANFÍBIOS ANUROS.....	24
1.3.1	Bioacústica de anuros.....	26
1.3.2	Como a fragmentação de hábitat afeta a estruturação das anurocenoses.....	27
1.4	OBJETIVOS.....	29
1.4.1	Objetivo Geral.....	29
1.4.2	Objetivos Específicos.....	29
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	31
2.1	OBJETO E ÁREA DE ESTUDOS.....	31
2.2	DESENHO EXPERIMENTAL.....	32
2.3	ANÁLISE DOS DADOS.....	32
2.4	<i>POOL</i> DE ESPÉCIES.....	34
3	RESULTADOS.....	36
4	DISCUSSÃO.....	41
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	49
	REFERÊNCIAS.....	50
	APÊNDICES.....	61

1 INTRODUÇÃO

A ecologia de comunidades é um ramo da Ecologia que estuda o nível de organização comunitária, ou comunidade biológica (JAKSIC, 2007). Uma comunidade biológica é uma estrutura formada por populações (conjunto de indivíduos de uma mesma espécie) de diferentes tipos que vivem num mesmo lugar, e apresentam diversos tipos de interações (como predação, parasitismo, mutualismo e outros) que irão influenciar diretamente no número de indivíduos dessas populações (RICKLEFS; RELEYA, 2016). Neste contexto, o objetivo da ecologia de comunidades é compreender a distribuição dos agrupamentos de espécies na natureza, e a influência do ambiente abiótico e das interações entre as populações sobre estes agrupamentos (PERONI; HERNÁNDEZ, 2011). Estas interações podem influenciar os padrões de distribuição espacial e temporal das populações, os níveis tróficos (através da predação na qual as populações envolvidas vão ser reguladas umas pela outras), a estabilidade e a sucessão das espécies que compõem uma comunidade, enquanto o ambiente abiótico impõe as condições para as interações bióticas, uma vez que restringe a ocorrência das espécies a determinados ambientes (JAKSIC, 2007). Todos esses padrões que de alguma forma são influenciados por algum processo ambiental/interativo definem o que conhecemos como estrutura comunitária (RIBEIRO; MARINHO-FILHO, 2005).

1.1 PROCESSOS ESTRUTURADORES DAS COMUNIDADES BIOLÓGICAS

Até a primeira metade do século XX, a visão dominante acerca das comunidades biológicas foi a de sua estruturação por mecanismos como interações específicas (principalmente competição), adaptações locais e diferenciação de nichos, influenciadas principalmente pela teoria Darwiniana (MATTHEWS; WHITTAKER, 2014; WILSON, 1997). A ênfase na competição deve-se muito às chamadas regras de montagem de comunidades ou assembleias, de Jared Diamond (1975), definindo que: (i) a riqueza de espécies depende de características de sua área e isolamento, sendo que áreas maiores e próximas de outras áreas contêm maior riqueza de espécies; (ii) em áreas menores a taxa de extinção tende a ser maior; e (iii) a chance de sobrevivência de uma espécie depende de sua área mínima de ocorrência.

A influência dos escritos de Darwin (1859) com foco na competição pode ser observada em passagens como:

“Em relação a essas notas sobre predominância, deve ser entendido que a referência é feita apenas para as formas que entram em competição entre si, e mais de modo específico para os membros do mesmo gênero ou classe que tem hábitos de vida quase semelhantes” (DARWIN, 1859, p. 84).

Estas ideias influenciaram o pensamento dos ecólogos de comunidades e o surgimento de teorias bastante difundidas na biologia, como, por exemplo, a Teoria de Nicho (HUTCHINSON, 1957).

Por definição, temos que a competição é uma interação que envolve a disputa por um mesmo recurso, podendo ser classificada como: interespecífica (entre indivíduos de duas ou mais espécies) e intraespecífica (entre indivíduos de uma mesma espécie) (DEL-KLARO, 2004). Essa interação pode resultar na exclusão competitiva, quando duas espécies não conseguem coexistir na exploração do mesmo recurso limitante, e uma delas termina por se extinguir localmente (RICKLEFS; RELYEA, 2016). Entretanto, quando há sobreposição geográfica das espécies, pode haver o deslocamento de caracteres, no qual as diferenças morfológicas, ecológicas ou comportamentais das espécies são acentuadas nas zonas de simpatria, podendo permitir sua coexistência (BROWN; WILSON, 1956).

Entretanto, a competição não é a única interação que influencia na estruturação das comunidades. A facilitação, por exemplo, pode atuar estruturando as comunidades biológicas e ocorre quando uma espécie impacta positivamente na aptidão de outra espécie (ZELÉ *et al.*, 2018). Dois exemplos de facilitação são as estreitas associações denominadas: (i) mutualismo (no qual ambas as espécies interagindo se beneficiam) e (ii) comensalismo (na qual apenas uma das espécies interagindo se beneficia, mas nenhuma tem custos nesta relação) (RICKLEFS; RELYEA, 2016).

Outra interação estruturante de comunidades, porém negativa para uma das espécies, é a predação. Essa representa um fator determinante na densidade, na distribuição e na estrutura populacional das comunidades biológicas segundo Beuchamp, Whal e Johnson (2006), sendo definida por Abrams (2000) como a interação na qual uma fração significativa da biomassa de indivíduos de uma espécie é consumida por indivíduos de outra espécie. Essa interação possui influência sobre

os organismos em dois níveis ecológicos: (i) individual, uma vez que o organismo predado tem a sua aptidão reprodutiva reduzida a zero, pois nunca mais irá se reproduzir; e (ii) de comunidade, no qual uma população influenciará na abundância da outra (STEVENS, 2010).

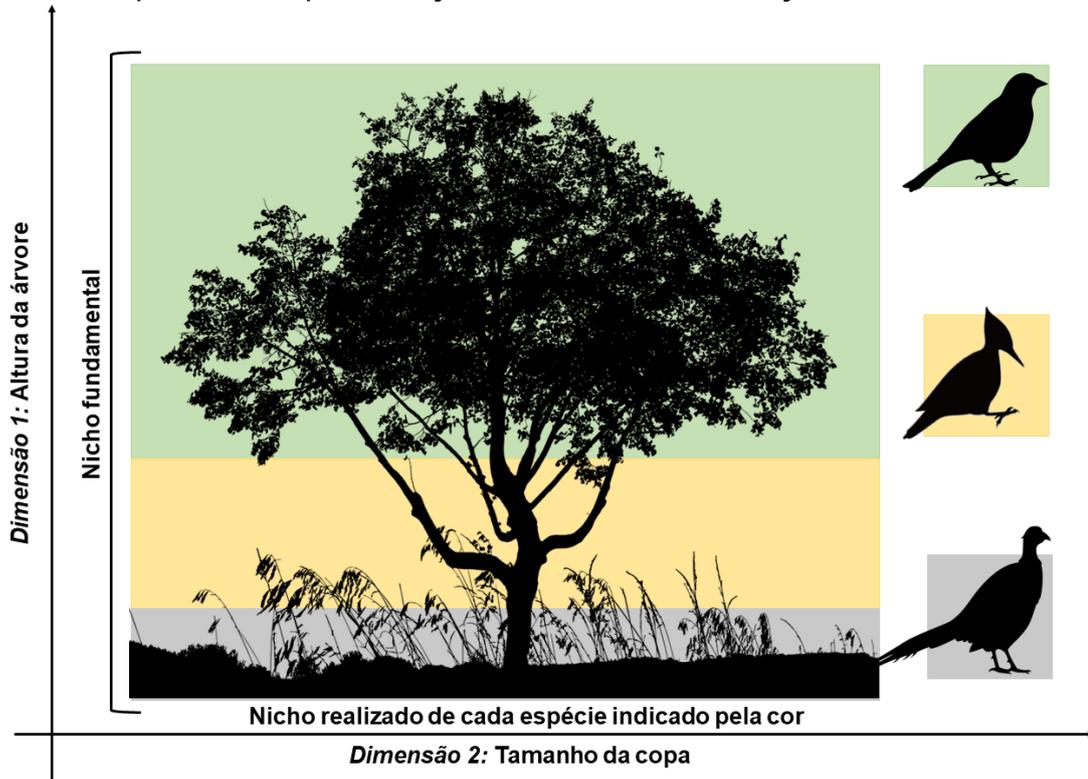
Temos ainda o parasitismo, uma associação interespecífica em um gradiente de interdependência no qual um organismo (parasita) explora outro organismo como nicho ecológico (hospedeiro) (ARAUJO *et al.*, 2003). Conforme Dobson e Hudson (1986), o parasitismo é um mecanismo muitas vezes invisível que atua diretamente na relação entre a espécie parasitada e outras espécies da comunidade, gerando um efeito que pode influenciar nas estruturas comunitárias. Como exemplo, na interação entre o parasita trematódeo (*Cryptocotyle lingua*, Creplin 1825) e um molusco (*Littorina littorea*, Linnaeus 1758) da América do Norte, frequentemente parasitado por *C. lingua*, observou-se que a população de macroalgas (recurso alimentar de *L. littorea*) aumenta diante dos moluscos parasitados, uma vez que esses consomem 40% menos macroalgas em relação aos não parasitados devido ao comprometimento do sistema digestório desses organismos infestados pelo parasita (WOOD *et al.*, 2007).

A adaptação local é um outro mecanismo importante na estruturação de comunidades, e pode ser entendida como a evolução das populações em consequência da seleção natural de características melhor adaptadas às condições locais, sendo essa aptidão maior no habitat nativo da espécie em questão (WHITLOCK, 2015). Um dos fatores que determina a escala de tempo em que esta adaptação ocorre são as exigências das espécies. Dentro desse contexto, espécies especialistas quanto ao uso de hábitat demandam mais tempo para a adaptação local, e espécies generalistas se adaptam mais rapidamente (LENORMAND, 2012).

A diferenciação de nicho é outro mecanismo que também estrutura comunidades biológicas, de acordo com Matthews e Whittaker (2014). O conceito de nicho ecológico foi discutido desde o início do século XX, quando Grinnel (1917) conceituou o termo como o ambiente ocupado por uma espécie (nicho fundamental). Dez anos depois, Elton (1927) conceitua nicho ecológico como o papel funcional de uma espécie dentro de um determinado ambiente (nicho realizado). Entretanto, ambas as abordagens eram qualitativas e não permitiam análises mais detalhadas e previsões (FIGURA 1). Neste cenário, Hutchinson (1957) apresenta uma abordagem

quantitativa de nicho ecológico, e o conceitua como um hipervolume multidimensional, cujas dimensões correspondem a condições ambientais distintas que são relevantes para uma espécie, definindo os valores limites de cada dimensão onde a espécie persiste.

Figura 1 - Esquema de representação das diferentes definições de nicho



Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Legenda: Nicho fundamental (conceito de Grinnell (1917)) corresponde a todo o ambiente (árvore) onde uma espécie ocorre; Nicho realizado (conceito de Elton (1927)) indicado pela cor, sendo o papel que cada espécie exerce no ambiente; a espécie em verde tem seu nicho realizado na copa da árvore; a espécie em amarelo tem seu nicho realizado no caule da árvore; e a espécie cinza tem seu nicho realizado próximo ao/ no solo; o Nicho conceituado por Hutchinson (1957), como um hipervolume multidimensional é representado na imagem por duas dimensões, no eixo y temos a dimensão 1, e no eixo x a dimensão 2.

Quanto à ocupação de nicho pelas espécies, teoricamente há duas tendências:

i) a de conservadorismo, no qual as características ancestrais das espécies são mantidas, e a competição pode ser mais acentuada um vez que estas espécies tenham as mesmas ou muitas semelhanças quanto as suas necessidades dentro de um determinado nicho, fazendo com que estas espécies ocupem aquele nicho em momentos históricos distintos conforme Ackerly (2003) e Wiens e Graham (2005), e ii) a diferenciação de nicho proposta por Hutchinson (1957), na qual as espécies

coocorrentes tendem a divergir na exploração de recursos, apresentando assim diferenças funcionais na divisão desses recursos, o que diminui a competição.

Ainda, pode haver alguma sobreposição ou compartilhamento de nichos entre espécies, especialmente se elas forem congênicas ou tiverem necessidades ecológicas semelhantes. Essa sobreposição de nicho pode levar à competição entre as espécies, e, conseqüentemente, à possível exclusão competitiva de uma delas, ou à partição de recursos para permitir a coexistência entre essas espécies. De modo geral, embora os nichos das espécies possam ter alguma sobreposição, eles nunca serão idênticos entre espécies diferentes (LEIBOLD, 1995).

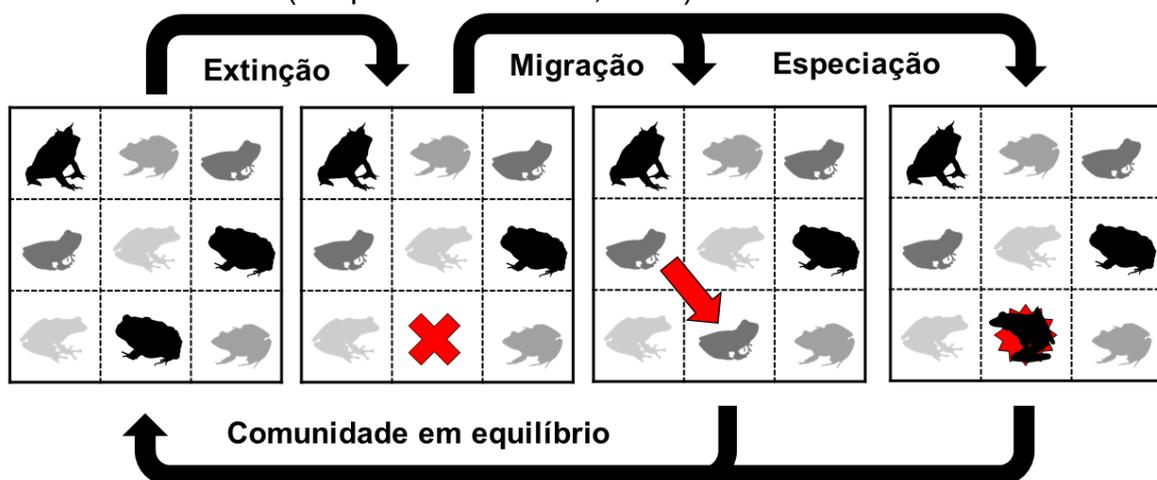
Outro processo responsável pela estruturação de comunidades, também baseado na teoria de nicho e muitas vezes apresentado como dicotomicamente oposto às interações entre espécies, é o chamado filtro de habitat. Podemos verificá-lo quando fatores ambientais (geralmente abióticos, como temperatura, umidade, vento, salinidade, pH, etc) atuam como um filtro, selecionando aqueles organismos (por meio de suas características) capazes de se estabelecer e persistir nessas condições (KEDDY, 1992). Sob esta perspectiva, o hábitat é considerado uma força seletiva, pois elimina espécies incapazes de tolerar determinadas condições, enquanto as espécies tolerantes compartilham traços adaptativos, tornando essas características visíveis naquela comunidade (KRAFT *et al.*, 2014).

Além de processos ecológicos envolvidos na montagem e estruturação das comunidades, temos também os processos evolutivos, como a especiação, por exemplo, adicionando uma dimensão histórica. A Teoria da Biogeografia de Ilhas, de MacArthur e Wilson (1967), começou a ampliar a discussão nesta direção, ao trazer a dimensão regional e processos como extinção e imigração influenciando as composições das comunidades biológicas. Em 1987, Ricklefs destacou a importância, para a ecologia de comunidades, de processos históricos em grandes escalas de tempo e espaço. Mas o tema especiação permaneceu praticamente ignorado nos estudos ecológicos, sendo mais abordado nas pesquisas sobre biogeografia e macroevolução (SWENSON, 2019).

