



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA E ZOOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Kauan Bassetto dos Santos

**Efeito da temperatura e produtividade na estruturação de comunidades de anfíbios
anuros em uma região montanhosa no Sul do Brasil**

Florianópolis
2021

Kauan Bassetto dos Santos

**Efeito da temperatura e produtividade na estruturação de comunidades de anfíbios
anuros em uma região montanhosa no Sul do Brasil**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia da Universidade Federal de Santa Catarina
para a obtenção do título de mestre em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Selvino Neckel de Oliveira

Florianópolis

2021

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Santos, Kauan Bassetto dos

Efeito da temperatura e produtividade na estruturação de comunidades de anfíbios anuros em uma região montanhosa no Sul do Brasil / Kauan Bassetto dos Santos ; orientador, Selvino Neckel-Oliveira, 2021.

40 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2021.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Gradiente ambiental. 3. Riqueza de espécies. 4. Composição de espécies. I. Neckel-Oliveira, Selvino. II. Universidade Federal de Santa Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

Kauan Bassetto dos Santos

**Efeito da temperatura e produtividade na estruturação de comunidades de anfíbios
anuros em uma região montanhosa no Sul do Brasil**

O presente trabalho em nível de mestrado foi avaliado e aprovado por banca
examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof. Dr. Diogo Borges Provete
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul

Prof. Dr. Eduardo Luís Hettwer Giehl
Universidade Federal de Santa Catarina

Certificamos que esta é a **versão original e final** do trabalho de conclusão que foi
julgado adequado para obtenção do título de mestre em Ecologia.

Prof. Dr. Nei Kavaguichi Leite
Coordenador do Programa de Pós-Graduação

Prof. Dr. Selvino Neckel de Oliveira
Orientador

Florianópolis, 2021.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a todos que me ajudaram de alguma forma durante toda a minha trajetória acadêmica, colegas e professores da graduação, colegas e professores do PPG em Ecologia da UFSC, amigos de São Paulo e os que fiz em Florianópolis.

Agradeço aos servidores e gestores do Parque Estadual da Serra Furada e Parque Nacional de São Joaquim, pela permissão e apoio para realizar a minha pesquisa nessas áreas onde eu tive a oportunidade de estudar esse grupo que me fascina tanto. Agradeço principalmente à Vanessa Bernardo, gestora do PAESF, que sempre foi muito atenciosa oferecendo todo o apoio durante os campos em Orleans/Grão-Pará.

Agradeço ao PELD-BISC pelo apoio logístico e financeiro. À FAPESC, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro através dos editais CNPq/Capes/FAPs/BC-Fundo Newton/PELD nº 15/2016 e FAPESC/2018TR0928.

A todos que me ajudaram nas coletas de campo e tarefas pós-campo: Leo, Satya, Anderson, Lucas, Giulia, Lígia, Gustavo e Guilherme. E também por tornarem o campo muito melhor com a companhia de vocês. Deixo aqui um agradecimento especial para o Edu pela parceria, tanto nas horas boas como nas ruins; pelas conversas e momentos de descontração entre as amostragens diurnas e noturnas; e por todos os tabacos que eu não fumei.

Agradeço ao João e ao Hugo, com quem dividi a casa 477 nos últimos dois anos. A parceria de vocês foi essencial para a sobrevivência em tempos pandêmicos.

Agradeço aos revisores da pré-banca e banca, Eduardo Giehl, Marcelo Sturaro e Diogo Provette pelas reflexões e contribuições valiosas para esse trabalho.

Agradeço ao Leo e Mai pelas contribuições com o trabalho e pela amizade. Também agradeço ao Vítor por toda ajuda e paciência (eu sei que exige muita) ao longo do desenvolvimento desse trabalho. Aprendi muito com você e serei eternamente grato.

Agradeço ao Prof. Selvino, pela orientação, paciência e também pelos essenciais momentos de descontração.

Agradeço à Carolina, por todo o apoio, carinho e parceria em todos os momentos.

Por fim, agradeço aos meus pais, Yolanda e Fernando, pelo apoio e amor incondicional de sempre.

RESUMO

Os ambientes montanhosos correspondem a 25% da superfície terrestre, mas proporcionalmente sua biodiversidade é subamostrada, principalmente nas elevações altas. Esta carência de conhecimento dificulta a avaliação mais ampla das possíveis mudanças nos padrões de distribuição das espécies frente a alterações climáticas e ambientais. Segundo a Teoria Metabólica Ecológica (TME), o aumento da riqueza de espécies em um determinado local está positivamente relacionado com a temperatura, indicando que este fator climático é um importante promotor de diversidade local. A produtividade primária é outro fator relacionado à diversidade, onde ambientes com maior produtividade primária abrigam maior diversidade de espécies. Este estudo investiga as prováveis relações da variação climática (e.g. temperatura), de produtividade e topográfica (e.g. elevação) sobre a diversidade e estrutura das comunidades de anfíbios da porção sul da Mata Atlântica. As amostragens dos anfíbios foram feitas em janeiro, fevereiro e março de 2020 e 2021 em 20 parcelas terrestres de 0,5 ha, distribuídas ao longo de um gradiente altitudinal que abrange o Parque Estadual da Serra Furada e Parque Nacional de São Joaquim. Foram utilizadas 20 parcelas, sendo 10 parcelas instaladas entre 300 e 800 m a.s.l. e a outra metade entre 800 a 1.820 m a.s.l. As variáveis climáticas (temperatura média anual (TMA); temperatura mínima do mês mais frio (TMMF); variação anual de temperatura (VAT)), de produtividade (índice de vegetação por diferença normalizada (NDVI)) e topográfica (elevação (ELE)) foram extraídas da base de dados do WorldClim e Copernicus Global Land Service. Foram registrados 206 indivíduos, representando 24 espécies distribuídas em 8 famílias de anuros. A riqueza e abundância apresentaram uma relação positiva significativa com a temperatura, sendo melhor explicadas pelo modelo utilizando a TMMF, indicando que as condições mais extremas de temperatura de elevações altas podem estar atuando como filtro ambiental. Ainda, segundo o modelo utilizando a variável NDVI, áreas com maior produtividade foram associadas positivamente com a maior abundância e riqueza de anfíbios, indicando que áreas abaixo de 800 m a.s.l. foram mais diversas em razão da maior disponibilidade e diversidade de recursos. A elevação apresentou uma relação negativa com a riqueza e abundância, além de demonstrar que a composição de espécies é diferente entre assembleias abaixo e acima de 800 m a.s.l. A diversidade beta e o componente de *turnover* apresentaram uma relação positiva com o aumento da distância elevacional, geográfica e ambiental, indicando que as variações ambientais são um importante fator para a estruturação das comunidades no nosso sistema de estudo. Nossos resultados demonstram a importância da conservação de áreas que abrangem todo o gradiente altitudinal, incluindo áreas de conexão entre elas, uma vez que as assembleias apresentam composições de espécies distintas e de distribuição restrita ao longo do gradiente de elevação.

Palavras-chave: Gradiente ambiental. Elevação. Riqueza de espécies. Composição de espécies.

ABSTRACT

Mountainous environments correspond to 25% of the Earth's surface, but proportionally has under-sampled biodiversity, especially in high elevations. This lack of knowledge delays the broader evaluation of possible changes in the distribution patterns of species in the face of climatic and environmental changes. According to the Ecological Metabolic Theory (EMT), the increase in species richness at a given site is positively related to temperature, indicating that this climatic factor is an important promoter of local diversity. Primary productivity is another factor related to diversity, where environments with higher primary productivity harbor higher species diversity. This study investigates the likely relationships of climatic (e.g. temperature), productivity and topographic (e.g. elevation) variation on the diversity and structure of amphibian communities in the southern portion of the Atlantic Forest. Amphibian sampling was conducted in January, February and March 2020 and 2021 in 20 terrestrial plots of 0.5 ha distributed along an altitudinal gradient that encompasses Serra Furada State Park and São Joaquim National Park. Twenty plots were used, with 10 plots installed between 300 and 800 m a.s.l. and 10 between 800 and 1,820 m a.s.l. Temperature variables (medium annual temperature (MAT); minimum temperature of the coldest month (MTCO); annual temperature variation (ATV)), productivity variable (Normalized Difference Vegetation Index (NDVI)) and topographic variable (elevation (ELE)) were extracted from the WorldClim and Copernicus Global Land Service databases. A total of 206 individuals were recorded, representing 24 species distributed in 8 families of anurans. Richness and abundance showed a significant positive relationship with temperature, and were best explained by the model using the MTCO, indicating that the extremes temperatures conditions in high elevations may be acting as an environmental filter. Also, according to the model using the NDVI variable, areas with higher productivity were positively associated with higher abundance and richness of amphibians, indicating that areas below 800 m a.s.l. were more diverse due to the greater availability and diversity of resources. Elevation showed a negative relationship with richness and abundance, and demonstrated that species composition is different between assemblages below and above 800 m a.s.l. Beta diversity and turnover component showed a positive relationship with increasing elevational, geographic, and environmental distance, indicating that environmental variations are an important factor in community structure in our study system. Our results demonstrate the importance of conservation in areas that span the entire altitudinal gradient, including areas of connection between them, since the assemblages show distinct species compositions and restricted distribution along the elevational gradient.

