

**PAULA LETÍCIA DE ALMEIDA GIMENEZ**

**Macroecologia dos modos reprodutivos em anuros da Mata Atlântica:  
Gradientes de diversidade reprodutiva e influência de fatores ambientais**

**BAURU**

**2021**

**PAULA LETÍCIA DE ALMEIDA GIMENEZ**

**Macroecologia dos modos reprodutivos em anuros da Mata Atlântica:  
Gradientes de diversidade reprodutiva e influência de fatores ambientais**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências, Bauru, para a obtenção do título de Mestra em Biociências (Área de Conhecimento: Caracterização e Aplicação da Diversidade Biológica)

Orientador: Dr. Tiago da Silveira Vasconcelos

**BAURU**

**2021**

Gimenez, Paula Letícia de Almeida.

Macroecologia dos modos reprodutivos em anuros da Mata Atlântica: Gradientes de diversidade reprodutiva e influência de fatores ambientais. / Paula Letícia de Almeida Gimenez, 2021  
44 f.

Orientador: Tiago da Silveira Vasconcelos

Dissertação (Mestrado)—Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Ciências, Bauru, 2021.

1. Anfíbios Neotropicais. 2. Biogeografia. 3. Diversidade reprodutiva. 4. *Hotspot* de biodiversidade. I. Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Ciências. II. Título.



## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a UNESP Bauru pela oportunidade de realizar meu mestrado e por todos os professores que tornaram este processo rico em conhecimento.

Ao Prof. Dr. Tiago Vasconcelos, pela ética, compromisso e por ter me aceitado como orientada mesmo nunca tendo trabalhado com anfíbios anuros e mudanças climáticas antes e, também, por ter encontrado formas eficientes para me orientar durante o período tão atípico da pandemia.

Aos professores Fábio Maffei e Reginaldo Donatelli, pelas avaliações e sugestões feitas na qualificação deste trabalho.

Ao Nelson Gallo, amigo que ganhei na pós graduação, por compartilhar todas as aflições e conquistas nestes dois anos.

Ao Elton, por todas as conversas sobre meu desenvolvimento pessoal e profissional.

Ao Sean, por todas as vezes que ouviu sobre este trabalho e por trazer a calma.

A Laurita, por ser a melhor mãe, sempre torcendo e ajudando a seu modo.

Ao meu pai Euclides que sempre vibrou e me apoiou em cada degrau de minha vida.

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	9
Anfíbios anuros e modos reprodutivos .....	10
Mata Atlântica, anfíbios anuros e ameaças na conservação.....	11
<b>Objetivos</b> .....	15
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	15
Dados das espécies e área de estudo.....	15
Variáveis climáticas, topográficas e de estrutura de habitats.....	16
Análises estatísticas.....	17
<b>RESULTADOS</b> .....	18
Padrões de riqueza de modos reprodutivos.....	18
Modelos de correlação espacial entre modos reprodutivos e variáveis ambientais.....	20
<b>DISCUSSÃO</b> .....	23
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	26
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	28
<b>ANEXOS</b> .....	36

GIMENEZ, Paula Letícia de Almeida. Macroecologia dos modos reprodutivos em anuros da Mata Atlântica: Gradientes de diversidade reprodutiva e influência de fatores ambientais. 2021. 40 f. Dissertação (Mestrado Acadêmico em Biociências). – Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Ciências e Letras, Bauru, 2021.

## RESUMO

Os anfíbios anuros exibem a maior variedade de modos reprodutivos (MR) dentre os tetrápodes. A Mata Atlântica (MA) é um importante *hotspot* para a conservação da biodiversidade mundial onde a diversidade de anuros é uma das maiores do mundo. Apesar disso, estudos biogeográficos documentando gradientes de modos reprodutivos ainda são escassos e pontuais nesta área. Assim, objetivamos por descrever os padrões geográficos de diversidade reprodutiva dos anuros da Mata Atlântica. Confeccionamos mapas de riqueza de modos reprodutivos baseados em mapas de distribuição de anuros e informações sobre os modos de reprodução disponíveis na literatura. Para tal, sobreposamos mapas de 252 espécies com modos reprodutivos de ovos aquáticos e mapas de 101 espécies com modos reprodutivos de ovos terrestres/arborícolas, separadamente, em um sistema de 469 grids de ~50 km de resolução ao longo da Mata Atlântica. Observamos que, independentemente do tipo de especialização, a maior diversidade reprodutiva localiza-se na região costeira da Mata Atlântica, enquanto o menor número de modos reprodutivos na região interiorana da MA do sudeste e sul do Brasil é mais pronunciada para a diversidade de ovos não-aquáticos. As análises de correlação dos preditores ambientais e o gradiente de diversidade reprodutiva mostraram que a riqueza de MR aquáticos pode ser descrita por combinações gerais de clima, relevo e vegetação, enquanto os MR não-aquáticos são melhores descritos por variáveis específicas de sazonalidade de temperatura e pela presença de florestas ombrófilas e relevos acidentados. Os estudos de conservação destas espécies e o monitoramento florestal são de extrema importância para identificar a partir de que ponto uma variação ambiental pode ser mais provável de levar uma espécie à extinção.