Somente em 2001, Hubbell incorporou explicitamente a especiação na ecologia e começou a questionar o determinismo na estruturação das comunidades ecológicas por meio de processos de nicho, quando apresentou o que se conhece como Teoria

Neutra (HUBBELL, 2001). Essa teoria rejeita os conceitos de espécies funcionalmente distintas e a teoria de nicho, ficando as comunidades muito mais sujeitas aos eventos ao acaso (FIGURA 2). Na teoria neutra para comunidades ecológicas, há o princípio da equivalência ecológica, ou seja, todas as espécies de uma comunidade têm as mesmas probabilidades de nascimento, morte, extinção e imigração (eventos estocásticos), sendo a deriva ecológica responsável pelas variações de abundâncias das espécies. A Teoria Neutra de Hubbell (2001) teve grande repercussão na ecologia de comunidades, sendo alvo de muitas críticas e testes. Segundo uma metanálise de Cassemiro e Padiá (2008), desde 2001, quando o autor publicou seu livro intitulado *“The unified neutral theory of biodiversity and biogeography”*, até 2008, o livro foi citado 1.018 vezes (um número altamente expressivo em ecologia), e sua teoria testada 53 vezes, das quais 18 a refutaram e 33 a corroboraram. A própria Teoria da Biogeografia de Ilhas de McArthur e Wilson (1967) é neutra, segundo Hubbell (2005), à medida em que eventos estocásticos montam as comunidades ecológicas, pois a riqueza específica de cada ilha é determinada pelo equilíbrio entre as taxas de imigração e extinção local, sendo as espécies ecologicamente equivalentes.

Figura 2 - Estruturação das comunidades biológicas segundo a Teoria Neutra de Hubbell (adaptado de Hubbell, 2001)



Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Essas múltiplas teorias para explicar o que influencia a formação das comunidades acabaram gerando algumas críticas à ecologia de comunidades, como, por exemplo, o fato dos padrões estabelecidos pelas teorias se aplicarem a casos especiais, sem caracterizar um padrão geral de estruturação (LAWTON, 1999; ROUGHGARDEN, 2009). A sensação de falta de uma teoria geral para explicar esta questão culminou então no trabalho de Vellend (2010). Segundo este autor, apesar

dos inúmeros mecanismos pensados para explicação dos padrões de montagem das comunidades, há o envolvimento de apenas quatro tipos distintos de processos : (i) a seleção, que determina a composição comunitária conforme a aptidão específica dos componentes daquela comunidade; (ii) a deriva, que corresponde às taxas de nascimento, morte e produção de descendentes (parâmetros demográficos) em uma comunidade; (iii) a especiação, que caracteriza o surgimento de novas espécies; e (iv) a dispersão, que corresponde ao movimento dos organismos em um determinado espaço. Em suma, conforme o autor, a especiação e a dispersão adicionam espécies às comunidades, a seleção e a deriva moldam a abundância relativa dessas espécies e a dispersão contínua é responsável por conduzir a dinâmica das comunidades biológicas.

Hoje, podemos afirmar que na ecologia há a concordância de que as comunidades são assembleias de espécies que coocorrem e interagem potencialmente entre si como resultados de processos ecológicos (interação entre as espécies e os filtros de hábitat), além de processos evolutivos passados e contínuos (processos neutros), cuja importância relativa muda de acordo com as escalas espaciais e temporais (CIANCIARUSO; SILVA; BATALHA, 2009; KECK; KAHLERT, 2019). Uma ferramenta relativamente recente que veio ajudar na compreensão desses processos ecológicos que estruturam comunidades, mas também dos componentes históricos relacionados à evolução, especiação e extinção é a denominada Ecofilogenética.

1.2 ECOFILOGENÉTICA: O QUE É E SUAS CONTRIBUIÇÕES PARA A ECOLOGIA DE COMUNIDADES

A Ecofilogenética surgiu no intuito de integrar hipóteses filogenéticas e dados de atributos (morfológicos, comportamentais, funcionais, etc.) das espécies para auxiliar na investigação sobre os processos que originam e organizam comunidades biológicas em diferentes escalas espaciais e temporais, fundindo assim a ecologia, a biogeografia e a macroevolução (MOUQUET *et al.*, 2012).

Até o início da década de 1990, a diversidade de uma comunidade era mensurada através de métricas baseadas na riqueza, ou seja, era atribuída a equivalência funcional às espécies de uma comunidade biológica (SWENSON, 2019). Embora essas métricas baseadas em riqueza apresentem contribuições e implicações

importantes ao estudo de comunidades segundo Winter, Devictor e Winter (2013), Vane-Wright, Humphries e Williams (1991) destacaram dificuldades práticas para estabelecer prioridades de conservação de espécies e de áreas, uma vez que essas métricas consideravam as espécies de uma comunidade como funcionalmente iguais. Desenvolveram então uma métrica conhecida como “distinção taxonômica”. Esse método considerava a topologia de uma filogenia, ou seja, permitia estimar o parentesco de duas espécies pelo número de nós ou ligações que as separam em uma filogenia (distância topológica) (WEBB, 2000). Na métrica de Vane-Wright, Humphries e Williams (1991), uma espécie apresenta menor distinção taxonômica quando há poucos nós ou ligações desta com outras espécies da filogenia. Essa métrica trouxe grandes contribuições para a biologia da conservação, pois é fácil de aplicar e traz informações importantes sobre a estrutura comunitária, permitindo orientar planos de restauração e conservação mais eficazes (CIANCARUSO; SILVA; BATALHA, 2009).

Em 1992, Daniel P. Faith propôs uma nova forma de mensurar a diversidade filogenética em um cladograma do *pool* de espécies que compõem uma determinada região. Segundo Swenson (2019), o Índice de Diversidade Filogenética (PD, abreviatura da expressão em inglês *Phylogenetic Diversity*), proposto por Faith (1992), corresponde à métrica clássica mais utilizada na biologia da conservação e é baseada na soma dos comprimentos dos ramos do cladograma das respectivas espécies presentes em cada área sendo estudada. Um dos avanços das métricas filogenéticas é justamente não considerar todas as espécies de uma comunidade com o mesmo peso ou importância. No índice PD, as espécies mais antigas da comunidade, têm maior peso, pois pertencem aos ramos mais longos da filogenia. São, portanto, testemunhas de mais tempo de história evolutiva (CIANCARUSO; SILVA; BATALHA, 2009). Ambas as métricas (de Faith (1992) e de Vane-Wright, Humphries e Williams (1991)) oferecem um meio de atribuir valores diferentes para cada espécie da filogenia (e conseqüentemente para cada espécie de cada comunidade amostrada). Justamente como as espécies não possuem todas o mesmo peso nessas métricas, algumas têm uma contribuição maior que outras, é possível então estimar o tamanho da perda de algumas espécies em termos de conservação (HUMPHRIES; WILLIAMS; VANE-WRIGHT, 1995; VANE-WRIGHT, 1996). A partir disso, Webb (2000), na busca por compreender como os processos ecológicos podem estruturar comunidades

biológicas, desenvolveu as métricas para se estimar a estrutura filogenética conhecidas como “distância média entre pares” (MPD, do inglês *Mean Pairwise Distance*) e “distância média do táxon mais próximo” (MNTD, de *Mean Nearest Taxon Distance*). A primeira é uma média das distâncias filogenéticas de todas as combinações possíveis entre pares de espécies de uma filogenia presentes em cada taxocenose sendo comparada. A segunda é uma média das distâncias filogenéticas entre cada espécie presente em uma determinada taxocenose e sua vizinha mais próxima. A estrutura filogenética de uma certa taxocenose nada mais é que o resultado da comparação dessas distâncias filogenéticas médias com distâncias filogenéticas obtidas a partir de modelos nulos de aleatorização. Quando a distância filogenética média observada é menor que a média do modelo nulo, classificamos aquela taxocenose como filogeneticamente agrupada. Na prática, isto significa que, em média, as espécies daquela taxocenose são filogeneticamente mais próximas entre si. Quando a distância observada é maior que a do modelo nulo, dizemos que a taxocenose é filogeneticamente dispersa, o que na prática corresponde a afirmar que as espécies dessa taxocenose são mais distantes entre si (FIGURA 3). Quando uma taxocenose não apresenta estrutura filogenética nem agrupada nem dispersa, dizemos que ela não tem estrutura filogenética ou que esta é nula ou aleatória (MOUQUET *et al.*, 2012; PAUSAS; VERDÚ, 2010).

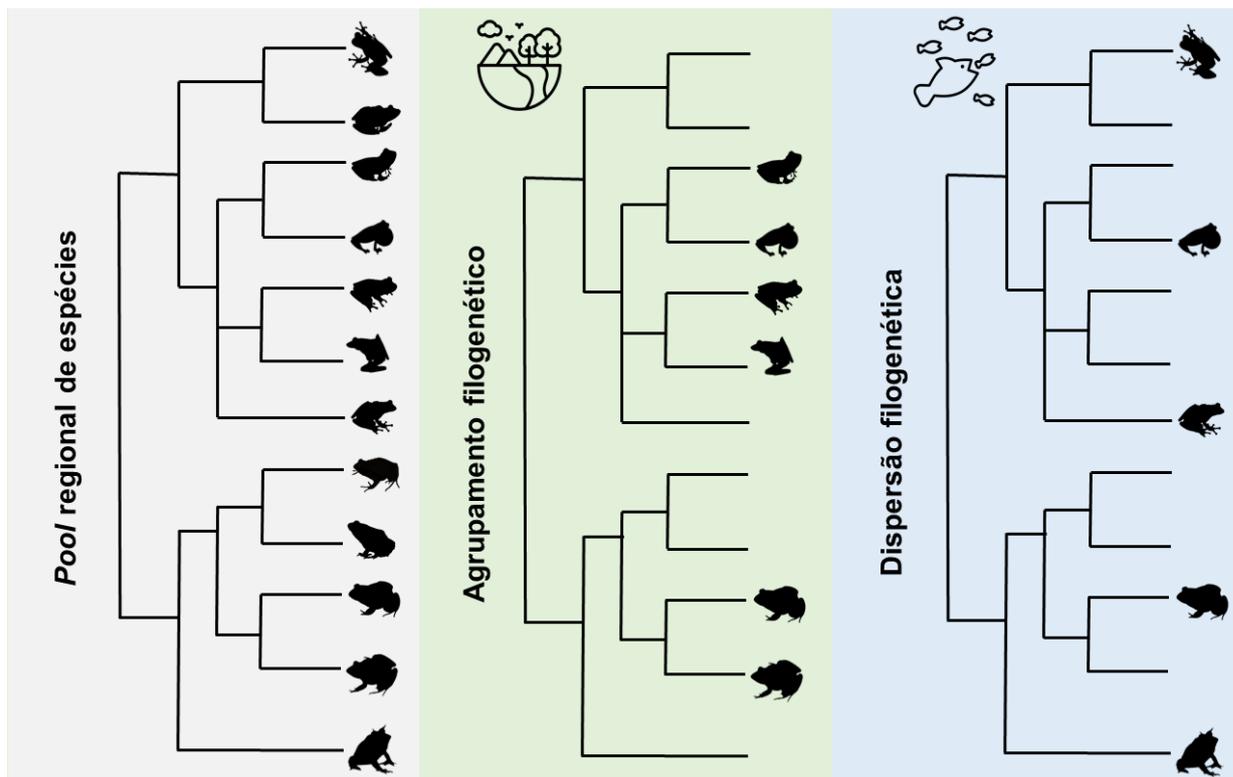
Outra contribuição da Ecofilogenética para a ecologia de comunidades foi a quantificação do sinal filogenético de atributos (morfológicos, comportamentais, funcionais, etc) das espécies de uma taxocenose. De forma geral, o sinal filogenético pode ser definido como a tendência de espécies filogeneticamente próximas serem mais semelhantes entre si que em relação às espécies distantes para determinados caracteres ou traços (SWENSON, 2019). Uma das formas de se medir esse sinal filogenético foi proposta por Blomberg, Garland Jr e Ives (2003), sendo a mais amplamente usada nos dias atuais e é denominada métrica K de Blomberg. Esta métrica é baseada na razão do erro quadrático médio observado e esperado, medido a partir da média filogenética correta (MSE_0) sobre o erro quadrático médio dos dados calculados a partir de uma matriz de variância-covariância derivada de uma árvore filogenética candidata (MSE). A razão entre MSE_0/MSE pode ser utilizada como uma medida do sinal filogenético para uma determinada filogenia; não deve, porém, ser

comparada entre diferentes estudos, principalmente entre diferentes propostas filogenéticas (BLOMBERG; GARLAND Jr; IVES, 2003).

Junto com o desenvolvimento das primeiras métricas ecofilogenéticas nos anos 1990-2000, houve também um avanço na quantidade de propostas filogenéticas para a maioria dos grupos de organismos, principalmente baseadas em dados moleculares (WEBB *et al.*, 2008). Essa profusão de propostas filogenéticas moleculares ocorreu em parte pela melhoria tecnológica de sequenciadores de DNA e a redução de custo dos sequenciamentos. Isso estimulou bastante o aumento do número de trabalhos que integraram a filogenética e a ecologia. Outro importante acontecimento foi o desenvolvimento de *softwares* de análise ecofilogenética. O programa *Phyloomatic*, desenvolvido por Webb e Donoghue (2005), por exemplo, baseado numa proposta filogenética ampla para as fanerógamas possibilita reconstruções filogenéticas a partir de listas de espécies. Já o programa *Phylocom* de Webb *et al.* (2008) estima aproximadamente a idade dos nós e comprimentos dos ramos, ou calcula sinal filogenético dos traços em filogenias com informações incompletas (SWENSON, 2019).

O amplo crescimento de estudos sobre montagem e estruturação de comunidades culminou com o trabalho de Pausas e Verdú (2010), que organizaram a profusão de conceitos até então e forneceram um arcabouço unificador para interpretar as relações entre filogenia, fenótipo, ambiente e coocorrência. Nesse esquema, a competição e o filtro ambiental são os principais processos estruturadores das comunidades biológicas (FIGURA 3), atuando de modos diferentes sobre traços com forte sinal filogenético (traço conservado) ou não (traços sem sinal ou de evolução convergente, isto é, o mesmo traço em clados distantes). Nas comunidades estruturadas por filtro ambiental, as espécies com traço conservado que permanecem apresentam a tendência de agrupamentos filogenético e fenotípico. Nas comunidades estruturadas por competição, as espécies com traço conservado que permanecem apresentam a tendência de dispersões filogenética e fenotípica. Já comunidades de espécies com traço convergente estruturadas por filtro tenderão à dispersão filogenética e agrupamento fenotípico e aquelas estruturadas por competição tenderão à dispersão fenotípica e estrutura filogenética aleatória (já que não é possível prever as relações de parentesco entre as espécies sobreviventes de exclusões competitivas).

Figura 3 - Padrões de estruturação filogenética, adaptado de Pausas e Verdú (2010)



Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Legenda: 1ª Filogenia: *Pool regional de espécies* = espécies de potencial ocorrência em determinada área de estudo, levantada com base em estudos anteriores ou plataformas especializadas no grupo taxonômico; 2ª Filogenia: *Agrupamento filogenético*: espécies mais próximas filogeneticamente, estruturada pelo ambiente, que atua como um filtro selecionando espécies que apresentam atributos capazes de persistirem às condições impostas por esse ambiente; 3ª Filogenia: *Dispersão filogenética*: espécies mais distantes filogeneticamente, estruturada pela competição, que é menor entre espécies menos semelhantes, ou mais distantes filogeneticamente.

Outro aspecto que ampliou as discussões sobre montagem de comunidades e Ecofilogenética foi a questão da escala do estudo. De acordo com a hipótese do conservadorismo de nicho, o filtro ambiental tende a atuar em escalas regionais, devido à heterogeneidade ambiental, e a competição em escalas mais locais (GÓMEZ *et al.*, 2010). Cabe ressaltar que o uso de processos baseados no conservadorismo de nicho foi criticado por nem sempre ser uma premissa verdadeira (e.g. CAVENDER-BARES *et al.*; 2009; GODOY; CAMARGOS; LODI, 2018). Entretanto, analisando comunidades de pássaros da família *Thamnophilidae*, Gómez e colaboradores (2010) constataram que a competição pode não desempenhar um papel importante nas escalas locais, e, em escalas regionais, eventos históricos biogeográficos podem explicar melhor a estruturação dessas comunidades.