Keywords: Environmental gradient. Elevation. Species richness. Species composition.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização geográfica da área de estudo . A) Mapa do Brasil, destacando em preto o estado de Santa Catarina; B) Mapa do estado de Santa Catarina destacando em vermelho o PNSJ e em azul o PAESF; C) Mapa altimétrico do Parque Nacional de São Joaquim e Parque Estadual da Serra Furada, indicando as áreas amostrais (círculos brancos). A linha vermelha indica os limites do PNSJ, a linha azul indica os limites do Parque Estadual da Serra Furada e os pontos representam a posição das parcelas. 19

Figura 2. Ocorrência de espécies nas parcelas de elevações altas e baixas no Parque Nacional de São Joaquim e Parque Estadual da Serra Furada. A) Ordenação das parcelas por elevação em metros. B) Abundância de indivíduos de cada espécie por parcela..... 23

Figura 3. Predição dos Modelos Mistos Lineares Generalizados em relação aos dados observados por parcela em cada ano. As figuras A e B representam a relação entre riqueza e abundância versus a altitude; C e D representam os melhores modelos para as variáveis de temperatura, utilizando a temperatura mínima do mês mais frio como variável resposta; E e F demonstram a relação entre riqueza e abundância e a variável preditora NDVI. A linha vermelha representa os valores preditos para 2020, enquanto a linha azul representa os valores preditos para 2021. O sombreado representa o intervalo de confiança (95%). 25

Figura 4. Ordenação das parcelas através dos resultados do GLLVM, indicando as elevações acima de 800 m a.s.l. (○) e elevações menores que 800 m a.s.l. (▲). A: ordenação das parcelas utilizando um modelo nulo, ou seja, sem a inclusão da variável preditora e (B) utilizando a elevação como variável preditora. 26

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Valores dos coeficientes de inclinação, Pseudo-R², AICc e P para os GLMMs utilizando riqueza como variável preditora e as variáveis de temperatura, produtividade e elevação como preditoras. TMA = temperatura média anual; TMMF = temperatura mínima do mês mais frio; VAT = variação anual de temperatura; NDVI = *normalized difference vegetation index*; ELE = elevação.....24

Tabela 2. Valores dos coeficientes de inclinação, Pseudo-R², AICc e P para os GLMMs utilizando abundância como variável preditora e as variáveis climáticas, ambientais e elevação como preditoras. TMA = temperatura média anual; TMMF = temperatura mínima do mês mais frio; VAT = variação anual de temperatura; NDVI = *normalized difference vegetation index*; ELE = elevação.....24

Tabela 3. Resultado dos testes de Mantel parcial correlacionando as matrizes de dissimilaridade (β_{sor} , β_{sim} e β_{sne}) com as distâncias espaciais e ambientais. As matrizes entre parênteses indicam as matrizes utilizadas como controle. O asterisco (*) denota resultados de $P < 0,01$27

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	MATERIAL E MÉTODOS	19
2.1	Área de estudo	19
2.2	Coleta de dados.....	20
2.3	Análise de dados	20
3	RESULTADOS	22
4	DISCUSSÃO	28
5	CONCLUSÃO.....	32
6	REFERÊNCIAS.....	33
6.1	APÊNDICE A – Tabela de abundância de espécies de anfíbios anuros amostrados nas elevações baixas e altas na região do Parque Nacional de São Joaquim e Parque Estadual da Serra Furada no estado de Santa Catarina, Brasil.....	40

1 INTRODUÇÃO

Entender como processos ecológicos moldam padrões de riqueza, distribuição e abundância de espécies no tempo e espaço é um dos principais focos em ecologia (LOGUE et al., 2011). As primeiras observações de que a biodiversidade não é distribuída de maneira uniforme no espaço geográfico e as tentativas de explicar essas mudanças remetem às expedições dos naturalistas do século XIX (LOMOLINO, 2001). Dentre esses exploradores, Alexander von Humboldt foi um dos primeiros a descrever e estabelecer hipóteses para explicar padrões geográficos de diversidade, principalmente por suas observações na mudança da biodiversidade de latitudes menores para maiores e ao longo de diferentes altitudes (HAWKINS, 2001; HAWKINS et al., 2003; LOMOLINO, 2001).

Os processos responsáveis pela determinação da composição de espécies de uma comunidade podem ocorrer em diferentes escalas espaço-temporais e compreendem a dispersão de indivíduos de um pool regional, de processos históricos e estocásticos, da atuação de filtros abióticos e bióticos, e das interações entre esses elementos (HILLERISLAMBERS et al., 2012). O pool regional pode ser definido como um grupo de espécies que podem potencialmente dispersar e colonizar uma comunidade (LESSARD et al., 2012). Nesse contexto, uma espécie com potencial de dispersão será capaz de se estabelecer em uma comunidade se ela for capaz de persistir frente aos filtros ambientais e às interações bióticas (HILLERISLAMBERS et al., 2012).

A variação da elevação topográfica no espaço cria gradientes de condições ambientais, as quais podem influenciar a riqueza e composição de espécies na escala local e regional (GASTON, 2000). As hipóteses para explicar a diversidade de espécies em ambientes com diferentes elevações estão relacionadas à quatro fatores: climáticos, espaciais, histórico-evolutivo e interações bióticas (KESSLER et al., 2011; MCCAIN; GRYTNES, 2010). Dentre estes, fatores climáticos têm sido comumente utilizados para explicar os padrões de riqueza e composição de espécies em diferentes altitudes (KESSLER et al., 2011; MCCAIN, 2007a), uma vez que o aumento da altitude reflete diretamente no acréscimo da taxa de radiação solar e diminuição da temperatura e umidade (KÖRNER, 2007).

Segundo a Teoria Metabólica Ecológica (TME), a diversidade de organismos ectotérmicos apresenta relação linear positiva com a temperatura, uma vez que essa última estaria ligada às taxas de crescimento e reprodução, promovendo maiores taxas de especiação e por fim maior diversidade (ALLEN; BROWN; GILLOOLY, 2002; BROWN, 2014; BROWN et al., 2004), como observado em estudos com répteis e artrópodes (MCCAIN, 2010; PERILLO

et al., 2021). A produtividade primária é outro fator relacionado com o aumento da diversidade (HAWKINS, 2003) e essa relação prevê que ambientes mais produtivos apresentam maior abundância e riqueza de espécies (TERBORGH, 1977). Uma das hipóteses que busca compreender essa relação indica que a alta produtividade pode resultar em uma maior disponibilidade e diversidade de recursos, o que permitiria suportar mais espécies e indivíduos (MCCAIN; GRYTNES, 2010). Esta relação entre a produtividade ambiental e a diversidade foi observada para mamíferos e anfíbios em gradientes altitudinais na América do Sul e Ásia (e.g. KHATIWADA et al., 2019; NOVILLO; OJEDA, 2014).

Os padrões de diversidade ao longo de um gradiente altitudinal geralmente variam de acordo com o grupo taxonômico (MCCAIN; GRYTNES, 2010). Por exemplo, para morcegos (MCCAIN, 2007a) e plantas (GRYTNES; HEEGAARD; IHLEN, 2006; KESSLER et al., 2011) de áreas tropicais um dos padrões encontrados tem sido um decréscimo da riqueza de espécies com o aumento da altitude, porém há casos em que essa relação não ocorreu, tanto para plantas (MCCAIN; GRYTNES, 2010) como para anfíbios (WAKE; PAPENFUSS; LYNCH, 1992). De fato, nas últimas décadas, houve um crescente número de trabalhos que buscaram entender as relações de diversidade de espécies e altitude (e.g. GRYTNES; HEEGAARD; IHLEN, 2006; MCCAIN, 2007; RAHBEEK, 1995; READ et al., 2018). No entanto, estudos que investiguem as relações da riqueza e abundância de anfíbios com gradientes de altitude permanecem escassos em regiões subtropicais (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2021), nesse sentido os padrões de biodiversidade dessas regiões permanecem desconhecidos para esse grupo.

Para estudos de diversidade, além do uso da diversidade alfa (riqueza de espécies) para comparação de comunidades, a utilização da diversidade beta pode fornecer outras informações importantes para se entender as relações entre comunidades. A diversidade beta foi proposta e definida por Whittaker (1960) como a variação da composição de espécies entre locais. Ainda, essa diferença de composição pode ser particionada em dois componentes diferentes: o *turnover*, que representa uma relação de troca de espécies entre as comunidades, enquanto o aninhamento está relacionado com a perda ou ganho de espécies entre as comunidades (BASELGA, 2010). O *turnover* pode ser associado a processos de dispersão e filtragem ambiental, enquanto o aninhamento geralmente pode ocorrer como resultado de processos de colonização e extinção (SOININEN; HEINO; WANG, 2018). Nesse contexto, uma vez que ao longo de gradientes de altitude são encontradas diferentes condições climáticas, são esperados

padrões de *turnover* em função da especialização de espécies a essas condições (FONTANA et al., 2020; NUNES et al., 2017).

As regiões montanhosas representam 25% da superfície terrestre e apresentam uma grande biodiversidade, incluindo espécies endêmicas e ameaçadas de extinção (RAHBEK et al., 2019; RUGGIERO; HAWKINS, 2008). Uma vez que o aumento da elevação nesses ambientes proporciona mudanças das condições ambientais em curtas distâncias espaciais (KÖRNER, 2007) esses locais se tornam bons sistemas para investigar como as características climáticas e espaciais influenciam a diversidade e composição de espécies. No entanto, esses ambientes permanecem subamostrados, principalmente em elevações altas (HUGHES et al., 2021). A carência de estudos com distintos grupos taxonômicos em áreas montanhosas dificulta a avaliação global das possíveis mudanças nos padrões de distribuição desses organismos frente a alterações ambientais (MARTINELLI, 2007). Essas áreas, incluindo as baixadas adjacentes, abrigam cerca de 87% da biodiversidade terrestre, sendo que entre mamíferos, aves e anfíbios, esses últimos representam a maior parcela de espécies endêmicas nessas regiões (RAHBEK et al., 2019).