A visão simplista e dicotômica de Pausas e Verdú (2010) foi criticada por alguns

autores que entenderam que todos os processos são passíveis de ocorrer e atuar em diferentes proporções, variando de acordo com a escala analisada (e.g. GIANUCA *et al.*, 2014; GÓMEZ *et al.*, 2010; ROUGHGARDEN, 2009; VELLEND, 2010). Ainda assim, Mouquet *et al* (2012) enfatizaram a importância da Ecofilogenética e que seu caráter integrativo concilia diversas áreas, quebra paradigmas estabelecidos e promove uma nova base para a ecologia de comunidades e ecossistemas. Hoje em dia não se trata mais de entender “quais”, mas “quanto” cada processo colabora para a montagem de comunidades em cada escala. Gerhold *et al* (2016) defenderam a Ecofilogenética como uma ferramenta valiosa para responder questões evolutivas, principalmente para esclarecer como as interações entre espécies, próximas ou distantemente relacionadas, mantêm a diversidade macroevolutiva e suas características. Atualmente, a maior disponibilidade de dados biológicos, propostas filogenéticas e ferramentas computacionais permitem o refinamento e melhor compreensão das teorias baseadas em processos ecológicos e evolutivos (estocásticos) e possibilita a solução de muitas questões antigas na ecologia. O desenvolvimento da Ecofilogenética é um exemplo de como a integração na ciência pode melhorar nossa compreensão da natureza e das comunidades, além de nos ajudar a compreender melhor questões ambientais em uma era de grandes mudanças globais (PROVETE, 2013). Um dos grupos de vertebrados que mais vem sofrendo os fortes impactos dessas mudanças globais é o dos anfíbios anuros. Veremos a seguir porque eles são considerados excelentes bioindicadores desses impactos antrópicos.

1.3 ANFÍBIOS ANUROS

A classe Amphibia descende da linhagem dos Temnospondyli (batracomorfos que surgiram no Período Carbonífero a cerca de 350 milhões de anos), dos quais alguns animais eram terrestres, outros aquáticos, e outros semi-terrestres, retornando à água para colocar ovos (STEYER, 2000). Os anfíbios modernos surgiram a aproximadamente 250 milhões de anos, e constituem um grupo monofilético composto por 3 ordens: Anura (sapos, rãs e pererecas); Caudata (salamandras) e Gymnophiona (cecílias ou cobras-cegas) (POUGH; JANIS; HEISER, 2008; ROSSA-FERES *et al.*, 2017). Atualmente, são conhecidas 8617 espécies, das quais 7.586 são da ordem Anura (FROST, 2023).

Os anuros (sapos, rãs e pererecas) são datados do Período Jurássico (190 milhões de anos), e, como a maioria dos anfíbios, caracterizam-se pela necessidade de se desenvolver em ambientes com disponibilidade de água, devido a sua reprodução aquática e a sua fisiologia respiratória com trocas gasosas cutâneas (HICKMAN, 2016). A ordem, entretanto, distingue-se das demais por adaptações morfológicas relacionadas ao sistema locomotor, como (i) cintura pélvica ligada à coluna vertebral através do ílio alongado e direcionado para a frente do corpo; (ii) vértebras caudais fusionadas (uróstilo) e (iii) membros posteriores mais desenvolvidos em relação aos anteriores, adaptados para saltos longos e natação (POUGH; JANIS; HEISER, 2008).

A precipitação é um elemento fundamental para os anuros, uma vez que cria ou mantém sítios de oviposição e de vocalização da maioria das espécies do grupo, o que contribui fortemente para a grande diversidade de espécies de anuros na faixa tropical do planeta, como boa parte do continente Sul-Americano, e nele o Brasil (HADDAD; PRADO, 2005; KATZENBERGUER, 2012). O país abriga a maior riqueza de espécies de anfíbios anuros do planeta em números absolutos, possuindo 1.144 espécies (SEGALLA *et al.*, 2021). Além da chuva, e de certa forma relacionadas com ela, outras variáveis de grande importância na atividade dos anuros são a temperatura e a umidade do ar, pois influenciam na distribuição espacial e temporal desses anfíbios: regiões quentes e úmidas favorecem a reprodução do grupo ao longo do ano, enquanto em regiões frias e secas a atividade reprodutiva dos anuros é reduzida a um período favorável menor (DUELLMAN; TRUEB, 1994; POMBAL; HADDAD, 2007).

Por fim, um conjunto de características biológicas torna esse grupo um bom candidato a bioindicador de qualidade ambiental (BEEBEE; GRIFFITHS, 2005; BLAUSTEIN; JOHNSON, 2003; HICKMAN, 2016): 1) a maioria das espécies apresenta ciclo de vida bifásico (com uma fase larval aquática e um adulto terrestre), indicando impactos nos dois tipos de ambientes; 2) pele permeável e ovo não amniótico (sem casca), que os tornam mais sensíveis a evapotranspiração e a substâncias estranhas no meio; 3) ectotermia, que pode torná-los sensíveis ao aquecimento global; 4) alta fidelidade ao hábitat associada à baixa capacidade de dispersão, que limita sua capacidade de fuga. Dois aspectos adicionais para a conservação do grupo são: (i) a análise das vocalizações que eles emitem, pois essas vocalizações podem ser alteradas por impactos ambientais (CUNNINGTON; FAHRIG,

2010; EIGENBROD; HECNAR; FAHRIG, 2009); e (ii) um impacto em particular, a fragmentação de hábitat, pois esse grupo de vertebrados é o grupo mais vulnerável e ameaçado do mundo (WHITTAKER *et al.*, 2013).

1.3.1 Bioacústica de anuros

Um aspecto adicional fundamental dos anuros é a sua capacidade de comunicação através de vocalizações espécie-específicas, característica principalmente dos machos (DUELLMAN; TRUEB, 1995). Para se reproduzirem, os machos de muitas espécies se reúnem em atividade de vocalização para atraírem fêmeas, o que envolve um gasto energético considerável, mas é fundamental para o reconhecimento coespecífico (GERHARDT; HUBER, 2002; TAIGEN; WELLS, 1985; WELLS, 1984). Entretanto, por vocalizarem concomitantemente em um mesmo ambiente, os anuros podem gerar interferências acústicas mútuas de dois tipos: (i) intraespecífica, envolvendo competição por acasalamento e recursos; ou (ii) interespecífica, envolvendo os recursos da comunicação, como por exemplo a competição entre espécies por frequências acústicas e sítios de vocalização (LITTLEJOHN, 1977).

Os anuros emitem uma variedade de vocalizações, podendo estas ser classificadas em: chamadas reprodutivas (com a finalidade de atração de parceiras para reprodução); agressivas (envolvendo comportamento agonístico, e também estando relacionada com a reprodução pois envolve competição com outros machos por fêmeas ou territórios); e defensivas (adaptações para evitar predação) (KÖHLER *et al.*, 2017; TOLETO *et al.*, 2015). A vocalização de anúncio (classificada como chamada reprodutiva) pode ser conservativa (possuir sinal filogenético) pois é um sinal de reconhecimento específico importante na manutenção do isolamento reprodutivo pré-zigótico, que evita erros nas formações de casais (POMBAL Jr, 2010).

A bioacústica é uma área do estudo do comportamento animal (Etologia) que procura justamente conhecer melhor as comunicações intra e interespecíficas baseadas nessas vocalizações (TOWSEY; PARSON; SUEUR, 2014). Alguns estudos bioacústicos envolvendo anuros corroboraram: (i) o impacto de ruídos antrópicos decorrentes de veículos em estradas próximas a sítios reprodutivos (CUNNINGTON; FAHRIG, 2010; EIGENBROD; HECNAR; FAHRIG, 2009); (ii) as interações com morcegos predadores (JONES; PAGE; RATCLIFFE, 2016); (iii) o sinal filogenético de

determinados parâmetros vocais (POMBAL *et al.*, 2010); (iv) as propriedades acústicas influenciando na seleção sexual (GERHARDT *et al.*, 1996; WALDMAN, 1997; WOGEL; POMBAL Jr., 2007). Ainda, mais recentemente, estudos bioacústicos vêm permitindo o levantamento da composição de espécies de um determinado local com o uso de gravadores autônomos, que geralmente são programados para gravar durante longos períodos de tempo no campo (MEASEY *et al.*, 2016). Isso pode reduzir custos, possibilitar registros simultâneos, além da análise de outros grupos ou ainda outros ruídos ambientais naturais ou antrópicos.

1.3.2 Como a fragmentação de hábitat afeta a estruturação das anurocenoses

Segundo Olifiers e Cerqueira (2006), o processo de fragmentação consiste na transformação de uma paisagem natural contínua em fragmentos de habitat, processo esse que pode ocorrer naturalmente ou por ações antrópicas, tais como a agricultura e a pecuária. Este processo implica sequencialmente em: (i) perda de habitat, (ii) redução no tamanho do fragmento e (iii) distanciamento entre as manchas, reduzindo a biodiversidade local (ANDRÉN, 1994). Esse processo causa vários efeitos sobre a fauna, diminuindo: (i) a riqueza de espécies; (ii) a abundância e distribuição das populações; (iii) a diversidade genética; (iv) o sucesso de reprodução; (v) o sucesso de dispersão; (vi) aspectos comportamentais dos indivíduos e a taxa de sucesso de forrageamento; e aumentando as taxas de predação (FAHRIG, 2003).

À medida que esses efeitos da fragmentação sobre a fauna e flora aumentam, as paisagens tendem a reter amostras de biodiversidade empobrecidas, com mais espécies generalistas, adaptadas à matriz, e oportunistas, adaptadas a distúrbios (TABARELI; GASCON, 2005). Enquanto isso, em florestas menos fragmentadas há a composição de uma biodiversidade mais rica e um número maior de espécies exclusivas e ecologicamente mais exigentes. Sob essa perspectiva, pode-se apontar que a fragmentação atua como um filtro ambiental, uma vez que há a seleção de organismos capazes de persistir nesse ambiente alterado, como define Keddy (1992).

Os anuros são particularmente bastante impactados pela fragmentação segundo Whittaker *et al.* (2013), justamente pela alta suscetibilidade aos impactos e pelo conjunto de atributos que os tornam bons bioindicadores ambientais: (i) baixa mobilidade na maioria das espécies do grupo (SINSCH, 1990); (ii) alta vulnerabilidade à depressão na taxa de crescimento populacional devido aos atropelamentos em

estradas (CARR; FAHRIG, 2001); (iii) baixa tolerância a mudanças no habitat (principalmente em virtude de mudanças em áreas úmidas e de uso da terra) (HOULAHAN; FINDLAY, 2003; SEMLITSCH, 2000); e (iv) alta vulnerabilidade a patógenos (como por exemplo a quitridiomicose), espécies invasoras, poluição ambiental, mudanças climáticas e exposição à radiação UV-B (KIESECKER; BLAUSTEIN; BELDEN; 2001; POUNDS; FOGDEN; CAMPBELL, 1999; WHITTAKER *et al.*, 2013). Todos esses efeitos tendem a se acentuar com a fragmentação e perda de habitat (CUSHMAN, 2006).

A fragmentação também pode afetar os quatro fatores responsáveis pela estruturação das comunidades biológicas propostos por Vellend (2010), uma vez que afeta processos de dispersão, especiação, deriva e seleção. Ao diminuir o crescimento populacional dos anfíbios através do aumento de suas taxas de mortalidade ou suscetibilidade a infecções por parasitas, o isolamento aumenta o risco de extinção e diminui a contribuição demográfica e genética de organismos imigrantes e as chances de recolonização de espécies, implicando não somente na dispersão dos organismos do grupo, mas também reduzindo as chances de especiação destes (BELASEN *et al.*, 2019; CARR; FAHRIG, 2001; CUSHMAN, 2006; SJÖGREN-GULVE, 1994). Há também a perda de diversidade genética, em função do isolamento em manchas, uma vez que diminuem os cruzamentos aleatórios em função do declínio do tamanho das populações e da colonização por indivíduos imigrantes, o que aumenta a probabilidade de consanguinidade e afeta diretamente a deriva genética (ALLENTOFT; O'BRIEN, 2010; CARR; FAHRIG, 2001; CUSHMAN, 2006; SJÖGREN-GULVE, 1994). O resultado final desses processos geralmente são comunidades mais propensas ao risco de extinção (ALLENTOFT; O'BRIEN, 2010).

Atualmente estamos vivenciando o declínio de grande parte da diversidade biológica em função principalmente da ação humana, que ao expandir suas áreas urbanas e de agropecuária vem diminuindo recursos essenciais para a diversidade através da fragmentação do habitat e de diversos outros impactos (ALLENTOFT; O'BRIEN, 2010; ANDRÉN, 1994; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006; REZENDE *et al.*, 2018). Os anfíbios vêm reconhecidamente sofrendo reduções populacionais em função de diversas causas, mas a fragmentação tem sido apontada como um dos principais fatores envolvidos na alta taxa de declínio do grupo (BEEBEE; GRIFFITHS, 2005; BELASEN *et al.*, 2019; CUSHMAN, 2006; IUCN, 2023; WHITTAKER *et al.*, 2013).

No Brasil, um país com dimensões continentais e megadiverso, onde a fragmentação assume um papel histórico, conservar a diversidade apresenta uma série de desafios, principalmente quando se trata de transportar o conhecimento científico para a esfera das políticas públicas (BRANDON *et al.*, 2005; OLIFIERS; CERQUEIRA, 2006). Infelizmente, no Brasil e no mundo, conservar a biodiversidade frente às constantes alterações ambientais e mudanças climáticas é uma corrida contra o tempo. Estima-se que, apenas na Mata Atlântica, cerca de 380 espécies entre animais e plantas apresentem algum grau de ameaça de extinção (MONTEIRO; CONTE, 2017). É nesse cenário conturbado e complexo que a ecofilogenética pode dar sua contribuição. Nesse estudo especificamente, ela reúne indicações de processos estruturadores das taxocenoses de um grupo sob forte ameaça de extinção junto com informações evolutivas deste grupo e de alguns de seus traços bioacústicos (numa abordagem científica ainda incipiente) para tentar compreender melhor se a fragmentação de hábitat interfere, e como, na diversidade e estrutura filogenéticas dessas anurocenoses.

1.4 OBJETIVOS

1.4.1 Objetivo Geral

Inferir a contribuição da fragmentação sobre três processos estruturadores das comunidades biológicas (filtro ambiental, interações e processos neutros).

1.4.2 Objetivos Específicos

Testar as hipóteses de que:

- a) a fragmentação diminui a diversidade filogenética dos anuros pois retém anurocenoses compostas predominantemente por espécies generalistas e tolerantes aos ambientes fragmentados (filtro ambiental como estruturador dessas comunidades), em detrimento de espécies especialistas e ecologicamente exigentes;
- b) áreas mais fragmentadas apresentam padrão filogenético agrupado em função da estruturação dessas taxocenoses por filtro ambiental, enquanto áreas menos fragmentadas apresentam um padrão filogenético disperso em função da estruturação por interações interespecíficas como a competição (devido à maior diversidade);

- c) áreas mais fragmentadas apresentam maior sobreposição de nicho acústico, uma vez que retém espécies mais parecidas em seus atributos (justamente aqueles atributos que as tornam tolerantes ao filtro exercido pela fragmentação) e;
- d) as anurocenoses filogeneticamente agrupadas apresentam maior sobreposição de nicho acústico, uma vez que existe a expectativa de que espécies evolutivamente mais próximas são mais parecidas.