Aproximadamente 12% da Floresta Atlântica brasileira é representada por ambientes montanhosos (BICUDO et al., 2020), e o estado de Santa Catarina é o detentor de um dos maiores remanescentes de cobertura vegetal original (RIBEIRO et al., 2009). No entanto, a realização de estudos voltados para investigar a diversidade de anfíbios em ambientes montanhosos nessa região são escassos e concentram-se na porção norte do estado (e.g. CAMPOS; LOURENÇO-DE-MORAES, 2017). Uma vez que a temperatura e produtividade primária podem influenciar a diversidade de anfíbios, o presente estudo busca testar a hipótese de que regiões de elevações altas, acima de 800 metros acima do nível do mar (m a.s.l.), com temperaturas menores e menor produtividade, apresentam uma diversidade menor em relação a altitudes baixas. O único trabalho realizado até o momento na região da Serra Geral é o de CARVALHO-ROCHA et al. (2021), utilizando uma abordagem focada em sítios reprodutivos lênticos, como poças e lagoas, onde apenas uma parte da estrutura da comunidade é explorada (principalmente machos reprodutivos) e provavelmente excluindo espécies de reprodução terrestre, ou seja, aquelas sem fase larval, deixando em aberto outros ambientes e espécies com outros modos de vida.

Sendo assim, esse trabalho avaliou a estrutura (riqueza e abundância) das comunidades de anfíbios anuros em áreas de floresta sob diferentes condições topográficas, de temperatura e produtividade com a finalidade de responder às seguintes perguntas: (1) a riqueza de espécies e abundância de anfíbios anuros é inversamente proporcional à altitude? Conforme esperado

pela TME e pela relação diversidade versus produtividade, uma vez que altitudes maiores apresentam temperaturas menores e ambientes menos produtivos; (2) a composição das comunidades de anfíbios anuros de altitudes menores que 800 m a.s.l. difere das elevações maiores em virtude das condições mais extremas de temperatura nessas elevações? Isso ocorreria devido ao estabelecimento de espécies especializadas adaptadas a condições de temperatura mais baixas nessas altitudes, logo, esperamos que o *turnover* seja o componente mais importante para a diversidade beta entre as elevações.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

Este estudo foi realizado em áreas do Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ) e do Parque Estadual da Serra Furada (PAESF), sul de Santa Catarina, Brasil (Figura 1.). Essas áreas têm uma grande heterogeneidade ambiental em decorrência da grande variação da altitude, podendo ir de 300 metros até 1.822 m s.a.l. (VIANNA et al., 2015). A fitofisionomia das áreas até 800 m a.s.l. é predominantemente composta por floresta ombrófila densa em estágios sucessionais avançados, enquanto nas áreas superiores a 800 m a.s.l. predomina a floresta ombrófila mista com araucárias, entremeada por campos de altitude e matas nebulares (IBGE, 2012). Segundo a classificação de Köppen, o clima na região é do tipo subtropical úmido sem estação seca definida; regiões abaixo de 700 metros de altitude apresentam o tipo mesotérmico úmido (Cfa) com verões quentes; e regiões acima de 700 metros de altitude caracterizam-se por verões de clima temperado (Cfb) (ALVARES et al., 2013). Durante o inverno as regiões mais elevadas podem atingir temperaturas negativas de até -8°C (NIMER, 1979).

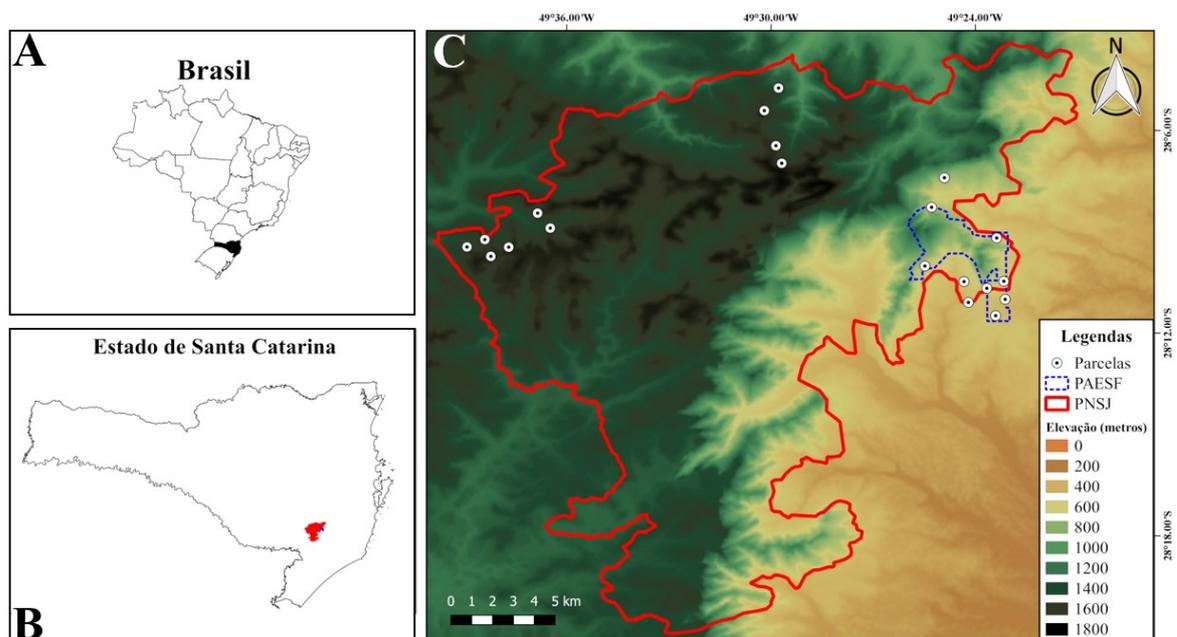


Figura 1. Localização geográfica da área de estudo . A) Mapa do Brasil, destacando em preto o estado de Santa Catarina; B) Mapa do estado de Santa Catarina destacando em vermelho o PNSJ e em azul o PAESF; C) Mapa altimétrico do Parque Nacional de São Joaquim e Parque Estadual da Serra Furada, indicando as áreas amostrais (círculos brancos). A linha vermelha indica os limites do PNSJ, a linha azul indica os limites do Parque Estadual da Serra Furada e os pontos representam a posição das parcelas.

2.2 COLETA DE DADOS

As coletas ocorreram durante janeiro, fevereiro e março de 2020 e 2021 e foram amostradas 20 parcelas de 0,5 ha cada uma: 10 parcelas entre 300 e 800 metros de altitude e 10 parcelas entre 800 a 1.820 metros de altitude. As parcelas foram instaladas seguindo o sistema RAPELD (MAGNUSSON et al., 2005) e cada uma consiste em um segmento de 250 m de comprimento por 20 m de largura, a uma distância mínima de 1 km entre elas (Figura 1C). Cada parcela foi amostrada uma vez no período diurno e outra no noturno anualmente. A amostragem foi feita pelo método de procura visual e auditiva (RÖDEL; ERNST, 2004), na qual consistiu em um esforço de dois herpetólogos percorrendo lentamente a parcela por cerca de 1h por período do dia. Todos os anfíbios observados visualmente e/ou por meio da sinalização acústica foram identificados até o menor nível taxonômico possível. A nomenclatura taxonômica utilizada nesse trabalho está de acordo com Frost (2021). Para as análises estatísticas foi considerada a frequência máxima de cada espécie amostrada em um dos períodos de coleta (diurno ou noturno) em cada parcela como medida de abundância para evitar a recontagem de indivíduos (DIAS-TERCEIRO et al., 2015).

Os dados das variáveis de temperatura (temperatura média anual (TMA), temperatura mínima do mês mais frio (TMMF) e variação anual da temperatura (VAT)), produtividade (*Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI)) e elevação (ELE) foram obtidos extraindo os valores de cada variável na coordenada geográfica central do segmento de cada parcela. Esse processo foi feito no software QGIS (QGIS Development Team, 2021) a partir da base de dados do WorldClim 2.1 (FICK; HIJMANS, 2017) e da Copernicus Global Land Service (CGLS, 2021), utilizando uma resolução espacial de aproximadamente 1 km² para as variáveis de temperatura e 300 m² para a variável NDVI.

2.3 ANÁLISE DE DADOS

Primeiramente foi utilizada uma matriz de correlação de Pearson para identificar possíveis colinearidade entre as variáveis preditoras utilizando a função *corrplot* do pacote *corrplot* (WEI et al., 2017). Posteriormente, após verificar que há correlação entre as variáveis preditoras, foram construídos Modelos Mistos Lineares Generalizados (GLMM) para cada variável preditora (TMA, TMMF, VAT, NDVI e ELE) individualmente, utilizando como variável resposta primeiramente a riqueza, com distribuição de erros tipo *Poisson*, e

posteriormente a abundância com distribuição de erros tipo Binomial Negativa. O ano de coleta foi incluído em todos os modelos como covariável, enquanto as parcelas foram incluídas como variável aleatória. Os modelos foram criados utilizando as funções *glmer* e *glmer.nb* do pacote *lme4* (BATES et al., 2018). Os valores de AICc e Pseudo-R² foram obtidos através da função *AICc* e *r.squaredGLMM* do pacote *MuMIn* (BARTON; BARTON, 2015) e a diagnose dos modelos foi realizada através do pacote DHARMa (HARTIG; HARTIG, 2017).