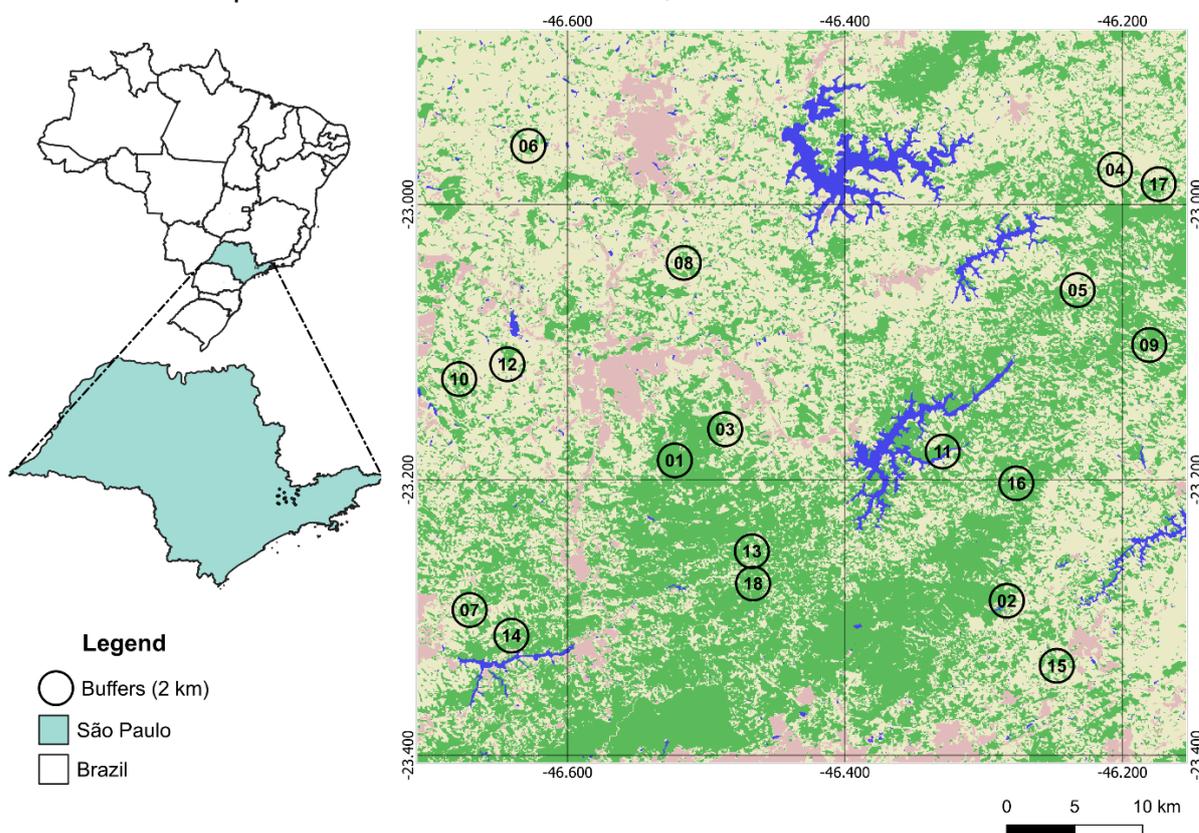
2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 OBJETO E ÁREA DE ESTUDOS

O material para este trabalho consiste em vocalizações de anuros cujas gravações foram disponibilizadas pelo Prof. Dr. Milton Cezar Ribeiro, coordenador do Laboratório de Ecologia Espacial e Conservação (LEEC) da Universidade Estadual Paulista Júlio Mesquita Filho (UNESP), campus Rio Claro-SP. Essas gravações são oriundas do Projeto FAPESP nº 2013/50421-2 de Pesquisa de Longa Duração (PELD) no Corredor Cantareira-Mantiqueira (localizado no Sistema das Serras da Cantareira e da Mantiqueira, entre 700 e 1215 metros de altitude) e foram realizadas entre outubro de 2016 e janeiro de 2017.

A área de estudos é composta por 18 locais de estudos compreendendo *buffers* circulares com raio de 2 km cada (FIGURA 4). Em cada *buffer* foi instalado um gravador acústico automatizado em cada um de dois tipos de ambiente, mata e brejo, os quais foram considerados um único ponto.

Figura 4 - Área de estudo mostrando os pontos amostrais no Corredor Cantareira-Mantiqueira no estado de São Paulo, Brasil



Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Estas paisagens (*buffers*) estão inseridas no bioma da Mata Atlântica e apresentam grande variação em sua cobertura florestal (de 18-84%), em função da heterogeneidade no uso e cobertura da terra, que consiste em remanescentes de Mata Atlântica, pastagens, plantações de milho, soja, café e eucalipto, principalmente (SCARPELLI; RIBEIRO; TEIXEIRA, 2021).

2.2. DESENHO EXPERIMENTAL

Os dados sonoros foram obtidos com a utilização de gravadores autônomos Song Meter 3 (Wildlife Acoustics), instalados a 1,5 m do solo, e equipados com dois microfones omnidirecionais (frequência entre 20Hz e 20 kHz), orientados em direções opostas, com os sinais amostrados em 48 kHz e 16bits em formato WAV. O período de gravação diária ocorreu entre 5:00h e 8:25h, quando os gravadores foram programados para gravar durante 25 minutos e pausar durante 25, e entre 18:30h e 23:45h, quando os gravadores foram programados para gravar durante 15 minutos e pausar outros 15. Dentro de cada intervalo gravado, foram sorteados, aleatoriamente, dois intervalos não consecutivos de 1 minuto de duração, sendo estes intervalos disponibilizados para a análise deste projeto. Este banco de dados possui aproximadamente 25.586 minutos de gravação, dos quais 11.591 minutos foram gravados durante o dia, e 13.998 minutos gravados durante a noite. A inclusão de gravações diurnas foi fundamental, pois 6 espécies foram detectadas apenas durante o dia.

2.3 ANÁLISE DOS DADOS

A identificação das espécies e etiquetagem das gravações foram conduzidas no software Raven Pro 1.6 (CENTER FOR CONSERVATION BIOACOUSTICS, 2019). A confirmação das identificações se deu através de plataformas de vocalizações de anuros, sendo elas: o aplicativo de celular “Anfíbios de Mata Atlântica” (TOLEDO *et al.*, 2021); AmphibiaWeb (AMPHIBIAWEB, 2023); o Guia Sonoro – Anfíbios do Quadrilátero (LEITE; PEZZUTI; SANTOS, 2019); e a Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard (UNICAMP, 2023). Com esse método, registramos 40 espécies (ANEXO 2). Foram estimadas, para cada *buffer* a riqueza de espécies e a abundância relativa de modo indireto, considerando um indivíduo/espécie/minuto de gravação, o que diminui, mas não elimina, a chance de contar o mesmo indivíduo duas ou mais vezes em minutos diferentes de um mesmo gravador. Essa estimativa de abundância relativa foi

necessária pois uma das hipóteses testadas neste projeto envolve competição, esperando maior probabilidade dessa interação entre espécies mais abundantes.

Além da etiquetagem, foi realizada a medição de parâmetros Frequency 5% (em Hz), Frequency 95% (em Hz), Max frequency (em Hz), e Duration 90% (em segundos) do chamado de anúncio de cada indivíduo vocalizando em cada um dos 18 pontos amostrais. Esses parâmetros permitem a padronização na seleção das vocalizações no Programa Raven (no desenho das caixas de seleção das vocalizações), uma vez que são referentes a 90% da energia acústica tanto para parâmetros de duração, quanto de frequência, tornando as análises estatísticas mais confiáveis. Foram calculados a média e o desvio-padrão desses parâmetros acústicos para cada espécie em cada uma das 18 paisagens, com exceção de nove espécies, para as quais foi possível a extração dos parâmetros de apenas uma vocalização, sendo elas: *Rhinella ornata*; *Bokermannohyla circumdata*, *Scinax fuscovarius*, *Vitreorana eurygnatha*, *Crossodactylus caramaschi*, *Hylodes lateristrigatus*, *Leptodactylus labyrinthicus*, *Odontophrynus americanos* e *O. cultripes*.

O sinal filogenético desses parâmetros foi testado através da estatística K (BLOMBERG; GARLAND JR; IVES, 2003) com o pacote Picante da plataforma R (KEMBEL *et al.*, 2010; R CORE TEAM, 2012). A partir da média de cada parâmetro bioacústico em cada um dos 18 pontos amostrais foi calculado o índice de sobreposição de nicho acústico entre as espécies de cada anurocenose utilizando o índice de Horn-Morisita, através do pacote “divo” com o comando “mh” (Morsita-Horn Index) na plataforma R (HORN, 1966; KEMBEL *et al.*, 2010; R CORE TEAM, 2012; SADEE *et al.*, 2012).

Para comparar amostras de tamanhos (riquezas) diferentes, no pacote Picante foram calculados três índices filogenéticos padronizados (*standardised effect size*, SES): diversidade filogenética (SES.PD), distância filogenética média par-a-par (SES.MPD) e distância filogenética média com o táxon mais próximo (SES.MNTD) para cada anurocenose de cada um dos 18 *buffers*. Quando o p-valor dos índices SES.MPD e SES.MNTD fica entre 0.05 e 0.95, isto indica comunidades sem estruturação filogenética (efeito nulo ou aleatório), valores menores que 0.05 indicam agrupamento filogenético e valores maiores que 0.95 indicam dispersão filogenética. Para esses cálculos, foi utilizada uma filogenia única de consenso de maioria obtida

através do software Mesquite v. 3.61 (MADDISON; MADDISON. 2019) com todas as politomias já resolvidas (ANEXO 1), a partir de 1000 filogenias de probabilidade posterior do *pool* regional de espécies extraídas do site Vertlife (2023).

Para testar nossas hipóteses foi utilizada análise de regressão linear na plataforma R com dois conjuntos diferentes de variáveis dependentes ou resposta para a mesma variável independente (porcentagem de cobertura florestal). Quanto menor a porcentagem de cobertura florestal no *buffer*, maior a intensidade de fragmentação. Para testar as hipóteses da fragmentação diminuindo a diversidade (hipótese 1) e as distâncias médias filogenéticas das anurocenoses (hipótese 2), as variáveis-resposta foram os três índices filogenéticos (SES.PD, SES.MPD e SES.MNTD, respectivamente). Já para testar se a fragmentação aumenta a sobreposição de nicho acústico (hipótese 3), assim como o agrupamento filogenético (hipótese 4), a variável-resposta foi o índice de sobreposição de nicho (Índice de Horn-Morisita) em cada um dos 18 *buffers* em função da cobertura florestal e dos índices SES.MPD e SES.MNTD, respectivamente.

2.4 POOL DE ESPÉCIES

O *pool* regional de espécies é o conjunto de espécies que necessita de uma proposta filogenética (filogenia) para o cálculo tanto dos índices filogenéticos quanto do sinal filogenético dos parâmetros acústicos. Ele precisa incluir no mínimo todas as espécies registradas em pelo menos um dos pontos amostrais, mas, nesse estudo, seguimos Swenson (2019) e optamos por um *pool* regional mais amplo, considerando também espécies que, mesmo não registradas em nenhuma amostra, tinham o potencial de ocorrer na área de estudo, segundo os mapas de distribuição da *International Union for Conservation of Nature* (IUCN, 2023) e AmphibiaWeb (AMPHIBIAWEB, 2023).

Solicitamos então ao Vertlife (2023) 1000 filogenias de probabilidade posterior para as 106 espécies desse *pool*. A partir dessas filogenias foi construído o cladograma final de consenso de maioria (ANEXO 1). Dessas 106 espécies, 85 (80.2%) possuíam sequências moleculares disponíveis no GenBank (BENSON *et al.*, 2013).

A espécie exótica *Aquarana catesbeiana*, registrada na paisagem 14, não foi considerada nas análises, pois as invasões dessa espécie são relativamente recentes na escala de tempo quando comparadas aos efeitos da fragmentação de hábitat, portanto, menos prováveis de interferir (ou com muito menor intensidade) na estrutura e diversidade filogenéticas das anurocenoses estudadas.

3 RESULTADOS

Registramos um total de 40 espécies de anuros, distribuídos em 10 famílias ao longo das 18 paisagens amostradas (ANEXO 2). As espécies mais comuns foram *Boana albopunctata* e *Physalaemus cuvieri* com 155 e 146 indivíduos registrados, respectivamente. As mais raras foram *Bokermannohyla circumdata*, *Crossodactylus caramaschi*, *Hylodes lateristrigatus*, *Leptodactylus labyrinthicus*, *Odontophrynus americanus*, *Rhinella ornata*, *Scinax fuscovarius* e *Vitreorana eurygnatha* cada uma registrada uma única vez (ANEXO 2). As preferências de cada espécie por ambiente e por sítio de vocalização a partir da literatura foram reunidas no ANEXO 3 (ARAUJO; CONDEZ; SAWAYA, 2009; DIXO; VERDADE, 2006; HADDAD; TOLEDO; PRADO, 2008; IOP; SANTOS; CECHIN, 2016; RIBEIRO; EGITO; HADDAD, 2005; TAMANOTO; BERTOLUCI, 2013; THOMASSEN; ZIADE, 2020; VAZ-SILVA *et al.*, 2020). O ANEXO 4 traz os valores de média e desvio padrão dos quatro parâmetros acústicos levantados a partir das gravações para cada uma das 40 espécies.

Das 18 paisagens amostradas, houve estruturação filogenética em apenas duas pelo indicador SES.MNTD: amostras 6 (dispersão filogenética) e 9 (agrupamento filogenético) (Tabela 1). O índice de Horn-Morisita indicou alta sobreposição dos parâmetros acústicos (valores próximos de 1) em todas as paisagens.

Tabela 1 - Valores dos índices filogenéticos e da sobreposição de parâmetros acústicos obtidos através do Índice de Horn-Morisita, calculados para as anurocenoses de cada uma das 18 paisagens amostradas no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil

(Continua)

Buffer	C. F. (%)	Riq.	PD	MPD	MPD-p	MNTD	MNTD-p	H-M
1	84.65	15	-1.3003	-1.0396	0.139	-0.4353	0.378	0.99702
2	47.79	8	-0.3242	0.67913	0.737	0.41653	0.717	0.97922
3	44.18	8	0.58597	1.03439	0.883	-0.3708	0.427	0.9734
4	18.43	12	2.21531	-0.361	0.346	0.49585	0.762	0.98562
5	37.15	12	0.35501	0.88968	0.807	-0.1078	0.565	0.98126
6	21.51	11	2.64155	1.29247	0.93	2.98771	0.99	0.97377
7	45.05	10	-0.6122	-1.0017	0.145	-0.4938	0.348	0.98743
8	25.23	3	-0.393	0.65046	0.76	-0.1379	0.4485	0.98583
9	41.17	5	-2.0188	0.24983	0.553	-1.6465	0.017	0.98469
10	31.62	6	0.18096	0.21623	0.546	-0.4796	0.368	0.98665
11	48.49	8	-0.8836	0.00625	0.447	-0.8405	0.192	0.97573
12	21.66	12	-0.5879	-0.8295	0.192	-0.7964	0.206	0.98389

Tabela 1 - Valores dos índices filogenéticos e da sobreposição de parâmetros acústicos obtidos através do Índice de Horn-Morisita, calculados para as anurocenoses de cada uma das 18 paisagens amostradas no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil

(Conclusão)

<i>Buffer</i>	C. F. (%)	Riq.	PD	MPD	MPD-p	MNTD	MNTD-p	H-M
13	73.13	19	-0.3326	0.35164	0.628	-0.1709	0.521	0.98617
14	50.30	12	-0.8875	-1.1215	0.136	-0.6225	0.286	0.95159
15	39.18	8	-1.0121	1.07478	0.881	-1.2507	0.065	0.9947
16	51.82	14	-1.1527	0.30851	0.601	-0.7934	0.186	0.98711
17	33.72	17	0.03755	0.22915	0.581	-0.4727	0.361	0.98574

Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Legenda: *Buffer* = paisagem amostrada; C. F. (%) = Cobertura Florestal; Riq. = Riqueza; PD = SES.PD; MPD = SES.MPD; MPD-P = p-valor de SES.MPD; MNTD = SES.MNTD; MNTD-p = p-valor de SES.MNTD; e H-M = índice de Horn-Morisita.