Para testar se havia diferença na composição de espécies entre as elevações foi realizado um Modelo Linear Generalizado Multivariado (GLM_{mv}) utilizando teste de Wald com distribuição de erros tipo Binomial Negativa utilizando a matriz de abundância de espécies como variável resposta e a elevação como variável preditora. Foi utilizada a função *manyglm* do pacote *mvabund* (WANG et al., 2012). Para a visualização das diferenças de composição das assembleias entre as elevações foi utilizado um Modelo Linear Generalizado de Variáveis Latentes (GLLVM). Primeiro foi construído um modelo “nulo” utilizando duas variáveis latentes para a ordenação das assembleias e em seguida outro modelo incluindo o efeito da elevação para comparação. Foi utilizado o pacote *gllvm* para a construção do GLLVM e diagnose do modelo (NIKU et al., 2019).

Para testar o efeito da distância espacial e das variáveis ambientais sobre a composição de espécies foram utilizadas matrizes de dissimilaridade. Primeiramente foi criada a matriz de dissimilaridade para as assembleias utilizando os dados de presença e ausência e o índice de Sørensen. Para a distância espacial foram criadas duas matrizes, uma para distância elevacional e outra para distância geográfica. A construção da matriz de distância ambiental foi realizada com os valores extraídos do primeiro eixo (88,27% da variação) de uma PCA utilizando as variáveis TMA, TMMF, VAT e NDVI. Para o cálculo de distância da matriz espacial e ambiental foi utilizada distância Euclidiana. Foram utilizados testes de Mantel parcial com as matrizes de dissimilaridade utilizando correlação de Pearson e 9999 permutações. A matriz de dissimilaridade da diversidade beta foi calculada através da função *beta.pair* do pacote *betapart* (BASELGA; ORME, 2012). A matriz de distância geográfica foi criada a partir das coordenadas geográficas de cada parcela e a função *geodist* do pacote *geodist* (PADGHAM; SUMNER, 2020), enquanto a matriz de distância elevacional utilizou os dados de elevação de cada parcela e foi criada usando a função *dist*. Os testes de Mantel parcial foram realizados através das função *mantel.partial* do pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2013).

A partição da diversidade beta foi realizada para investigar como os componentes de *turnover* e aninhamento contribuem para a diversidade total, seguindo o método proposto por Baselga (2010). Nesse contexto, a diversidade beta total (β_{sor}), baseada no índice de Sørensen,

é representada por um modelo aditivo em que β_{sor} é igual à soma de seus componentes: *turnover* (β_{sim}) + aninhamento (β_{nes}). Para isso utilizamos a matriz de presença e ausência de espécies e a função *beta.multi* do pacote *betapart* (BASELGA; ORME, 2012).

Todas as análises foram conduzidas no programa R versão 4.1.0 (TEAM, 2021).

3 RESULTADOS

Foram registrados 206 indivíduos de 24 espécies e 8 famílias. Do número total de indivíduos, 177 foram amostrados nas parcelas das elevações menores do que 800 m a.s.l. e 29 nas elevações maiores do que 800 m a.s.l. (Apêndice A). Com relação à riqueza, foram observadas 18 espécies em elevações menores e 10 nas elevações maiores. As parcelas de elevações menores apresentaram os maiores valores de riqueza e abundância (8 e 36) em relação a elevações maiores (4 e 6) (Figura 2.). Das 24 espécies amostradas, 14 espécies foram exclusivas de elevações menores, 5 foram compartilhadas ao longo das elevações e 6 são exclusivas de elevações maiores.

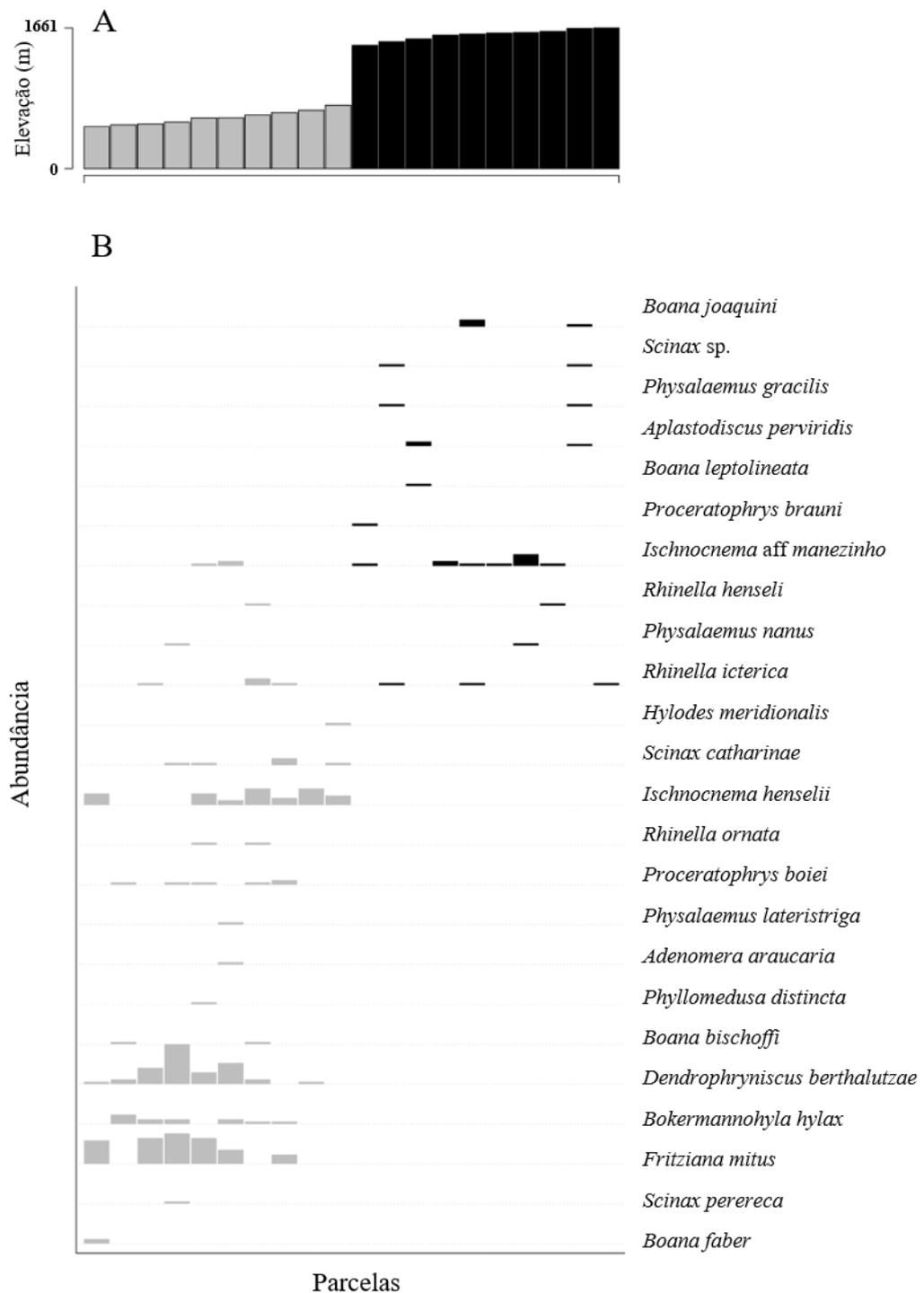


Figura 2. Ocorrência de espécies nas parcelas de elevações altas e baixas no Parque Nacional de São Joaquim e Parque Estadual da Serra Furada. A) Ordenação das parcelas por elevação em metros. B) Abundância de indivíduos de cada espécie por parcela.

A riqueza e abundância foram significativamente relacionadas com a temperatura, produtividade, elevação e o ano (Tabela 1 e 2). Entre os modelos utilizando a temperatura, o modelo Temperatura 2 e Temperatura 5 apresentaram os menores valores de AICc e os maiores de Pseudo-R², apresentando uma relação positiva com riqueza e abundância (Figura 3.C e D).

Os modelos de produtividade também apresentaram uma relação positiva com a riqueza e abundância (Figura 3.E e F). A elevação apresentou uma relação negativa com as variáveis respostas, apontando que elevações maiores apresentam um menor número de espécies e indivíduos (Figura 3.A e B). O ano como covariável apresentou uma relação negativa com a riqueza e abundância para o ano de 2021 em todos os modelos.

Tabela 1. Valores dos coeficientes de inclinação, Pseudo-R², AICc e P para os GLMMs utilizando riqueza como variável preditora e as variáveis de temperatura, produtividade e elevação como preditoras. TMA = temperatura média anual; TMMF = temperatura mínima do mês mais frio; VAT = variação anual de temperatura; NDVI = *normalized difference vegetation index*; ELE = elevação.

Riqueza					
Modelo	Variáveis	Coefficientes	P	Pseudo-R ²	AICc
Temperatura 1	TMA	0.6407	<0,01	0,47	151,21
	Ano (2021)	-0.6931	<0,01		
Temperatura 2	TMMF	0.6595	<0,01	0,48	150,08
	Ano (2021)	-0.6931	<0,01		
Temperatura 3	VAT	0.5443	<0,01	0,38	158,17
	Ano (2021)	-0.6932	<0,01		
Produtividade 1	NDVI	0.5366	<0,01	0,36	162,11
	Ano (2021)	-0.6931	<0,01		
Altitude 1	Elevação	-0.6421	<0,01	0,47	151,84
	Ano (2021)	-0.6931	<0,01		

Tabela 2. Valores dos coeficientes de inclinação, Pseudo-R², AICc e P para os GLMMs utilizando abundância como variável preditora e as variáveis climáticas, ambientais e elevação como preditoras. TMA = temperatura média anual; TMMF = temperatura mínima do mês mais frio; VAT = variação anual de temperatura; NDVI = *normalized difference vegetation index*; ELE = elevação.

Abundância					
Modelo	Variáveis	Coefficientes	P	Pseudo-R ²	AICc
Temperatura 4	TMA	0.988	<0,01	0,54	213,87
	Ano (2021)	-0.9465	<0,01		
Temperatura 5	TMMF	1.0019	<0,01	0,55	213,03
	Ano (2021)	-0.9537	<0,01		
Temperatura 6	VAT	0.8598	<0,01	0,43	221,85
	Ano (2021)	-0.9553	<0,01		
Produtividade 2	NDVI	0.8611	<0,01	0,43	214,21
	Ano (2021)	-0.9519	<0,01		
Altitude 2	Elevação	-0.9854	<0,01	0,54	224,52
	Ano (2021)	-0.9433	<0,01		

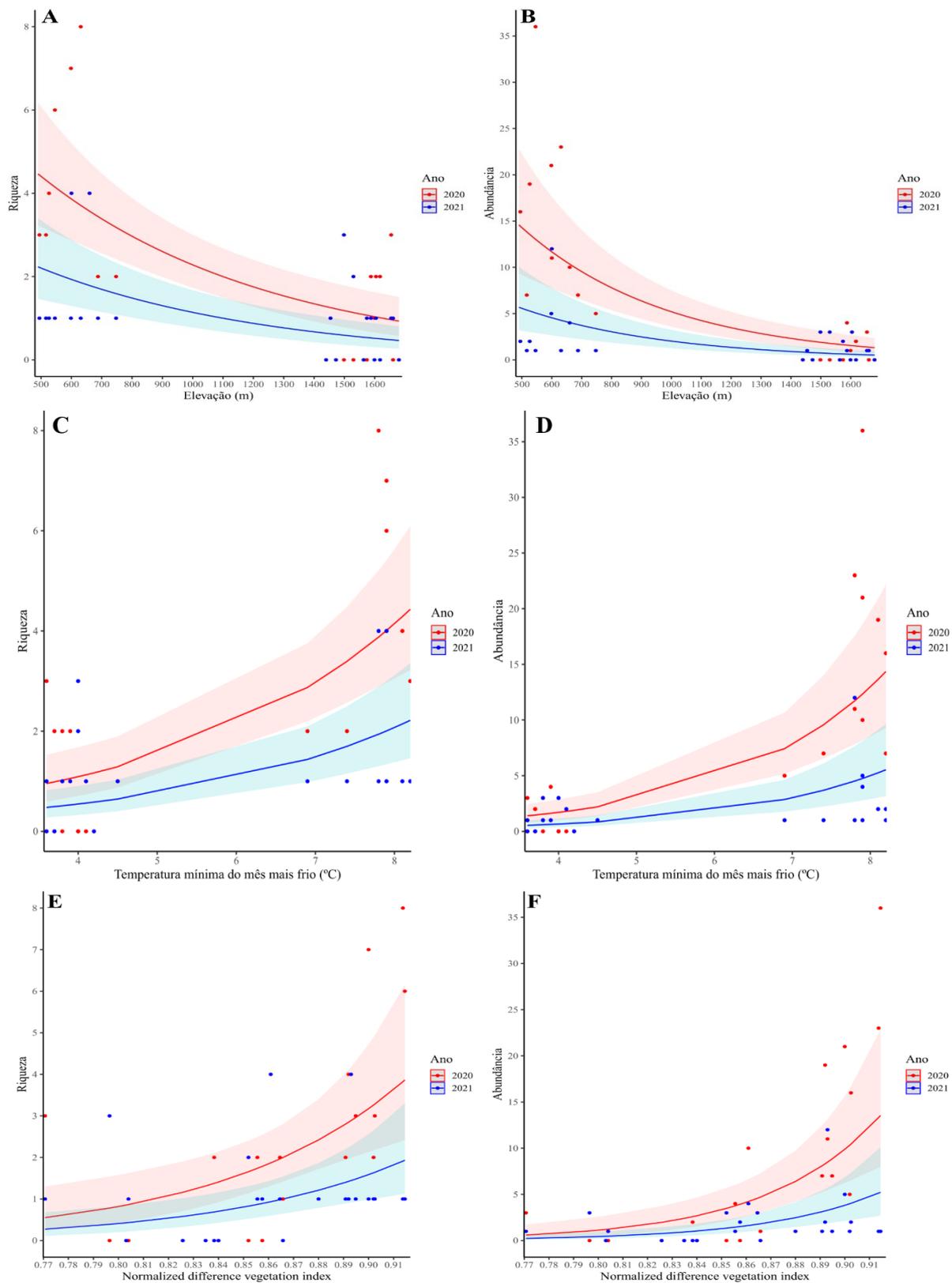


Figura 3. Predição dos Modelos Mistos Lineares Generalizados em relação aos dados observados por parcela em cada ano. As figuras A e B representam a relação entre riqueza e abundância versus a altitude; C e D representam os melhores modelos para as variáveis de temperatura, utilizando a temperatura mínima do mês mais frio como

variável resposta; E e F demonstram a relação entre riqueza e abundância e a variável preditora NDVI. A linha vermelha representa os valores preditos para 2020, enquanto a linha azul representa os valores preditos para 2021. O sombreado representa o intervalo de confiança (95%).

O GLM_{mv} mostrou que a elevação tem um efeito sobre a composição de espécies (*Wald value*: 6.34; $P = 0.01$). Os diagramas de ordenação destacam a diferença da composição das parcelas de elevações menores e maiores, apresentando uma distinção evidente ao longo do eixo da variável latente 1 (Figura 4.A.) e que ao controlar a ordenação utilizando a elevação como variável observamos uma perda do padrão de distinção entre as áreas (Figura 4.B.).

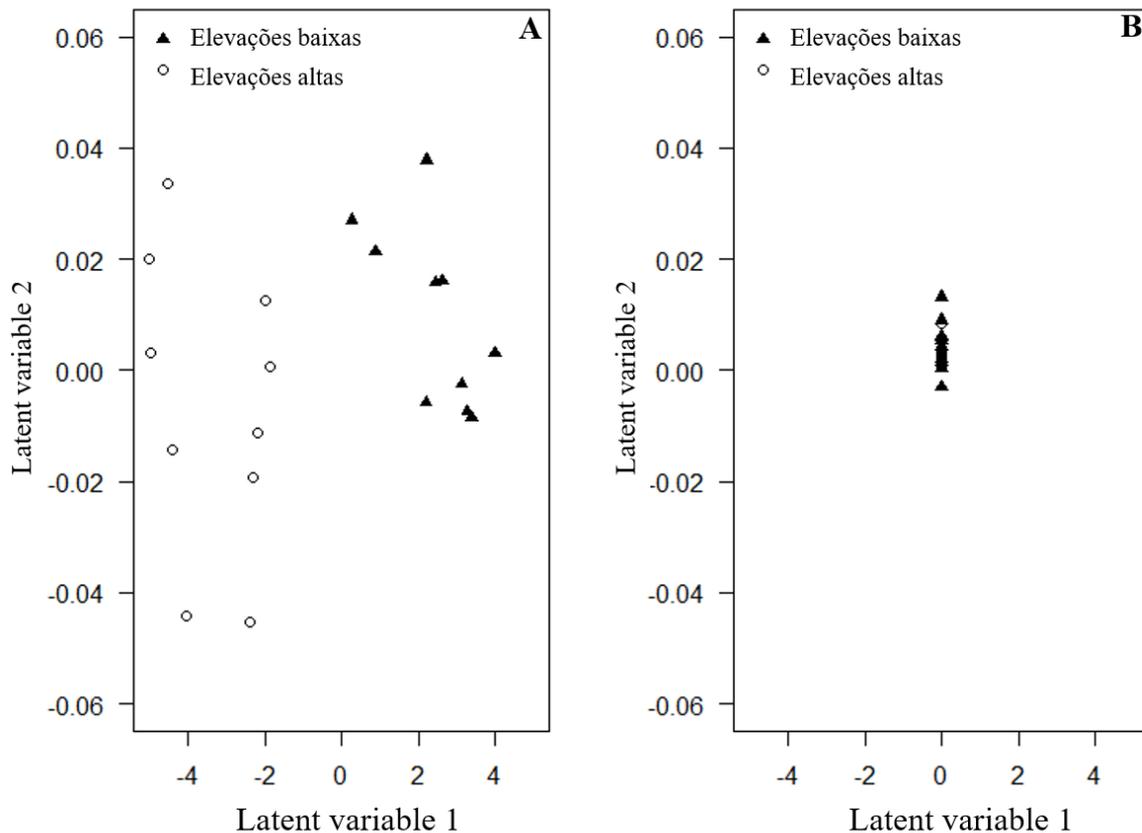


Figura 4. Ordenação das parcelas através dos resultados do GLLVM, indicando as elevações acima de 800 m a.s.l. (○) e elevações menores que 800 m a.s.l. (▲). A: ordenação das parcelas utilizando um modelo nulo, ou seja, sem a inclusão da variável preditora e (B) utilizando a elevação como variável preditora.