Obs: p-valor para MPD e MNTD < 0.05 indica agrupamento filogenético; p-valor > 0.95 indica dispersão filogenética.

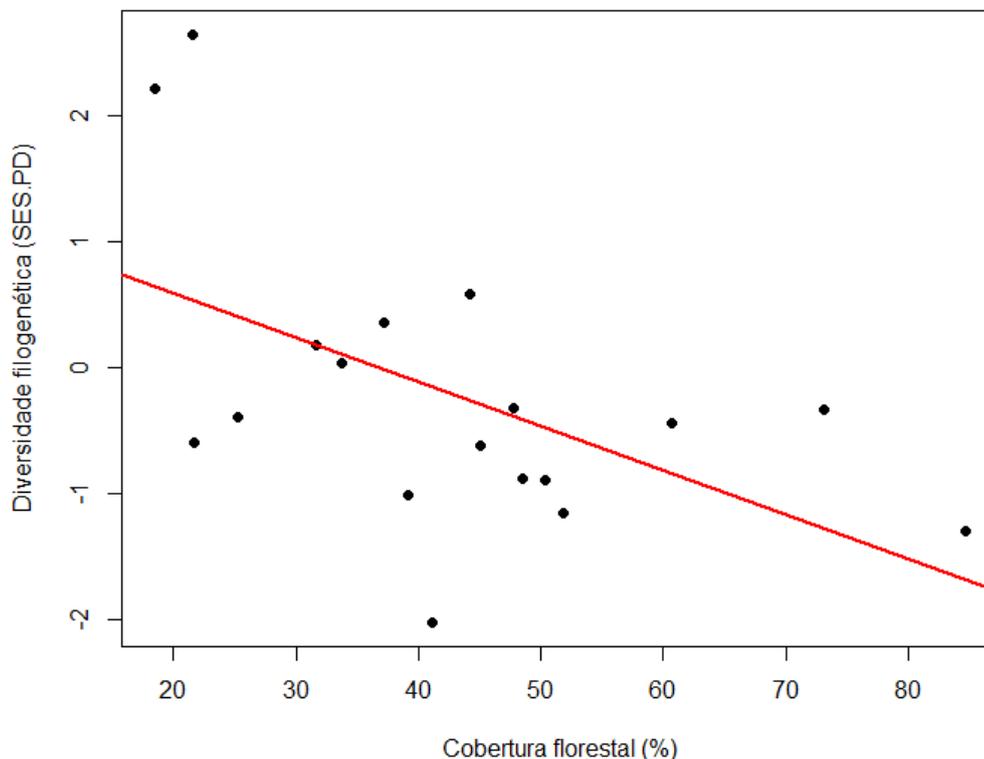
Houve relação apenas entre o índice de diversidade filogenética (SES.PD) e cobertura florestal (Tabela 2), sendo esta relação negativa, ou seja, a diversidade filogenética diminuiu com o aumento da cobertura florestal (FIGURA 5).

Tabela 2 - Regressão linear da relação entre o percentual de cobertura florestal das paisagens e índices filogenéticos (SES.PD, SES.MPD e SES.MNTD) de anurocenoses de 18 paisagens no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil

	Coefficiente	Erro padrão	T-valor	p-valor	R ² ajustado
SES.PD	-8.165	3.226	-2.531	0.02	0.24
SES.MPD	-7.343	5.189	-1.415	0.17	0.05
SES.MNTD	-5.185	4.375	-1.185	0.25	0.02

Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Figura 5 - Gráfico de regressão linear entre Diversidade Filogenética (SES.PD) de anuros e cobertura florestal (%) de 18 *buffers* de 2 km de raio no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil



Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

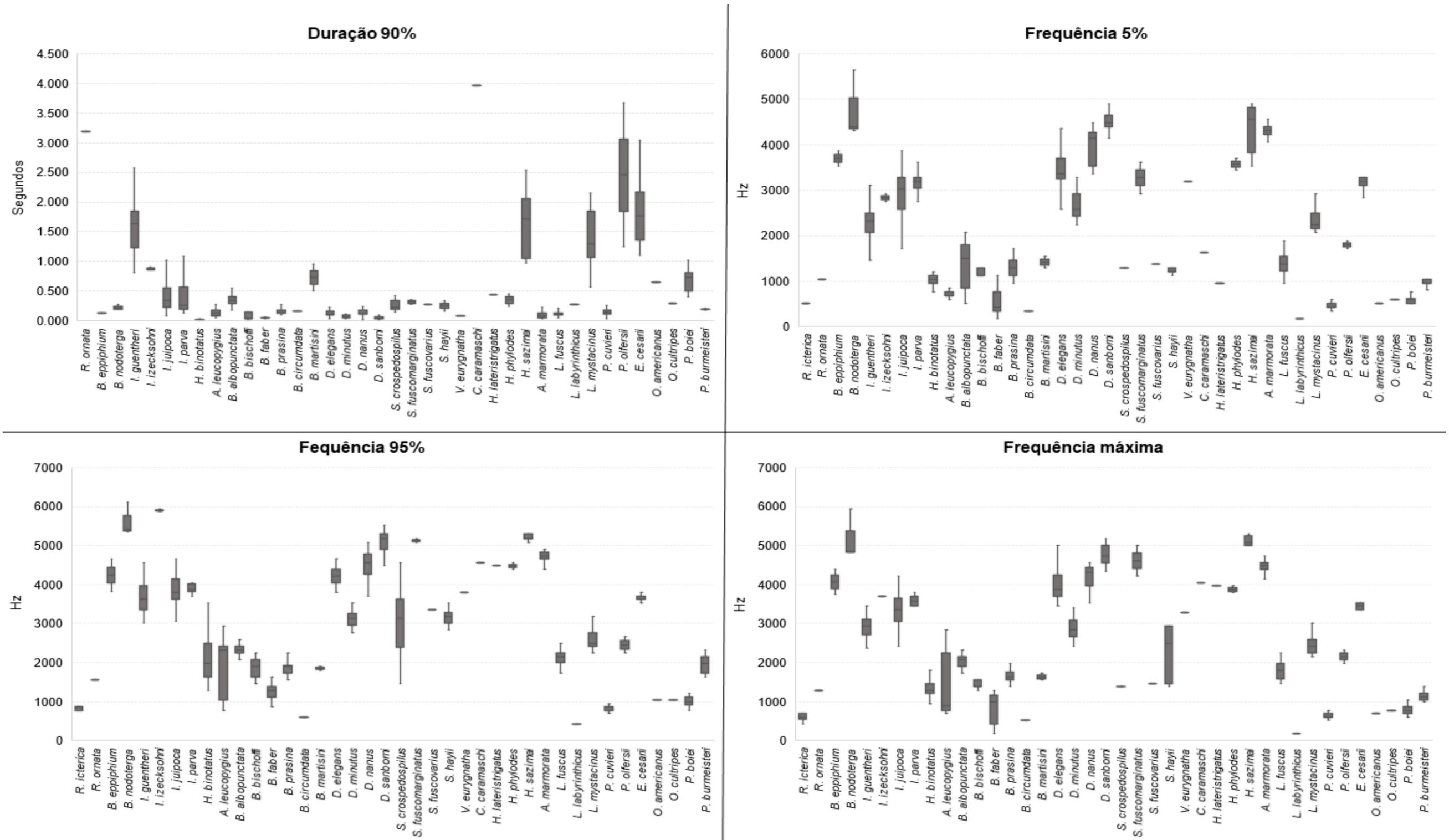
Os quatro parâmetros bioacústicos levantados apresentaram sinal filogenético ($K < 1$), segundo a estatística K de Blomberg (BLOMBERG *et al*, 2003) (Tabela 3). Gráficos de boxplot com a variação de cada um dos quatro parâmetros para cada uma das espécies de anuros registradas foram reunidos na Figura 6. Embora haja sobreposição dos parâmetros acústicos entre as espécies de modo geral, é possível perceber que a sobreposição dos parâmetros entre espécies congênicas foi menor.

Tabela 3 - Valores da estatística K e respectivo p-valor dos parâmetros bioacústicos das vocalizações de anuros do Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil. Sinal filogenético de cada parâmetro significativo quando p-valor < 0.05 (destacados em amarelo)

Parâmetros	Durations 90%	Frequency 5%	Frequency 95%	Max frequency
K	0.127	0.103	0.119	0.149
p-valor	<u>0.036</u>	<u>0.015</u>	<u>0.005</u>	<u>0.001</u>

Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Figura 6 - Box-plots de cada parâmetro das vocalizações das espécies de anuros registradas no Corredor Cantareira-Mantiqueira, Mata Atlântica, Brasil



Fonte: Elaborado pelo autor (2023)

Obs: em Durations 90% a espécie *R. ictERICA* foi retirada do gráfico por apresentar valores muito acima das outras espécies; os traços simples nos gráficos representam valores de vocalizações únicas.

As caixinhas são referentes ao 1º e 3º quartil dos dados; o traço interno nas caixinhas referentes à mediana dos dados; e os limites inferiores e superiores referentes ao desvio padrão dos dados

O teste de regressão linear refutou qualquer influência da cobertura florestal sobre os valores de sobreposição de nicho ($r^2=-0.01$; $p=0.418$). Não houve também relação entre sobreposição acústica e índices de distância filogenética média (SES.MPD e SES.MNTD) ($r^2=-0.06$; $p=0.862$ e $r^2=-0.01$; $p=0.415$, respectivamente), indicando que o parentesco das espécies não influenciou a sobreposição dos parâmetros acústicos.

4 DISCUSSÃO

Todas as nossas hipóteses foram falseadas. A fragmentação aumentou a diversidade filogenética em vez de diminuí-la (hipótese 1), não diminuiu as distâncias filogenéticas médias (SES.MPD e SES.MNTD, hipótese 2) e não aumentou a sobreposição de nichos acústicos (hipótese 3). Além disso, a sobreposição de nichos acústicos também não foi maior entre anurocenoses tendendo a agrupamento filogenético.

Dois questionamentos metodológicos poderiam ser feitos sobre nosso desenho experimental que talvez justificassem a refutação das hipóteses. O primeiro é sobre a distribuição um tanto desigual do grau de cobertura florestal pelas 18 paisagens amostradas, visto que temos apenas duas amostras (11%) acima de 70% de cobertura florestal, sendo a maior com 84.65% (Tabela 1). O segundo é sobre quanto da composição real de espécies locais os gravadores autônomos conseguem recuperar, visto que uma amostragem insuficiente e/ou enviesada pode interferir nos resultados. Um terceiro questionamento envolve os parâmetros bioacústicos escolhidos, mas discutiremos este apenas quando mencionarmos a sobreposição de nicho acústico. Sobre o primeiro questionamento é possível que isso tenha causado algum viés, principalmente se determinados serviços ecossistêmicos funcionarem melhor apenas a partir de limiares elevados de cobertura florestal (digamos 80-85% de cobertura) (LI *et al.*, 2022). Se isso for verdade, nossa amostragem partiu de um universo de paisagens em média mais fragmentadas, nas quais pode ser mais difícil detectar diferenças resultantes da fragmentação pela escassez de paisagens-controle (com maior cobertura florestal). Quanto ao segundo questionamento, Anunciação e colaboradores (2022) demonstraram que o monitoramento acústico passivo é suficientemente adequado para representar a riqueza local de anuros. Com este método registramos 40 espécies de anuros no presente estudo. Dessas 40 espécies, 16 são consideradas típicas de ambientes de mata, 14 típicas de ambientes de brejo e área aberta, e 10 atribuídas a ambos os ambientes (mata e brejo/área aberta) (ANEXO 2) (ARAUJO; CONDEZ; SAWAYA, 2009; DIXO; VERDADE, 2006; HADDAD; TOLEDO; PRADO, 2008; IOP; SANTOS; CECHIN, 2016; RIBEIRO; EGITO; HADDAD, 2005; TAMANOTO; BERTOLUCI, 2013; THOMASSEN; ZIADE, 2020; VAZ´SILVA *et al.*, 2020).

A maioria das espécies de mata são consideradas especialistas quanto ao uso de habitat, devido ao seu ciclo de vida, como no caso das espécies da família Brachycephalidae, que apresentam desenvolvimento direto (sem estágio larval e necessidade de corpos d'água) e utilizam serrapilheira úmida para oviposição (VAN SLUYS; da ROCHA, 2010); da família Hylodidae, que necessita de riachos em interior de mata para sua reprodução (VAN SLUYS; da CRUZ, 2004); e dos hílídeos considerados típicos de mata (*Bokermannohyla* spp. e *Vitreorana eurygnatha*), que utilizam vegetação arbórea marginal a riachos de interior de florestas primárias e secundárias para oviposição. Tais aspectos restringem estas espécies a este tipo de ambiente (CARAMASCHI *et al.*, 2010; IUCN, 2023).

Já as espécies típicas de brejo/área aberta são todas consideradas generalistas quanto ao uso de habitat, o que as permite ocupar ambientes alterados/degradados (AQUINO *et al.*, 2008; AQUINO *et al.*, 2010; HEYER *et al.*, 2008; SILVANO *et al.*, 2008). Ainda, essa capacidade de ocupar ambientes degradados, e serem mais abundantes, refletiu na maior ocorrência de registros dessas espécies neste trabalho tanto em riqueza, quanto em abundância (Ex: *Boana* spp.; *Dendropsophus* spp.) (ANEXO 3). O contrário também foi possível observar, pois espécies especialistas quanto ao uso de habitat foram menos registradas (Ex. *Bokermannohyla* spp.; *Proceratophrys boiei*; *Brachycephalus* spp.; espécies da família Hylodidae) (ANEXO 3).

Algumas espécies são atribuídas a ambos os ambientes (tanto mata quanto brejo/área aberta), e exatamente por isso também poderiam ser consideradas mais generalistas (ANEXO 3). Isso pode estar relacionado a aspectos mais gerais do grupo dos anfíbios, como seu ciclo de vida mais típico caracterizado por ovos aquáticos que se desenvolvem em girinos aquáticos exotróficos, e sofrem metamorfose em organismos terrestres ou semiterrestres, o que poderia levar indivíduos dessas espécies do interior a procurar corpos d'água no exterior da floresta para reprodução (HADDAD; PRADO, 2005); ou a procura por condições mais propícias de forrageio, refúgio da estação seca ou abrigo diurno durante a estação reprodutiva nos ambientes de interior florestal, levando esses animais a transitarem entre ambos os ambientes (SILVA; ROSSA-FERES, 2007).

Além das 40 espécies, foi registrada a ocorrência de *Aquarana catesbeiana* (a rã-touro-norte-americana), um anuro nativo da América do norte que atualmente se encontra amplamente distribuída no continente americano e em algumas localidades da Europa e Ásia (FROST, 2023). Embora não contabilizada nas análises, sua presença é considerada um grande problema à fauna nativa pois apresenta: (i) uma prolongada temporada reprodutiva e número elevado de ovos por desova (de 30-40 mil ovos por desova, enquanto a anurofauna nativa do Brasil deposita cerca de 5 mil ovos por desova); (ii) comportamento territorialista agressivo; e (iii) uma dieta generalista que inclui desde pequenos invertebrados até outros anuros (FROST, 2023; RYAN, 1980). Dessa forma, a espécie pode ser uma grande competidora, pois preda, disputa alimentos e sítios de vocalização e oviposição com a anurofauna nativa. A introdução de espécies exóticas é considerada uma das causas do declínio dos anfíbios (BEEBEE; GRIFFITHS, 2005). Essa espécie está associada ao declínio de duas populações de rãs no centro oeste brasileiro, *Leptodactylus latrans* e *L. labyrinthicus*, ambas consideradas abundantes antes da introdução de *A. catesbeiana* (BATISTA; SILVA; BARRETO, 2015). Na nossa área de estudo, ela foi detectada em apenas uma paisagem e foi um *buffer* que não apresentou estrutura filogenética, então pode ser uma invasão recente, que ainda não teve tempo de causar impactos. Mas isso não significa que esses impactos não aparecerão no futuro.