A partição da diversidade beta total estimada ($\beta_{sor}=0,91$) demonstrou que a maior parte da variação corresponde ao *turnover* ($\beta_{sim}=0,86$; $\beta_{sne}=0,05$). Por fim, existe uma relação positiva entre a diversidade beta e *turnover* com as distâncias espaciais e ambiental (Tabela 3). O aninhamento não apresentou relação significativa com nenhuma das distâncias. Segundo os testes de mantel parcial a distância elevacional controlada pela distância climática e vice-versa não apresentam correlação com a diversidade beta ou *turnover*. O teste de mantel parcial utilizando a distância elevacional controlada pela geográfica mostrou que a elevação continua relacionada com a diversidade beta total e *turnover*. No caso contrário, controlando distância geográfica pela elevacional, apenas a diversidade beta apresenta uma relação significativa com a distância geográfica. A distância climática controlada pela distância geográfica apresentou relações significativas com a diversidade beta e *turnover*, enquanto a relação inversão não apresentou resultados significativos com nenhuma das distâncias.

Tabela 3. Resultado dos testes de Mantel parcial correlacionando as matrizes de dissimilaridade (β_{sor} , β_{sim} e β_{sne}) com as distâncias espaciais e ambientais. As matrizes entre parênteses indicam as matrizes utilizadas como controle. O asterisco (*) denota resultados de $P < 0,01$.

Medida de dissimilaridade	Distância elevacional (climática)	Distância climática (elevacional)	Distância elevacional (geográfica)	Distância geográfica (elevacional)	Distância climática (geográfica)	Distância geográfica (climática)
Div. Beta (β_{sor})	0,08676	0,08075	0,3323*	0,1659*	0,3332*	0,1504
Turnover (β_{sim})	0,03379	0,0781	0,2124*	0,1297	0,2329*	0,1041
Aninhamento (β_{sne})	0,0282	-0,0563	-0,02946	-0,06135	-0,0653	-0,0308

4 DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que as comunidades de anfíbios são estruturadas de acordo com a variação da altitude, temperatura e produtividade, de acordo com resultados encontrados em outros gradientes de altitude (KHATIWADA et al., 2019; MALONZA; VEITH, 2011). Os padrões de riqueza e abundância mantiveram-se constantes nos dois períodos de amostragem, reforçando a relação encontrada. Ainda, a composição de espécies de elevações menores do que 800 m a.s.l. e maiores do que 800 m a.s.l. se mostrou diferente, com *turnover* sendo o componente que mais contribuiu com a diversidade beta, onde as diferenças ambientais têm uma relação positiva com o aumento da substituição de espécies.

O decréscimo da riqueza de espécies de anfíbios com o aumento da altitude observada nesse trabalho está de acordo com o padrão encontrado em estudos na Serra do Mar, no Brasil (CAMPOS; LOURENÇO-DE-MORAES, 2017), no Peru (VILLACAMPA et al., 2019) e na Índia (NANIWADEKAR; VASUDEVAN, 2007). Dentre as possíveis explicações para esse padrão, está a relação espécies-área. Esta relação têm sido invocada para ambientes montanhosos uma vez que locais de menor elevação estão relacionados com maior área disponível, ao contrário de topos de montanhas, permitindo a existência de mais espécies (RAHBEK, 1997). No entanto, o decréscimo de área com o aumento de altitude não é uma regra geral e alguns gradientes apresentam maiores relações de área em elevações intermediárias devido à presença de vales e ravinas em elevações baixas (MCCAIN, 2007b). Ainda, as relações espaciais apresentam pouco suporte como principais fatores para explicar as relações de diversidade e gradientes de altitude, que parecem estar mais relacionadas com fatores climáticos e específicos para diferentes táxons (MCCAIN; GRYTNES, 2010).

A riqueza e abundância de espécies foram positivamente relacionadas com temperatura, resultados também encontrados em outros estudos com anfíbios (KHATIWADA et al., 2019; PETERS et al., 2016). A variação de temperatura através do espaço elevacional é uma característica conhecida para ambientes montanhosos (KÖRNER, 2007) e tem sido elencada como um dos principais fatores de influência nos padrões de diversidade para muitos grupos (PETERS et al., 2016), principalmente animais ectotérmicos (MCCAIN, 2010). Para anfíbios, a temperatura pode atuar como fator limitante na distribuição uma vez que esse grupo apresenta uma baixa capacidade de dispersão e alta suscetibilidade a variações térmicas (ZULOAGA; KERR, 2017), impedindo o estabelecimento de espécies menos tolerantes a temperaturas mais baixas em altitudes maiores. A temperatura está relacionada com processos

fisiológicos, comportamentais e ecológicos, influenciando desde taxas de crescimento e locomoção até a distribuição espacial e diversidade de espécies (NAVAS, 2002; NAVAS; GOMES; CARVALHO, 2008). De fato, CERON et al. (2020) demonstraram que a temperatura é um fator importante para a estruturação das comunidades de anfíbios subtropicais, uma vez que espécies menos adaptadas a temperaturas baixas, restringem seu período de atividade enquanto espécies com maior tolerância permanecem ativas durante períodos nessas condições. Além disso, as limitações decorrentes de temperaturas mínimas podem resultar na menor abundância em elevações mais altas (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2021) uma vez que elas podem influenciar negativamente o sucesso reprodutivo até mesmo de espécies mais adaptadas (KISS et al., 2009). Embora nossos resultados tenham demonstrado a relação positiva entre riqueza e as variáveis de temperatura, a relação positiva da abundância com as variáveis de temperatura viola uma das premissas da TME que corresponde à invariância da abundância através do gradiente espacial, resultado encontrado também por McCain & Sanders (2010). Contudo, não podemos descartar a influência de outros fatores como a história evolutiva e disponibilidade de água na diversidade de anfíbios (ZANCOLLI; STEFFAN-DEWENTER, 2014).

A produtividade também foi positivamente relacionada com a riqueza e abundância de espécies. Esta relação já havia sido observada por KHATIWADA et al., (2019) para este grupo taxonômico na parte oriental do Himalaia, Nepal. Esta relação pode estar baseada na maior disponibilidade de recursos em áreas mais produtivas. De fato, a produtividade é um fator que pode contribuir positivamente para a abundância (PERNER et al., 2005) e riqueza de artrópodes (SCHULDT et al., 2019). Em áreas tropicais, mesmo em pequenas distâncias de elevação, a variação das condições ambientais podem influenciar a diversidade de Himenópteros (PERILLO et al., 2021), grupo que compreende a dieta de anfíbios anuros (CARVALHO-ROCHA; LOPES; NECKEL-OLIVEIRA, 2018; SOLÉ et al., 2005). Assim, a produtividade pode influenciar indiretamente a diversidade destes organismos, considerando que uma maior disponibilidade de recursos em ambientes mais produtivos pode contribuir para maior abundância de indivíduos. Nossos resultados mostram uma relação direta da riqueza e abundância com a produtividade; no entanto, estudos investigando a diversidade e quantidade dos recursos e sua relação direta com a produtividade e características climáticas (e.g. temperatura e precipitação) são necessários para investigar diretamente os efeitos das relações entre a produtividade, recursos, abundância e riqueza (MCCAIN et al., 2018).

Além das diferenças de riqueza e abundância entre as elevações, a diferença de composição de espécies fica evidente no diagrama de ordenação, a qual aponta que as elevações

baixas apresentam uma composição diferente das altas. Diferentes composições de espécies de anfíbios entre regiões de elevações altas e baixas já foram reportadas em outros gradientes de elevação (e.g. HU et al., 2011; MALONZA; VEITH, 2011; ZANCOLLI; STEFFAN-DEWENTER, 2014). Essa diferença de composição pode ser atribuída à variação de características estruturais do ambiente, como a mudança da composição da vegetação, topografia e climáticas entre essas elevações que combinadas podem criar diferentes micro-habitats (NANIWADEKAR; VASUDEVAN, 2007). Essa variedade de micro-habitats ao longo das altitudes pode ser responsável por promover a diferença de espécies entre as altitudes, uma vez que espécies de elevações maiores teriam condições de suportar temperaturas menores, relacionando-se com a diferença de riqueza de espécies que encontramos entre elas. Devido à grande variedade de modos reprodutivos apresentados por anfíbios, este grupo apresenta capacidade de explorar uma grande diversidade de micro-habitats (HADDAD; PRADO, 2005), sendo que as características ambientais exercem uma grande influência na estruturação das assembleias de anfíbios e as espécies que a compõe (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2021; NANIWADEKAR; VASUDEVAN, 2007). Dentre as espécies presentes nas parcelas de elevações baixas, *Dendrophryniscus berthaltutzae* e *Fritziana mitus* são as mais abundantes, o que pode estar relacionado com a presença de bromélias nessas áreas (PADILHA et al., 2015), uma vez que essas espécies utilizam a água acumulada em bromélias para depositar seus ovos e criar os juvenis (*D. berthaltutzae*: IZECKSOHN, 1993; *F. mitus*: WALKER et al., 2018). A falta de ambientes aquáticos adequados para a reprodução pode ser um fator importante para a diversidade em elevações maiores (VILLACAMPA et al., 2019). Por exemplo, a espécie *Ischnocnema aff manezinho*, que apresenta modo reprodutivo de desenvolvimento dos ovos sob a serapilheira (HADDAD; PRADO, 2005), foi a espécie com maior abundância nas parcelas de maior elevação, o que pode estar relacionado com a menor disponibilidade de água nesses ambientes, uma vez que nas parcelas de elevações maiores o terreno é mais inclinado e o escoamento da água é maior, impossibilitando a formação de poças (CATENAZZI, 2011).

A diversidade beta total e o *turnover* apresentaram uma relação positiva com a distância elevacional e geográfica, independentemente uma da outra. Ou seja, conforme o aumento da distância elevacional e geográfica, a dissimilaridade e substituição de espécies entre as comunidades se intensifica. Ainda, a distância elevacional demonstrou refletir a mesma variação da medida de distância ambiental, implicando na diferença das características ambientais ao longo da distância elevacional. Esse resultado suporta a relação entre as

características ambientais e a estruturação das comunidades no nosso sistema de estudo, uma vez que as condições ambientais mudam com o aumento da distância e a separação espacial de espécies com diferentes requisitos ambientais é um dos mecanismos que pode explicar esse padrão (SOININEN; MCDONALD; HILLEBRAND, 2007). Os nossos resultados confirmam nossa hipótese de que o *turnover* é o componente que mais contribui com a composição de espécies entre as elevações, o que já foi reportado em outros estudos (e.g. CAMPOS; LOURENÇO-DE-MORAES, 2017; MALONZA; VEITH, 2011). O fato de a composição de espécies ser diferente entre as elevações sugere que grupos distintos de espécies podem ser resultado da filtragem ambiental, principalmente pela composição de espécies mais adaptadas às temperaturas mais extremas nas altitudes maiores. Nesse caso, a especialização para sobreviver nesses ambientes pode ter resultado em um *trade-off* com a capacidade de competição, impedindo o estabelecimento dessas espécies em elevações baixas (LARSEN, 2012).

Os padrões de diversidade em gradientes de elevação são resultados de interações ecológicas e evolutivas (LOMOLINO, 2001), e informações sobre as relações entre modos reprodutivos em anuros, disponibilidade de corpos d'água e diferentes elevações são fatores importantes para se entender os dos padrões de distribuição de anfíbios anuros em gradientes de altitude (SIQUEIRA; VRCIBRADIC; ROCHA, 2021). Adicionalmente, para se entender e explorar as possíveis causas da distribuição de espécies nesses ambientes, estudos biogeográficos e evolutivos são necessários (GARCÍA-LÓPEZ; MICÓ; GALANTE, 2012). Outros tipos de abordagem poderiam ajudar a entender melhor os processos que resultam nos padrões encontrados, por exemplo, as relações filogenéticas, funcionais e processos históricos de colonização (e.g. BENÍCIO et al., 2021).

5 CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstrou que a variação da altitude, temperatura e produtividade são de grande importância para a estruturação das assembleias de anfíbios em nosso sistema de estudo. Ainda, o aumento da substituição de espécies entre as comunidades no gradiente altitudinal destaca a importância de todo o gradiente de elevação, para a formação do conjunto de espécies regional. Neste sentido, medidas de conservação devem considerar áreas bem distribuídas entre essas elevações, bem como áreas de conexão entre elas, uma vez que ambientes montanhosos estão sob ameaças de fragmentação e perda de habitat. Além disso, devido ao cenário de mudanças climáticas, o monitoramento dessas comunidades é importante para se entender como a biodiversidade irá responder às mudanças de temperatura.

6 REFERÊNCIAS

- ALLEN, A. P.; BROWN, J. H.; GILLOOLY, J. F. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. **Science**, v. 297, n. 5586, p. 1545–1548, 2002.
- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- BARTON, K.; BARTON, M. K. Package "mumin". **Version**, v. 1, n. 18, p. 439, 2015.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010.
- BASELGA, A.; ORME, C. D. L. Betapart: An R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 5, p. 808–812, 2012.
- BATES, D. et al. Package "lme4". **Version**, v. 1, n. 17, p. 437, 2018.
- BENÍCIO, R. A. et al. Differential speciation rates, colonization time and niche conservatism affect community assembly across adjacent biogeographical regions. **Journal of Biogeography**, p. 1–15, 2021.
- BICUDO, R. F. et al. Three decades of land-use and land-cover change in mountain regions of the Brazilian Atlantic Forest. **Landscape and Urban Planning**, v. 204, p. 103948, 2020.
- BROWN, J. H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771–1789, 2004.
- BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics? **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 1, p. 8–22, 2014.
- CAMPOS, F. S.; LOURENÇO-DE-MORAES, R. Anurans from the mountain chain Serra do Mar: a critical area for amphibian conservation in the Atlantic Forest, Brazil. **Herpetology Notes**, v. 10, n. 0, p. 547–560, 2017.
- CARVALHO-ROCHA, V.; LOPES, B. C.; NECKEL-OLIVEIRA, S. Interindividual patterns of resource use in three subtropical Atlantic Forest frogs. **Austral Ecology**, v. 43, n. 2, p. 150–158, 2018.
- CARVALHO-ROCHA, V.; PERES, C. A.; NECKEL-OLIVEIRA, S. Habitat amount and ambient temperature dictate patterns of anuran diversity along a subtropical elevational gradient. **Diversity and Distributions**, v. 27, n. 2, p. 344–359, 2021.
- CATENAZZI, A. Temperature Constraint of Elevational Range of Tropical Amphibians: Response to Forero-Medina et al. **Conservation Biology**, v. 25, n. 3, p. 425, 2011.
- CERON, K. et al. Climatic variables influence the temporal dynamics of an anuran

metacommunity in a nonstationary way. **Ecology and Evolution**, v. 10, n. 11, p. 4630–4639, 2020.

COPERNICUS LAND MONITORING SERVICE. European Environment Agency (EEA), 2021.

DIAS-TERCEIRO, R. G. et al. A Matter of Scale: Historical and Environmental Factors Structure Anuran Assemblages from the Upper Madeira River, Amazonia. **Biotropica**, v. 47, n. 2, p. 259–266, 2015.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 37, n. 12, p. 4302–4315, 2017.

FONTANA, V. et al. Species richness and beta diversity patterns of multiple taxa along an elevational gradient in pastured grasslands in the European Alps. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, p. 1–11, 2020.

FROST, Darrel. **Amphibian Species of the World 6.1, an Online Reference**. 2021. Disponível em: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>. Acesso em: 20 out. 2021.

GARCÍA-LÓPEZ, A.; MICÓ, E.; GALANTE, E. From lowlands to highlands: Searching for elevational patterns of species richness and distribution of scarab beetles in Costa Rica. **Diversity and Distributions**, v. 18, n. 6, p. 543–553, 2012.

GASTON, K. J. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 220–227, 2000.

GRYTNES, J. A.; HEEGAARD, E.; IHLEN, P. G. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. **Acta Oecologica**, v. 29, n. 3, p. 241–246, 2006.

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.

HARTIG, F.; HARTIG, M. F. **Package "DHARMa"**, 2017.

HAWKINS, B. A. Ecology 's oldest pattern ? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 8, p. 5347, 2001.

HAWKINS, B. A. et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. **Ecology**, v. 84, n. 12, p. 3105–3117, 2003.

HILLERISLAMBERS, J. et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 43, p. 227–248, 2012.

HU, J. et al. Elevational patterns of species richness, range and body size for spiny frogs. **PLoS ONE**, v. 6, n. 5, 2011.

HUGHES, A. C. et al. Sampling biases shape our view of the natural world. **Ecography**, p. 1–11, 2021.

IBGE. Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2012.

IZECKSOHN, E. Três novas espécies de *Dendrophryniscus* Jiménez de la Espada das regiões sudeste e sul do Brasil (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 10, n. 3, p. 473–488, 1993.

KESSLER, M. et al. A global comparative analysis of elevational species richness patterns of ferns. **Global Ecology and Biogeography**, v. 20, n. 6, p. 868–880, 2011.

KHATIWADA, J. R. et al. Amphibian community structure along elevation gradients in eastern Nepal Himalaya. **BMC Ecology**, v. 19, n. 1, p. 1–11, 2019.

KHATIWADA, J. R.; HAUGAASEN, T. Anuran species richness and abundance along an elevational gradient in Chitwan, Nepal. **Zoology and Ecology**, v. 25, n. 2, p. 110–119, 2015.

KISS, A. C. I. et al. Seasonal metabolic changes in a year-round reproductively active subtropical tree-frog (*Hypsiboas prasinus*). **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 152, n. 2, p. 182–188, 2009.

KÖRNER, C. The use of “altitude” in ecological research. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, n. 11, p. 569–574, 2007.

LARSEN, T. H. Upslope range shifts of Andean dung beetles in response to deforestation: Compounding and confounding effects of microclimatic change. **Biotropica**, v. 44, n. 1, p. 82–89, 2012.

LESSARD, J. P. et al. Inferring local ecological processes amid species pool influences. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 11, p. 600–607, 2012.

LEVEAU, L. M. Urban Forestry & Urban Greening Primary productivity and habitat diversity predict bird species richness and composition along urban-rural gradients of central Argentina. **Urban Forestry & Urban Greening**, v. 43, n. December 2018, p. 126349, 2019.

LOGUE, J. B. et al. Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 9, p. 482–491, 2011.

LOMOLINO, M. V. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. **Global Ecology and Biogeography**, v. 10, n. 1, p. 3–13, 2001.

MAGNUSSON, W. E. et al. RAPELD: a modification of the Gentry method for

biodiversity surveys in long-term ecological research sites. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 19–24, 2005.