Retornando às hipóteses falseadas, nossos resultados não só refutaram a hipótese 1, como indicaram uma relação oposta à esperada: aumento de Diversidade Filogenética (SES.PD) nas paisagens mais fragmentadas (com menor cobertura florestal). Esse resultado poderia ser uma proporção maior de espécies generalistas nas áreas mais fragmentadas devido à tolerância delas à diminuição de cobertura florestal (ALMEIDA-GOMES *et al.*, 2019), mas a inspeção do ANEXO 3 refuta também essa alternativa. Provete *et al.* (2014) obtiveram resultados parecidos e justificaram isso em função de uma possível preferência dos anuros por locais mais abertos para a oviposição. Áreas com maior cobertura de dossel apresentam baixa incidência luminosa, baixa produtividade de algas, recursos alimentares de baixa qualidade e menor concentração de oxigênio dissolvido na água, o que não é tão interessante para o desenvolvimento dos girinos. Werner e colaboradores (2007) demonstraram que os gradientes ambientais são determinantes fundamentais da distribuição de anfíbios na escala da paisagem, principalmente as variáveis ao redor das lagoas como cobertura

de dossel e distância entre as lagoas, pois influenciam na seleção dos locais de oviposição das espécies.

A hipótese 2 também foi refutada, não sendo encontrada influência da fragmentação sobre a estruturação das anurocenoses amostradas (tanto para SES.MPD quanto para SES.MNTD). As únicas duas paisagens estruturadas apresentaram dois padrões diferentes para o índice SES.MNTD: a paisagem 6 com dispersão filogenética e a paisagem 9 com agrupamento filogenético. Mas isso não se mostrou associado com a cobertura florestal conforme nossa expectativa, pois a paisagem 9 apresentou praticamente o dobro de cobertura florestal (41.57%) em relação à paisagem 6 (21.51%) (Tabela 1). Isso aconteceu pois, na paisagem 6, além da riqueza de espécies ser maior (11 e 5 espécies, respectivamente), temos 11 espécies de seis famílias, algumas filogeneticamente bem distantes como Microhylidae e Hylidae. Já na paisagem 9, as 5 espécies são relativamente mais aparentadas, pois estão distribuídas em apenas 3 famílias, duas delas (Brachycephalidae e Craugastoridae) muito próximas (AMPHIBIAWEB, 2023 e filogenia do ANEXO 1). Além disso, na paisagem 9, as espécies são típicas de mata, sendo todas associadas à serapilheira (DIXO; VERDADE, 2006; RIBEIRO; EGITO; HADDAD, 2005). Isso pode estar relacionado a alguma pressão ambiental atuando como uma filtragem mas não o grau de cobertura florestal, como por exemplo as matrizes de eucalipto no entorno que são bem abundantes nessa paisagem, que podem talvez isolar esse remanescente de mata dos demais, e até mesmo de corpos d'água, beneficiando espécies de serapilheira e desenvolvimento direto como mais aptas a sobreviver nessas condições. Uma terceira paisagem com valor de SES.MNTD intermediário ou marginalmente significativo ($p=0.065$), indicando tendência de agrupamento filogenético foi o *buffer* 15, curiosamente com cobertura florestal (39.18%, Tabela 1) muito próxima à da paisagem 9 e com cinco de oito espécies mais associadas à serapilheira, três delas com desenvolvimento direto (ANEXO 3).

Com exceção das paisagens 6 e 9, as 16 paisagens restantes não apresentaram estruturação filogenética. Isso já era esperado conforme Swenson (2019), uma vez que entre as opções de estruturação, 90% da amplitude fica dentro da faixa considerada nula ou aleatória. Mas não foi isso que refutou a hipótese 2, pois poderíamos ter poucas paisagens agrupadas, poucas dispersas e a maioria sem

estruturação e ainda assim encontrarmos a tendência esperada se as agrupadas estivessem associadas a paisagens mais fragmentadas e as dispersas, a paisagens menos fragmentadas. Entretanto, não foi isso que observamos. Uma possibilidade teórica que não podemos descartar é que a maioria das paisagens sem estruturação na verdade podem ser atribuídas a processos estocásticos, ou a processos antagônicos ocorrendo concomitantemente e se anulando (LOVETTE; HOCHATCHKA, 2006; VELLEND, 2010; MARTINS *et al.*, 2015). A escala espacial também pode exercer algum papel sobre os processos estruturadores das taxocenoses (GIANUCA *et al.*, 2014; GÓMEZ *et al.*, 2010). Nossos resultados corroboram as conclusões de Martins *et al.* (2015), por exemplo, que encontraram predomínio de anurocenoses sem estrutura filogenética em escala local. Análises gráficas de morfoespaço (paisagem fenotípica de caracteres das taxocenoses sendo comparadas), propostas por Pausas e Verdú (2010), parecem promissoras para testar hipóteses sobre quais processos estruturadores (filtro ambiental ou similaridade limitante) dominaram a formação de assembleias, ou até quando eles coocorrem.

Antes de prosseguir com os testes das hipóteses 3 e 4 envolvendo nicho acústico, os quatro parâmetros utilizados em nossas análises foram testados quanto à presença de sinal filogenético, e o mesmo foi confirmado nos quatro parâmetros (BLOMBERG; GARLAND JR; IVES, 2003; SWENSON, 2019). Isso reforça que os caracteres eleitos representam bons marcadores evolutivos e que é possível recuperar determinados grupos monofiléticos dentro de Anura com base em certos valores desses parâmetros. Caracteres com essa história evolutiva são especialmente informativos sobre os processos estruturadores das comunidades, pois funcionam como outro conjunto independente de dados (estrutura fenotípica) para refutar ou corroborar padrões hipotéticos de estrutura filogenética. Um exemplo seria a expectativa de caracteres conservados apresentarem estrutura fenotípica agrupada em taxocenoses filogeneticamente também agrupadas quando estruturadas por filtro ambiental conforme Pausas e Verdú (2010), apesar dessa expectativa também não ter sido sustentada pelos nossos dados, como discutiremos mais adiante. A estrutura filogeneticamente conservada dos quatro parâmetros bioacústicos analisados no nosso trabalho coincidiu com os dados de frequência altamente conservada de Carvajal-Castro e Vargas-Salinas (2016), pelo menos em escala local. Em escala regional esses dados foram mais lábeis. Esse tipo de variação no conservadorismo

de um traço dependendo da escala é normal. O sinal filogenético geralmente é calculado tendo por base a filogenia do *pool* regional de espécies (que, aliás, também pode mudar bastante, como já explicamos no item Material e Métodos, de acordo com os critérios de escolha dessas espécies). Entretanto, se analisarmos a estrutura fenotípica na anurocenose de cada paisagem isoladamente, as diferentes composições de espécies representam outras combinações dos ramos da filogenia do *pool* regional, o que leva a diferenças de sinal filogenético em paisagens distintas. De fato, as relações filogenéticas preservadas em cada paisagem são as que se aproximam mais da realidade local, já que a anurocenose de cada paisagem é um subconjunto das espécies do *pool* regional que efetivamente compartilham um ambiente. Já as relações filogenéticas do *pool* regional representam uma hipótese evolutiva teórica, pois dificilmente uma das paisagens conterá todas as espécies do *pool*. Isso é ainda mais improvável quanto maior a escala espacial do estudo, pois aumenta a chance do *pool* conter espécies com distribuição alopátrica.

Ainda analisando os efeitos da fragmentação, na hipótese 3 esperávamos que a diminuição da cobertura florestal aumentasse a sobreposição dos nichos acústicos em função da seleção por filtro escolher espécies mais próximas e, portanto, similares em seus atributos, entretanto nossos resultados rejeitaram essa hipótese também. Foi possível observar grande sobreposição dos parâmetros acústicos entre as espécies em todas as paisagens, independente da cobertura florestal, o que contribuiu para os elevados valores do índice de Horn-Morisita (HORN, 1966). De acordo com Duellman e Pyles (1983), embora a seleção opere maximizando as propriedades acústicas para reconhecimento interespecífico, a composição da taxocenose e as interferências acústicas de fatores do habitat podem minimizar tal variabilidade.

A interferência acústica, porém, pode ser reduzida por mecanismos como: (i) a utilização de diferentes faixas de frequência pelas espécies; (ii) a segregação espacial de sítios de vocalização; (iii) segregação temporal, quando são dessincronizadas as vocalizações de indivíduos de duas espécies para evitar a sobreposição; e (iv) por diferenças dos padrões de códigos espécie-específicos (LITTLEJOHN; MARTIN, 1969; LITTLEJOHN, 1977). Justamente por todas essas possibilidades de variação é que talvez seja difícil imaginar a anurocenose inteira de uma paisagem respondendo da mesma forma em 4 parâmetros bioacústicos aos supostos efeitos da fragmentação, que também já não foram observados nos testes de hipótese anteriores. Ainda mais

quando precisamos resumir toda essa possível variação acústica em valores de tendência central para comparar estimativas de nicho acústico médio para cada paisagem. Se a sobreposição entre nichos acústicos fosse testada entre pares de espécies próximas em vez de envolver a taxocenose inteira, talvez a influência das diferenças entre as paisagens (como a cobertura florestal) fosse mais perceptível. Essa análise dos nichos acústicos de espécies próximas substituindo a taxocenose inteira talvez seria mais eficiente também para testar justamente a hipótese de que taxocenoses filogeneticamente mais agrupadas apresentam maior sobreposição dos nichos acústicos (hipótese 4).

Essa última hipótese também foi refutada no nosso trabalho, pois esperávamos encontrar maior sobreposição acústica entre anurocenoses com espécies em média mais aparentadas. A sobreposição acústica, entretanto, foi ampla entre as anurocenoses a despeito das diferenças nas médias de distância filogenética (tanto SES.MPD quanto SES.MNTD). Uma crítica metodológica que poderia explicar a ampla sobreposição dos nichos acústicos foi a escolha de apenas quatro parâmetros bioacústicos, uma vez que um número maior de parâmetros aumentaria a probabilidade de segregação acústica entre as espécies. Mas em nossa defesa devemos argumentar que procuramos por caracteres não correlacionados e que as possibilidades foram reduzidas pela extensa variação dos tipos de sons (principalmente pulsados X contínuos). Precisamos tomar cuidado, porém, em inferir competição diante dessa ampla sobreposição dos nichos acústicos. A simples sobreposição no uso de um determinado recurso entre espécies diferentes não é necessariamente determinante para elas competirem entre si. É necessário que o recurso seja limitante, escasso. Se for abundante, as duas espécies podem coexistir explorando-o sem nenhum problema. Talvez por isso a premissa de que espécies próximas geralmente competem entre si é raramente testada e nem é necessariamente verdadeira (SWENSON, 2019).

Entretanto, uma análise mais cuidadosa dos nossos dados parece indicar que essa ampla sobreposição dos nichos acústicos pode ser artefato da necessidade de se reduzir toda a variação a um único valor médio por anurocenose. Observando a Figura 5, podemos perceber que apesar da grande sobreposição dos parâmetros acústicos de modo geral, as espécies congênicas (ou seja, mais aparentadas entre si) sobrepõem menos seus parâmetros. Esse pode ser um indicativo de redução da

interferência acústica (LITTLEJOHN; MARTIN, 1969; LITTLEJOHN, 1977). Alguns estudos em nível de taxocenose encontraram diferenciação em parâmetros bioacústicos e nos locais e horários de vocalização entre as espécies, como por exemplo Silva *et al.* (2008) e Pombal *et al.* (2010), enquanto outros encontraram ampla sobreposição, mas sem sinais de competição ou com algum papel desempenhado pela competição como Protázio *et al.*, (2015a; 2015b). A variedade de resultados diferentes reforça a necessidade de mais trabalhos nesse contexto de taxocenoses, mas gostaríamos de enfatizar também a demanda por mais estudos envolvendo espécies mais próximas e não a taxocenose inteira. Uma abordagem que consideramos particularmente rica e pretendemos aplicar futuramente a esse conjunto de dados atual é comparar o comportamento acústico de espécies especialistas na presença de suas congêneres mais próximas e quando estão apenas com espécies mais distantes.

Finalmente, devemos salientar que apenas as hipóteses 1 (maior diversidade filogenética em paisagens menos fragmentadas) e 2 (paisagens mais fragmentadas com agrupamento filogenético) não tinham relação de dependência, podendo qualquer uma das duas ser corroborada e a outra refutada. Mas a corroboração das hipóteses 3 (fragmentação intensificando a sobreposição de nicho) e 4 (anurocenoses filogeneticamente agrupadas intensificando a sobreposição de nicho) visivelmente dependia da hipótese 2 não ser refutada. A partir do momento que não encontramos estruturação filogenética, a pouca variação entre os nichos acústicos passou a ser praticamente descritiva em vez de associativa. Diante disso, até que existe certa coerência na refutação de todas as hipóteses. Seria muito mais difícil explicar a refutação das hipóteses 1 e 2 e a corroboração da 3 ou da 4.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O aumento de intensidade da fragmentação florestal ampliou a diversidade filogenética, mas não influenciou a estruturação filogenética, que foi nula. Acreditamos que a relação negativa entre cobertura florestal e a diversidade filogenética de anuros seja decorrente da preferência deles por lagoas menos sombreadas para oviposição e desenvolvimento de sua prole.

A falta de estruturação filogenética nas paisagens amostradas não descarta a possibilidade de haver processos estruturadores antagônicos (filtro de hábitat X interações) atuando simultaneamente e anulando-se. Análises gráficas do espaço acústico poderiam testar essa hipótese.

Por fim, percebemos que a sobreposição acústica de espécies congenéricas foi menor quando comparada com a composição geral de espécies registradas em cada taxocenose, o que pode indicar uma medida de redução na interferência acústica, uma vez que espécies congenéricas apresentam bastante semelhança em seus sítios de vocalização. Por outro lado, espécies filogeneticamente mais distantes com sobreposição podem evitar competição acústica através de outras características ecológicas e comportamentais, como segregação espacial e temporal de seus sítios de vocalização.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, A. P. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 31, n. 1, p. 79-105, Oct. 2000.
- ACKERLY, D. D. Community assembly, niche conservatism, and adaptative evolution in changing environments. **International Journal of Plants Sciences**, v. 164, n. 3, p. 165-184, May 2003.
- ALLENTOFT, M. E.; O'BRIEN, J. Global amphibian declines, loss of genetic diversity and fitness: a review. **Diversity**, v. 2, n. 1, p. 47-71, Jan. 2010.
- ALMEIDA-GOMES, M. *et al.* Habitat amount drives the functional diversity and nestedness of anuran communities in an Atlantic Forest fragmented landscape. **Biotropica**, v. 51, n. 6, p. 874-884, 2019.
- AMPHIBIAWEB. **AmphibiaWeb**. Berkely: University of California, 2023. Disponível em: <https://amphibiaweb.org/>. Acesso em: 9 maio 2023.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos**, Copenhagen, v.71, n.3, p.355-366, July 1994.
- ANUNCIAÇÃO, P. R. *et al.* Estimating the diversity of tropical anurans in fragmented landscapes with acoustic monitoring: lessons from a sampling sufficiency perspective. **Biodiversity Conservation**, v. 31, p. 3055–3074, 2022.
- ANUNCIAÇÃO, P. R. *et al.* Taxonomic and functional threshold responses of vertebrate communities in the Atlantic Forest Hotspot. **Biological Conservation**, v. 257, p. 109-137, 2021.
- AQUINO, L. *et al.* **Boana albopunctata**. [S.I.]: The IUCN Red List of Threatened Species 2008, 2008. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/55378/86178507>. Acesso em: 1 fev. 2023.
- AQUINO, L. *et al.* **Odontophrynus americanus**. [S.I.]: The IUCN Red List of Threatened Species 2010, 2010. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/57186/86441009>. Acesso em: 1 fev. 2023.
- ARAÚJO, A. *et al.* Parasitism, the diversity of life, and paleoparasitology. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 98, n. 1, p. 5-11, jan. 2003.
- ARAÚJO, C. O.; CONDEZ, T. H.; SAWAYA, R. J. Anfíbios Anuros do Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus, sudeste do Brasil, e suas relações com outras taxocenoses no Brasil. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 77-98, 2009.
- BATISTA, M.; SILVA, M.; BARRETO, C. Effects of introduction and decline of a Bullfrog population (*Lithobates catesbeianus*) in a community of amphibians in the Cerrado from Central Brazil. **Herpetology Notes**, v. 8, p. 263-265, May 2015.
- BEEBEE, T. J. C.; GRIFFITHS, R. A. The amphibian decline crisis: a watershed for conservation biology? **Biological conservation**, v. 125, n. 3, p. 271-285, Oct. 2005.

- BELASEN, A. M. *et al.* Long-term habitat fragmentation is associated with reduced MHC IIB diversity and increased infections in amphibian hosts. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 6, p. 1-12, Jan. 2019.
- BENSON, D. A. *et al.* GenBank. **Nucleic acids research**, v. 41, n. 1, p. 36-42, Jan. 2013.
- BLAUSTEIN, A. R.; JOHNSON, P. T. J. The complexity of deformed amphibians. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 1, n. 2, p. 87-94, Mar. 2003.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND JR, T.; IVES, A. R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BRANDON, K. *et al.* Conservação brasileira: desafios e oportunidades. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 7-13, 2005.
- BROWN, W. L.; WILSON, E. O. Character displacement. **Systematic Zoology**, v. 5, n. 2, p. 49-64, June 1956.
- CARAMASCHI, U. *et al.* ***Bokermannohyla martinsi***. [S.I.]: The IUCN Red List of Threatened Species, 2010. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/55549/11330848#habitat-ecology>. Acesso em 9 maio 2023.
- CARR, L. W.; FAHRIG, L. Effect of road traffic on two amphibian species differing vagility. **Conservation Biology**, v. 15, n. 4, p. 1071-1078, Aug. 2001.
- CARVAJAL-CASTRO, J. D.; VARGAS-SALINAS, F. Stream noise, habitat filtering, and the phenotypic and phylogenetic structure of Neotropical anuran assemblages. **Evolutionary Ecology**, v. 30, p. 451-469, 2016.
- CASSEMIRO, F. A. S.; PADIAL, A. A. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 12, n. 4, p. 706-719, 2008.
- CAVENDER-BARES, J. *et al.* The merging of community ecology and phylogenetic biology. **Ecology Letters**, v. 12, n. 7, p. 693-715, June 2009.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, p. 93-103, 2009.
- CUNNINGTON, G. M.; FAHRIG, L. Plasticidade nas vocalizações de anuros em resposta ao ruído do trânsito. **Acta Oecologica**, v. 36, n. 5, p. 463-470, 2010.
- CUSHMAN, S. A. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: a review and prospectus. **Biological Conservation**, v. 128, n. 2, p. 231-240, Mar. 2006.
- DARWIN, C. **Origem das espécies: ou a preservação das raças favorecidas na luta pela vida**. São Paulo: Martin Claret, 2014.

DEL-KLARO, K. **Comportamento animal: uma introdução à ecologia comportamental**. Jundiaí: Livraria Conceito, 2004.

DIAMOND, J. M. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. **Biological Conservation**, v. 7, n. 2, p. 129-146, Feb. 1975.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; VIEIRA, C. M. Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (Mammalia) da América do Sul. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 649-657, 1998.

DIXO, M.; VERDADE, V. K. Herpetofauna de serrapilheira da reserva florestal de Morro Grande, Cotia (SP). **Biota Neotropica**, v. 6, 2006.

DOBSON, A. P.; HUDSON, P. J. Parasites, disease and the structure of ecological communities. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 1, n. 1, p. 11-15, July 1986.

DUELLMAN, W. E.; PYLES, R. A. Acoustic Resource Partitioning in Anuran Communities. **Copeia**, v. 3, p.639-649, 1983.

DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. Baltimore: The Johns Hopkins University, 1995.

EIGENBROD, F.; HECNAR, S. J.; FAHRIG, L. Quantifying the road-effect zone: threshold effects of a motorway on anuran populations in Ontario, Canada. **Ecology and Society**, v. 14, n. 1, 2009.

ELTON, C. S. **Animal ecology**. Chicago: The University of Chicago, 1927.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1992.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, p. 487-515, Nov. 2003.

FIGUEIREDO, G. T. *et al.* Influence of microhabitat on the richness of anuran species: a case study of different landscapes in the Atlantic Forest of southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, n. 2, 2019.

FIORILLO, B. F. *et al.* Anurans from preserved and disturbed areas of Atlantic Forest in the region of Etá Farm, municipality of Sete Barras, state of São Paulo, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 18, n. 4, 2018.

FROST, D. **Amphibian species of the world 6.0, an online reference**. New York: American Museum of Natural History, 2023. Disponível em: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Anura>. Acesso em: 24 abr. 2023.

GERHARDT, H. C.; HUBER, F. **Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions**. Chicago: University Of Chicago, 2002.

GERHOLD, P. *et al.* Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 600-614, Feb. 2015.

GIANUCA, A. T. *et al.* Habitat filtering influences the phylogenetic structure of avian communities across a coastal gradient in southern Brazil. **Austral Ecology**, v. 39, n. 1, p. 29-38, Mar. 2013.

GODOY, B. S.; CAMARGOS, L. M.; LODI, S. When phylogeny and ecology meet: Modeling the occurrence of *Trichoptera* with environmental and phylogenetic data. **Ecology and Evolution**, v. 8, n. 11, p. 5313-5322, May 2018.

GÓMEZ, J. P. *et al.* A phylogenetic approach to disentangling the role of competition and habitat filtering in community assembly of neotropical forest birds. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 6, p. 1181-1192, Nov. 2010.

GRINELL, J. The niche-relationships of the California thrashers. **The California thrashers**, v. 34, p. 427-433, 1917.

HADDAD; C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 3, p. 207-217, 2005.

HADDAD; C. F. B.; TOLEDO, L. F.; PRADO, C. P. A. **Anfíbios de Mata Atlântica**. São Paulo: Neotropica, 2008

HEYER, R. *et al.* **Leptodactylus latrans**. [S.l.], The IUCN Red List of Threatened Species, 2008. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/57151/11592655>. Acesso em: 1 fev. 2023.

HICKMAN, C. P. *et al.* **Princípios integrados de zoologia**. 16. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

HOULAHAN, J. E.; FINDLAY, C. S. The effects of adjacent land use on wetland amphibians richness and community composition. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 60, n. 9, p. 1078-1094, Sep. 2003.

HORN, Henry S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. **The American Naturalist**, v. 100, n. 914, p. 419-424, 1966.

HUBBEL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. New Jersey: Princeton University, 2001.

HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, P. H.; VANE-WRIGHT, R. I. Measuring biodiversity value for conservation. **Annual review of ecology and systematics**, v. 26, n. 1, p. 93-111, 1995.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks population studies: animal ecology and demography. **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415-427, 1957.

IOP, S.; SANTOS, T. G.; CECHIN, S. **Anfíbios anuros dos Campos Sulinos: espécies com ocorrência nas áreas campestres do Pampa e da Mata Atlântica**. Porto Alegre: UFRGS, 2016.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE AND NATURAL RESOURCES. **The IUCN red list of threatened species**. [S.l.], 2023. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/>. Acesso em: 25 abr. 2023.

- JAKSIC, F. **Ecología de comunidades**. Santiago: Ediciones UC, 2007.
- JONES, P. L.; PAGE, R. A.; RATCLIFFE, J. M. To scream or to listen? Prey detection and discrimination in animal-eating bats. **Bat Bioacoustics**, p. 93-116, 2016.
- KATZENBERGER, M. *et al.* Tolerância e sensibilidade térmica em anfíbios. **Revista da Biologia**, São Paulo, v.8, p. 25-32, jun. 2012.
- KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v.3, n.2, p. 157-164, Apr. 1992.
- KECK, F.; KAHLERT, M. Community phylogenetic structure reveals the imprint of dispersal-related dynamics and environmental filtering by nutrient availability in freshwater diatoms. **Scientific Reports**, v. 9, n. 11590, Aug. 2019.
- KEMBEL, S. W. *et al.* Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. **Bioinformatics**, v. 26, n. 11, p. 1463-1464, 2010.
- KÖHLER, J. *et al.* The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. **Zootaxa**, v.4251, n.1, p.1–124, 2017.
- KRAFT, N. J. B. *et al.* Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. **The American Naturalist**, v. 170, n. 2, p. 271-283, 2007.
- LAWTOM, J. H. Are the general laws in ecology? **Oikos**, v. 84, n. 2, p. 177-192, Feb. 1999.
- LEIBOLD, M. A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. **Ecology**, v. 76, n. 5, p. 1371-1382, 1995.
- LEITE, F. S. F. *et al.* **Guia sonoro dos anuros do Quadrilátero Ferrífero**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2019 Disponível em: <http://saglab.ufv.br/aqf/som/>. Acesso em: 9 maio 2023.
- LENORMAND, T. From Local Adaptation to Speciation: Specialization and Reinforcement. **Ecological Speciation**, 2012. Special issue. Disponível em: <https://www.hindawi.com/journals/ijecol/2012/508458/>. Acesso em: 13 jul. 2023.
- LI, D. *et al.* Exploring the influences of different processes of habitat fragmentation on ecosystem services. **Landscape and Urban Planning**, v. 227, 2022.
- LITTLEJOHN, M. J. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated evolutionary approach. *In*: TAYLOR, D. H.; GUTTMAN, S. I. (Org.). **The reproductive biology of amphibians**. New York: Plenum, 1977.
- LITTLEJOHN, M. J.; MARTIN, A. A. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. **Animal Behavior**, v. 17, n. 4, p. 785-791, 1969.
- LOVETTE, I. J.; HOCHACHKA, W. M. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. **Ecology**, v. 87, n.7, p.14-28, 2006.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. New Jersey: Princeton University, 1967.

MADDISON, W. P. AND D.R. MADDISON. **Mesquite**: a modular system forevolutionary analysis. (Version 3.61) [Computer software]. 2019. Available from: <http://www.mesquiteproject.org>. Acesso em 13 maio 2021.

MÁRQUEZ, R.; DE LA RIVA, I.; BOSCH, J. Advertisement calls of Bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). **Biotropica**, v. 25, n. 4, p. 426-443, 1993.

MARTINS, C. de A. *et al.* What shapes the phylogenetic structure of anuran communities in a seasonal environment? The influence of determinism at regional scale to stochasticity or antagonistic forces at local scale. **PLoS One**, v. 10, n. 6, 2015.

MATTHEWS, T. J.; WHITTAKER, R. J. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 11. p. 2263 – 2277, May 2014.

MEASEY, G. J. *et al.* Counting chirps: acoustic monitoring of cryptic frogs. **Journal of Applied Ecology**, v. 54, n. 3, p. 894-902, Dec. 2016.

MITTERMEIER, R. A. *et al.* A brief history of biodiversity conservation in Brazil. **Conservation Biology**, Washington, v.19, n.3, p. 601-607, 2005.

MONTEIRO-FILHO, E. L. A.; CONTE, C. E. **Revisões em zoologia: Mata Atlântica**. Curitiba: UFPR, 2017.

MOUQUET, N. *et al.* Ecophylogenetics: advances and perspectives. **Biological Reviews**, v.87, n.4, p.769-785, Mar. 2012.

O'DWYER, J. P.; KEMBEL, S. W.; GREEN, J. L. Phylogenetic diversity theory sheds light on the structure of microbial communities. **PLoS Computational Biology**, v. 8, n. 12, 2012.

OLIFIERS, N.; CERQUEIRA, R. Fragmentação de habitat: efeitos históricos e ecológicos. *In*: BERGALLO, H. de G.; ALVES, M. A. dos S.; SLUYS, M. V. (Org.). **Biologia da conservação: essências**. São Carlos: Editora RiMa, 2006.

OLIVEIRA, J. C. F. *et al.* Amphibians of Serra das Torres Natural Monument: a reservoir of biodiversity in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 21, 2021.

PAUSAS, J. G.; VERDÚ, M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. **BioScience**, v.60, n.8, p.614-625, Sep. 2010.

PERONI, N.; HERNÁNDEZ, M. I. M. **Ecologia de populações e comunidades**. Florianópolis: CCB/EAD/UFSC, 2011.

POMBAL JR, J. P.; *et al.* O espaço acústico em uma taxocenose de anuros (Amphibia) do Sudeste do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 68, n. 1-2, p. 135-144, 2010.

POMBAL, J. P. JR.; HADDAD, C. F. B. Estratégias e modos reprodutivos em anuros. *In*: NASCIMENTO, L.B.; OLIVEIRA, M.E. (Org.). **Herpetologia no Brasil II**. Belo Horizonte: SBH, 2007.

POUGH, F. H.; JANIS, C. M.; HEISER, J. B. **A vida dos vertebrados**. 4.ed. Rio de Janeiro: Atheneu, 2008.

POUNDS, J. A.; FOGDEN, M. P. L.; CAMPBELL, J. H. Biological response to climate change on a tropical mountain. **Nature**, v. 398, p. 611-615, Apr. 1999.

PROTÁZIO, A. S. *et al.* Acoustic ecology of an anuran assemblage in the arid Caatinga of northeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 49, n. 15-16, p. 957-976, 2015a.

PROTÁZIO, A.S. *et al.* Niche differentiation of an anuran assemblage in the temporary ponds in the Brazilian semiarid Caatinga: influence of ecological and historical factors. **Herpetological Journal**, v. 25, p. 109-121, 2015b.

PROVETE, D. B. What is on the horizon for ecophylogenetics? **Brazilian Journal of Nature Conservation**, v.11, n.1, p. 1-8, July 2013.

PROVETE, D.B. *et al.* Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia**, v. 734, p. 69–79, 2014.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing** [Computer software]. Vienna: Austria, R Foundation for Statistical Computing, 2012. Disponível em: <https://www.r-project.org>. Acesso em 13 maio 2021.

REZENDE, C.L. *et al.* From hotspot to hopespot: an opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

RIBEIRO, R. S.; EGITO, G. T. B. T.; HADDAD, C. F. B. Chave de identificação: anfíbios anuros da vertente de Jundiá da Serra do Japi, Estado de São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 5, p. 235-247, 2005.

RIBEIRO, R.; MARINHO-FILHO, J. Estrutura da comunidade de pequenos mamíferos (Mammalia, Rodentia) da Estação Ecológica de Águas Emendadas, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, p. 898-907, 2005.

RICKLEFS, R. E. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. **Science**, v. 45, n. 4785, p. 167-171, Jan. 1987.

RICKLEFS, R.; RELYEA, R. **A economia da natureza**. 7.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2016.

ROUGHGARDEN, J. Is the general theory of community ecology? **Biology and Philosophy**, v. 24, n. 4, p. 521-529, Aug. 2009.