MALONZA, P. K.; VEITH, M. Amphibian community along elevational and habitat disturbance gradients in the Taita Hills, Kenya. **Herpetotropicos**, v. 7, n. 1, p. 7–16, 2011.

MARTINELLI, G. Mountain biodiversity in Brazil. **Revista Brasileira de Botanica**, v. 30, n. 4, p. 587–597, 2007.

MCCAIN, C. M. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, n. 1, p. 1–13, 2007a.

MCCAIN, C. M. Area and mammalian elevational diversity. **Ecology**, v. 88, n. 1, p. 76–86, 2007b.

MCCAIN, C. M. Global analysis of reptile elevational diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 4, p. 541–553, 2010.

MCCAIN, C. M. et al. Small mammal species richness is directly linked to regional productivity, but decoupled from food resources, abundance, or habitat complexity. **Journal of Biogeography**, n. January, p. 1–13, 2018.

MCCAIN, C. M.; GRYTNES, J.-A. Elevational Gradients in Species Richness. **Encyclopedia of Life Sciences**, p. 1–10, 2010.

MCCAIN, C. M.; SANDERS, N. J. Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. **Ecology**, v. 91, n. 2, p. 601–609, 2010.

NANIWADEKAR, R.; VASUDEVAN, K. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. **Journal of Biogeography**, v. 34, n. 5, p. 842–853, 2007.

NAVAS, C. A. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: Links with physiological ecology and evolutionary physiology. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 133, n. 3, p. 469–485, 2002.

NAVAS, C. A.; GOMES, F. R.; CARVALHO, J. E. Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. **Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology**, v. 151, n. 3, p. 344–362, 2008.

NIKU, J. et al. gllvm: Fast analysis of multivariate abundance data with generalized linear latent variable models in r. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 10, n. 12, p. 2173–2182, 2019.

NIMER, E. *Climatologia do Brasil*. 1979.

NOVILLO, A.; OJEDA, R. A. Elevation patterns in rodent diversity in the dry Andes: Disentangling the role of environmental factors. **Journal of Mammalogy**, v. 95, n. 1, p. 99–107, 2014.

NUNES, C. A. et al. Patterns of taxonomic and functional diversity of termites along a tropical elevational gradient. **Biotropica**, v. 49, n. 2, p. 186–194, 2017.

OKSANEN, J. et al. Package "vegan". **Community ecology package, version**, v. 2, n. 9, p. 1–295, 2013.

PADGHAM, M.; SUMNER, M. D. **geodist: Fast, dependency-free geodesic distance calculations R package version 0.0. 4**, 2020.

PADILHA, P. T. et al. Comunidade Epifítica Vascular Do Parque Estadual Da Serra Furada, Sul De Santa Catarina, Brasil. **Ciência e Natura**, v. 37, n. 1, p. 64–78, 2015.

PERILLO, L. N. et al. Disentangling the effects of latitudinal and elevational gradients on bee, wasp, and ant diversity in an ancient neotropical mountain range. **Journal of Biogeography**, n. January, p. 1564–1578, 2021.

PERNER, J. et al. Effects of plant diversity, plant productivity and habitat parameters on arthropod abundance in montane European grasslands. **Ecography**, v. 28, n. 4, p. 429–442, 2005.

PETERS, M. K. et al. Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 1–11, 2016.

QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project, 2021.

RAHBEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, v. 18, n. 2, p. 200–205, 1995.

RAHBEK, C. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. **The American Naturalist**, v. 149, n. 5, p. 875–902, 1997.

RAHBEK, C. et al. Humboldt 's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? **Science**, v. 1113, n. September, p. 1108–1113, 2019.

READ, Q. D. et al. Among-species overlap in rodent body size distributions predicts species richness along a temperature gradient. **Ecography**, v. 41, n. 10, p. 1718–1727, 2018.

RIBEIRO, M. C. et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, 2009.

RÖDEL, M.-O.; ERNST, R. Measuring and monitoring amphibian diversity in tropical forests. I. An evaluation of methods with recommendations for standardization. **Ecotropica**, v. 10, n. 1, p. 1–14, 2004.

RUGGIERO, A.; HAWKINS, B. A. Why do mountains support so many species of birds? **Ecography**, v. 31, n. 3, p. 306–315, 2008.

SCHULDT, A. et al. Multiple plant diversity components drive consumer communities across ecosystems. **Nature Communications**, v. 10, n. 1, 2019.

SIQUEIRA, C. C.; VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D. Assessing the importance of reproductive modes for the evaluation of altitudinal distribution patterns in tropical frogs. **Biotropica**, v. 53, n. 3, p. 786-797, 2021.

SOININEN, J.; HEINO, J.; WANG, J. A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. **Global Ecology and Biogeography**, v. 27, n. 1, p. 96–109, 2018.

SOININEN, J.; MCDONALD, R.; HILLEBRAND, H. The distance decay of similarity in ecological communities. **Ecography**, v. 30, n. 1, p. 3–12, 2007.

SOLÉ, M. et al. Stomach-flushing for diet analysis in anurans: An improved protocol evaluated in a case study in Araucaria forests, southern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 40, n. 1, p. 23–28, 2005.

TEAM, R. Core. R: A language and environment for statistical computing (R Version 4.0.3, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2020). 2021.

TERBORGH, J. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. **Ecology**, v. 58, n. 5, p. 1007–1019, 1977.

VIANNA, L. F. DE N. et al. Aplicação De Descritores De Heterogeneidade Ambiental Na Seleção De Áreas Para Sistemas De Parcelas Amostrais: Um Estudo De Caso Para a Determinação De Hotspots Potenciais De Biodiversidade. **Geografia**, v. 40, n. 2, p. 211-239, 2015.

VILLACAMPA, J. et al. Altitudinal differences in alpha, beta and functional diversity of an amphibian community in a biodiversity hotspot. **Neotropical Biodiversity**, v. 5, n. 1, p. 60–68, 2019.

WAKE, D. B.; PAPENFUSS, T. J.; LYNCH, J. F. Distribution of salamanders along elevational transects in Mexico and Guatemala. **Tulane Studies in Zoology and Botany**, n. Suppl. 1, p. 303–319, 1992.

WALKER, M. et al. A New Species of *Fritziana* Mello-Leitão 1937 (Amphibia:

Anura: Hemiphractidae) from the Atlantic Forest, Brazil . **Herpetologica**, v. 74, n. 4, p. 329–341, 2018.

WANG, Y. et al. Mvabund- an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, n. 3, p. 471–474, 2012.

WEI, T. et al. Package "corrplot". **Statistician**, v. 56, n. 316, p. e24, 2017.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. **Ecological monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, 1960.

ZANCOLLI, G.; STEFFAN-DEWENTER, I. Amphibian diversity on the roof of Africa: unveiling the effects of habitat degradation, altitude and biogeography. **Diversity and distributions**, v. 20, n. 3, p. 297-308, 2014.

ZULOAGA, J.; KERR, J. T. Over the top: do thermal barriers along elevation gradients limit biotic similarity? **Ecography**, v. 40, n. 4, p. 478–486, 2017.

6.1 APÊNDICE A – TABELA DE ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES DE ANFÍBIOS ANUROS AMOSTRADOS NAS ELEVAÇÕES BAIXAS E ALTAS NA REGIÃO DO PARQUE NACIONAL DE SÃO JOAQUIM E PARQUE ESTADUAL DA SERRA FURADA NO ESTADO DE SANTA CATARINA, BRASIL.

Família/Espécie	Abundância		Total
	Elevações baixas	Elevações altas	
Brachycephalidae			
<i>Ischnocnema henselii</i> (Peters, 1870)	33		46
<i>Ischnocnema</i> aff. <i>manezinho</i> (Garcia, 1996)	3	11	14
Bufonidae			
<i>Dendrophryniscus berthalutzae</i> Izecksohn, 1994	44		50
<i>Rhinella henselii</i> (Lutz, 1934)	1	1	2
<i>Rhinella icterica</i> (Spix, 1824)	5	3	8
<i>Rhinella ornata</i> (Spix, 1824)	2		2
Hemiphractidae			
<i>Fritziana mitus</i> Walker et al., 2018	55		58
Hylidae			
<i>Aplastodiscus perviridis</i> Lutz, 1950		3	3
<i>Boana bischoffi</i> (Boulenger, 1887)	2		2
<i>Boana faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)	2		2
<i>Boana joaquina</i> (Lutz, 1968)		4	4
<i>Boana leptolineata</i> (Braun & Braun, 1977)		1	1
<i>Bokermannohyla hylax</i> (Heyer, 1985)	12		12
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	7		7
<i>Scinax catharinae</i> (Boulenger, 1888)	6		6
<i>Scinax perereca</i> Pombal, Haddad & Kasahara, 1995	1		1
<i>Scinax</i> sp.		2	2
Hylodidae			
<i>Hylodes meridionalis</i> (Mertens, 1927)	1		1
Leptodactylidae			
<i>Adenomera araucaria</i> Kwet & Angulo, 2002	1		1
<i>Physalaemus gracilis</i> (Boulenger, 1883)		2	2
<i>Physalaemus lateristriga</i> (Steindachner, 1864)	1		1
<i>Physalaemus nanus</i> (Boulenger, 1888)	1	1	2
Odontophrynidae			
<i>Proceratophrys boiei</i> (Wied-Neuwied, 1824)	6		6
<i>Proceratophrys brauni</i> Kwet & Faivovich, 2001		1	1
Phyllomedusidae			
<i>Phyllomedusa distincta</i> Lutz, 1950	1		1
Total	177	29	206