- ROSSA-FERES, D. de C. *et al.* Anfíbios de Mata Atlântica: Lista de espécies, histórico de estudos, biologia e conservação. *In*: MONTEIRO-FILHO, E. L. A.; CONTE, C. E. (Org.). **Revisões em Zoologia: Mata Atlântica**. Curitiba: UFPR, 2017.
- RYAN, M. J. The reproductive behavior of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). **Copeia**. St. Lawrence, v. 1, n. 1, p. 108-114, Feb. 1980.
- SADEE, C. *et al.* **Package “divo”**: october 13, 2022. [S.l.: s.n.], 2012. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/divo/divo.pdf>. Acesso em: 30 jan. 2023.
- SCARPELLI, M. D. A.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, C. P. What does Atlantic Forest soundscapes can tell us about landscape? **Ecological indicators**, v. 121, p. 1-11, 2021.
- SEGALLA, M. V. *et al.* List of Brazilian Amphibians. **Herpetologia Brasileira**, v. 10, n. 1, p. 121-216, 2021.
- SEMLITSCH, R. D. Principles for management of aquatic-breeding amphibians. **The Journal of Wildlife Management**, v. 64, n. 3, p. 615-631, July 2000.
- SILVA, F. R.; ROSSA-FERES, D. C. Uso de fragmentos florestais por anuros (Amphibia) de área aberta na região noroeste do estado de São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 141-147, jun. 2007.
- SILVA, R.A.; MARTINS, I.A.; ROSSA-FERES, D.C. Bioacoustics and calling site in anuran assemblages of open area in the northwest of São Paulo State, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 8, n. 3, p. 123-134, July 2008.
- SILVANO, D. *et al.* **Odontophrynus cultripes**. [S.l.]: The IUCN Red List of Threatened Species, 2008. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/57190/11584903>. Acesso em: 1 fev. 2023.
- SILVANO, D. *et al.* **Rhinella icterica**. [S.l.]: The IUCN Red List of Threatened Species 2010, 2010. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/54668/11184033>. Acesso em: 1 fev. 2023.
- SINSCH, U. Migration and orientation in anuran amphibians. **Ethology, Ecology and Evolution**, v. 2, n. 1, p. 65-79, 1990.
- SJÖGREN-GULVE, P. Distribution and extinction patterns within a northern metapopulation of the pool frog, *Rana lessonae*. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1357-1367, 1994.
- STEYER, J. S. Ontogeny and phylogeny in temnospondyls: a new method of analysis. **Zoological journal of the Linnean Society**, v. 130, n. 3, p. 449-467, 2000.
- STEVENS, A. N. P. Predation, Herbivory, and Parasitism. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, 2010. Disponível em: <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/predation-herbivory-and-parasitism-13261134/#:~:text=In%20predation%2C%20one%20organism%20kills,organisms%20at%20two%20ecological%20levels>. Acesso em: 28 mar. 2021.

STOKES, C. J.; ARCHER, S. R. Niche differentiation and neutral theory: an integrated perspective on shrub assemblages in a parkland savanna. **Ecology**, v. 91, n. 4, p. 1152-1162, Apr. 2010.

SWENSON, N. G. **Phylogenetic ecology**: a history, critique and remodeling. Chicago: The University of Chicago, 2019.

TABARELLI, M.; GASCON, C. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. **Megadiversidade**, v.1, n.1, p.181-188, jul. 2005.

TAIGEN, T. L.; WELLS, K. D. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). **Journal of Comparative and Physiology B**, v. 155, p. 155 – 163, 1985.

TAMANOTO, M.; BERTOLUCI, J. **Anfíbios anuros em áreas de floresta plantada no Vale do Parnaíba, estado de São Paulo**: uma contribuição para a conservação da biodiversidade. Belo Horizonte: 3i Editora, 2013.

TANG, J.; ZHOU, S. The importance of niche differentiation for coexistence on large scales. **Journal of Theoretical Biology**, v. 273, n. 1, p. 32-36, Feb. 2011.

TAUBERT, F. *et al.* Global patterns of tropical forest fragmentation. **Nature**, v. 554, p. 519-522, 2018.

THOMASSEN, H.; ZIADE, C. F. **Guia Ilustrado de répteis e anfíbios da área de influência da Usina Hidrelétrica de Emborcação**. Belo Horizonte: Cemig, 2020.

TOLEDO, L. F. *et al.* **Anfíbios da Mata Atlântica**. Aplicativo de celular. Econature, Consultoria, Pesquisa e Educação Ambiental. Versão 1.0.0. 2021.

TOWSEY, Michael; PARSONS, Stuart; SUEUR, Jérôme. Ecology and acoustics at a large scale. **Ecological Informatics**, v. 21, p. 1-3, 2014.

UNICAMP. **Fonoteca Neotropical Jacques Villiard**. Campinas: UNICAMP, 2023. Disponível em: <https://www2.ib.unicamp.br/fnjv/>. Acesso em: 9 maio 2023.

VAN SLUYS, M.; da CRUZ, C. A. G. ***Hylodes ornatus***. [S.l.]: The IUCN Red List of Threatened Species, 2004. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/57097/11571040>. Acesso em: 1 fev. 2023.

VAN SLUYS, M.; da ROCHA, C. F. ***Brachycephalus ephippium***. [S.l.]: The IUCN Red List of Threatened Species, 2004. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/species/54453/11149233>. Acesso em: 1 fev. 2023.

VANE-WRIGHT, R. I.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, P. H. What to protect? - systematics and agony of choices. **Biological conservation**, v. 5, n. 3, p. 235-254, 1991.

VANE-WRIGHT, R. I. Systematics and the conservation of biological diversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 47-57, 1996.

VAZ-SILVA, W. *et al.* **Guia de identificação das espécies de anfíbios (Anura e Gymnophiona) do estado de Goiás e do Distrito Federal, Brasil Central.**

Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia, 2020.

VELÁSQUEZ, N. A. *et al.* The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better.

Scientific Reports, v. 8, n. 1, p. 1-12, 2018.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **Quarterly Review of Biology**, v. 85, n. 2, p. 183-206, June 2010.

VERTLIFE. **VertLife**. [S.l.: s.n], 2023. Disponível em: <https://vertlife.org/>. Acesso em: 9 maio 2023.

WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; KEMBEL, S. W. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. **Bioinformatics**, v. 24, n. 18, p. 2098-2100, Sep. 2008.

WEBB, C. O.; DONOGHUE, M. J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. **Molecular Ecology Notes**, v. 5, n. 1, p. 181-183, 2005.

WEBB, C. O. Exploring the Phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. **The American Naturalist**, v. 156, n. 2, p. 145-155, Agu. 2000.

WEBB, C. O. *et al.* Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 475-505, Nov. 2002.

WELLS, K. D. Vocal communication in a neotropical treefrogs, *Hyla ebraccata*: advertisement calls. **Animal Behaviour**, v.32, p. 405-420, 1984.

WERNER, E. E. *et al.* Amphibian species richness across environmental gradients. **Oikos**, v. 116, n. 10, p. 1697-1712, 2007.

WHITLOCK, M. C. Modern approaches to local adaptation. **The American Naturalist**, v. 186, n.1, p. 1-4, Oct. 2015.

WHITTAKER, K. *et al.* Global declines of amphibians. *In*: LEVIN, S. A. (Org.). **Encyclopedia of Biodiversity**. 2.ed. Waltham: Academic, 2013.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, n. 36, p. 519-539, Dec. 2005.

WILSON, D. S. Biological communities as functionally organized units. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 2018 – 2024, 1997.

WINTER, M; DEVICTOR, V; SCHWEIGER, O. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 4, p. 199-204, 2013.

WOOD, C. *et al.* Parasites alter community structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 22, p. 9335-9339, May 2007.

ZELÉ, F. *et al.* Ecology and evolution of facilitation among symbionts. **Nature Communications**, v. 9, n. 4869, Nov. 2018.

ZORNOSA-TORRES, C. *et al.* Anuros do Parque Nacional do Caparaó e arredores, sudeste brasileiro. **Biota Neotropica**, v. 20, 2020.

**APÊNCICE B - Lista de espécies e abundância dos anuros registrados em cada amostra no Corredor-Cantareira
Mantiqueira entre out/2016 - jan/2017.**

Números seguidos de L = Paisagem (Ex: L01=Paisagem 1); Abd. Amos = abundância relativa por amostras; Abd.S abundância relativa por espécies.

Espécies consideradas típicas de mata	Espécies consideradas típicas de brejo e áreas abertas										Espécies atribuídas para ambos os ambientes.								Abd. S.
	L01	L02	L03	L04	L05	L06	L07	L08	L09	L10	L11	L12	L13	L14	L15	L16	L14	L18	
<i>Adenomera marmorata</i>	0	9	2	0	0	0	7	0	3	0	13	0	2	3	13	18	0	0	70
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	0	0	1	0	0	0	4	0	0	7	0	0	0	5	0	0	29	27	73
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Bokermannohyla martinsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2
<i>Brachycephalus ephippium</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Brachycephalus nodoterga</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3
<i>Crossodactylus caramaschi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dendropsophus elegans</i>	0	0	0	5	3	0	0	0	0	0	5	1	0	3	6	0	11	7	41
<i>Dendropsophus minutus</i>	14	0	0	0	0	0	1	0	0	0	19	2	2	0	0	15	0	53	
<i>Dendropsophus nanus</i>	1	0	0	3	0	9	0	0	0	0	0	4	0	11	15	0	0	43	
<i>Dendropsophus sanborni</i>	1	5	0	0	9	0	0	0	0	0	0	13	1	0	12	0	0	41	
<i>Elachistocleis cesarii</i>	0	0	0	3	0	11	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	18	
<i>Haddadus binotatus</i>	0	0	2	0	4	0	0	1	1	3	2	4	2	1	5	4	0	0	29
<i>Hylodes lateristrigatus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hylodes phyllodes</i>	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Hylodes sazimai</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	5
<i>Boana albopunctata</i>	1	14	19	19	10	12	12	5	0	0	18	15	8	0	11	0	11	155	
<i>Boana bischoffi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	7	2	0	18	
<i>Boana faber</i>	6	0	0	8	16	2	0	0	0	6	0	20	0	12	0	3	0	4	77
<i>Boana prasina</i>	12	2	0	17	6	0	2	0	0	0	2	2	0	0	0	3	0	46	
<i>Ischnocnema guentheri</i>	0	4	10	3	14	0	0	0	2	0	0	11	1	8	17	11	10	91	
<i>Ischnocnema izecksohni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	
<i>Ischnocnema juipoca</i>	7	7	6	4	4	1	1	4	3	2	5	3	11	2	3	12	9	9	93
<i>Ischnocnema parva</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	0	7	
<i>Leptodactylus fuscus</i>	1	0	0	3	18	0	2	0	5	0	2	1	11	2	0	6	0	0	51
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	4	3	0	4	6	8	0	27
<i>Odontophrynus americanus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Odontophrynus cultripes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	4	0	0	0	0	0	7
<i>Physalaemus cuvieri</i>	4	0	6	38	0	16	0	0	0	0	17	23	0	0	25	17	0	146	
<i>Physalaemus olfersii</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	6	
<i>Proceratophrys boiei</i>	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	1	0	0	2	4	0	12	
<i>Rhinella icterica</i>	4	0	0	7	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	15
<i>Rhinella ornata</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Scinax crospedospilus</i>	12	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	17	0	0	0	6	0	39
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Scinax fuscovarius</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Scinax hayii</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	5	
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Abd. Amos.	69	43	49	112	89	57	33	10	14	22	31	95	133	44	52	139	130	73	

APÊNDICE D - Médias e respectivo desvio padrão dos parâmetros acústicos extraídos das vocalizações de anuros do Corredor Cantareira-Mantiqueira.

Espécie/ Família	Cantos	Durations 90% (s)		Frequency 5% (Hz)		Frequency 95% (Hz)		Max frequency (Hz)	
		Média	DP	Média	DP	Média	DP	Média	DP
Bufonidae									
<i>Rhinella icterica</i>	7	6.380	4.024	504.492	77.497	824.414	46.040	602.930	99.457
<i>Rhinella ornata</i>	1	3.181	-	1033.594	-	1550.391	-	1291.992	-
Brachycephalidae									
<i>Brachycephalus ephippium</i>	2	0.131	0.004	3703.711	243.621	4242.041	578.599	4069.775	456.788
<i>Brachycephalus nodoterga</i>	3	0.226	0.041	4780.371	747.174	5627.344	424.883	5196.680	646.474
<i>Ischnocnema guentheri</i>	49	1.571	0.416	2286.077	496.302	3761.760	881.741	2875.823	572.631
<i>Ischnocnema izecksohni</i>	2	0.882	0.041	2842.383	121.810	5900.098	60.905	3703.711	0.000
<i>Ischnocnema juipoca</i>	75	0.411	0.253	2922.773	479.846	3870.809	514.559	3356.883	415.974
<i>Ischnocnema parva</i>	14	0.305	0.305	257.685	257.685	276.903	276.903	265.403	265.403
Craugastoridae									
<i>Haddadus binotatus</i>	29	0.027	0.019	1029.139	169.297	2093.918	543.341	1333.574	250.718
Hylidae									
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	48	0.144	0.066	1073.071	833.993	2016.943	797.098	1554.877	894.997
<i>Boana albopunctata</i>	76	0.351	0.088	1391.158	472.869	2361.852	246.050	1970.855	428.988
<i>Boana bischoffi</i>	5	0.149	0.211	1119.727	210.981	1860.469	314.119	1533.164	312.936
<i>Boana faber</i>	41	0.057	0.052	527.301	252.183	1221.615	278.563	839.270	361.876
<i>Boana prasina</i>	39	0.167	0.067	1325.120	204.988	1836.396	203.561	1633.211	210.607
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	1	0.1625	-	344.5310	-	602.9300	-	516.7970	-
<i>Bokermannohyla martinsi</i>	2	0.726	0.320	1421.192	182.716	1851.856	60.905	1636.524	121.810
<i>Dendropsophus elegans</i>	36	0.132	0.061	3531.445	529.659	4282.715	368.096	3947.754	440.398
<i>Dendropsophus minutus</i>	22	0.087	0.053	2852.171	651.636	3320.028	675.850	3047.927	645.918
<i>Dendropsophus nanus</i>	15	0.138	0.057	3967.852	426.294	4519.102	379.469	4188.926	329.783
<i>Dendropsophus sanborni</i>	27	0.054	0.033	4491.667	187.652	5085.026	281.121	4754.850	240.751
<i>Scinax crospedospilus</i>	26	0.271	0.097	1305.243	151.539	2981.520	917.410	1653.087	725.980
<i>Scinax fuscomarginaus</i>	2	0.319	0.066	3273.047	487.240	5124.903	60.905	4608.106	548.146
<i>Scinax fuscovarius</i>	1	0.279	-	1378.125	-	3359.180	-	1464.258	-
<i>Scinax hayii</i>	5	0.255	0.072	1291.992	201.999	3169.687	261.254	2239.453	767.984
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	1	0.081	-	3186.914	-	3789.844	-	3273.047	-
Hylodidae									
<i>Crossodactylus caramaschi</i>	1	3.971	-	1636.523	-	4565.039	-	4048.242	-
<i>Hylodes lateristrigatus</i>	1	0.441	-	947.461	-	4478.906	-	3962.109	-
<i>Hylodes phylodes</i>	2	0.354	0.148	3574.512	182.716	4478.906	121.810	3875.977	121.810
<i>Hylodes sazimai</i>	5	1.671	0.662	4332.480	616.316	5331.621	350.403	5124.902	142.835
Leptodactylidae									
<i>Adenomera marmorata</i>	69	0.096	0.053	4323.493	163.362	4729.191	181.107	4485.772	209.636
<i>Leptodactylus fuscus</i>	30	0.127	0.057	1409.707	213.971	2127.481	161.773	1811.660	218.701
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1	0.279	-	172.266	-	430.664	-	172.266	-
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	25	1.574	0.905	2356.594	271.102	2639.109	296.168	2494.406	289.411
<i>Physalaemus cuvieri</i>	99	0.144	0.047	445.019	70.417	817.826	82.885	629.466	92.019
<i>Physalaemus olfersii</i>	2	2.458	1.712	1808.789	121.810	2454.785	304.525	2153.321	243.620
Microhylidae									
<i>Elachistocleis cesarii</i>	13	1.839	0.613	3147.160	129.750	3650.706	114.152	3438.687	203.407
Odontophrynidae									
<i>Odontophrynus americanus</i>	1	0.656	-	516.797	-	1033.594	-	689.062	-
<i>Odontophrynus cultripes</i>	1	0.296	-	602.930	-	1033.594	-	775.195	-
<i>Proceratophrys boiei</i>	12	0.691	0.219	610.108	112.952	997.705	129.634	796.728	151.986
Phyllomedusidae									
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	9	0.241	0.044	952.246	75.962	1947.558	254.582	1148.438	123.699