Palavras-chave: Anfíbios Neotropicais. Biogeografia. Diversidade reprodutiva. *Hotspot* de biodiversidade.

GIMENEZ, Paula Letícia de Almeida. Macroecology of reproductive modes in anurans of the Atlantic Forest: Gradients of reproductive diversity and influence of environmental factors. 2121. 40 f. Dissertation (Master in Biosciences). – São Paulo State University (UNESP), School of Sciences, Bauru, 2021.

#### ABSTRACT

Anuran amphibians exhibit the widest variety of reproductive modes (RM) among the tetrapods. The Atlantic Forest (AF) is an important hotspot for the conservation of biological diversity, of which the anuran diversity is one of the highest in the world. Yet, biogeographic studies documenting RM gradients are still scarce in the AF. Thus, the aim of this Dissertation is to describe the geographical patterns of reproductive diversity of AF anurans, separately for RM of aquatic eggs and non-aquatic eggs. We built RM richness maps based on anuran distribution maps and RM information available in the literature. We then overlaid maps of 252 species with RM having aquatic eggs and maps of 101 species with RM having land/arboreal eggs separately in a system of 469 grids of ~50 km resolution along the AF. Irrespective of the type of RM specialization, we found the greatest reproductive diversity in the coastal region of AF, probably associated with the higher amounts of rainfall and humidity provided by the ombrophiles forests of this region. However, the lower number of RM in inland regions of the AF of southeastern and southern Brazil is more pronounced for the diversity of non-aquatic eggs. At this region, semi-deciduous forests are characterized by a warmer, drier climatic regime with seasonality of the rain/heat and cold/dry seasons well delimited over the years, which presumably limit the presence of more specialized RM of non-aquatic eggs, which depend on a more humid microenvironment for their development. Correlative analyses showed that the richness of aquatic RM can be described by general combinations of climate, topography and vegetation, whereas non-aquatic RM are better described by specific variables of temperature seasonality, amount of ombrophiles forests and rough topography. Thus, the monitoring of these environmental variables, the conservation of humid forests, and the detection of trends of climate change (e.g., due to current activities that cause environmental impact) are important in conservation studies for these species, mainly to identify threshold values that an environmental variation may be more likely to lead a species to extinction.

Keywords: Neotropical amphibians. Biogeography. Reproductive diversity. Biodiversity hotspot.



## INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies pode ser explicada por diferentes padrões de distribuição que podem variar de acordo com diferentes fatores climáticos e ambientais, como a disponibilidade de água, o clima, energia, solo, umidade e cobertura vegetal (HAWKINS, *et al.*, 2003). Estes fatores ambientais vão interagir com diferentes particularidades biológicas de cada espécie, assim como os processos biogeográficos e evolutivos de dispersão, especiação e extinção ligados às diferentes regiões biogeográficas, o que por sua vez vão delimitar os padrões de distribuição dos organismos (WIENS & DONOGHUE, 2004; ALLEN & GILLOOLY, 2006; MITTELBAACH, *et al.*, 2007). Considerando que a diversidade de espécies é dependente de quais espécies ocorrem em uma determinada localidade, a compreensão de como as espécies estão distribuídas é uma questão recorrente dentro da macroecologia frente aos diversos cenários ambientais tropicais (VASCONCELOS *et al.*, 2019). Adicionalmente, entender como a complexidade de diversas particularidades adaptativas e reprodutivas das espécies respondem às características climáticas, topográficas e de estrutura vegetacional sempre foi um tema desafiador para os pesquisadores quando consideramos tais padrões biológicos encontrados na natureza (HODL, 1990; DUELLMAN, 1999).

Especificamente para os anfíbios anuros (e.g., sapos, rãs e pererecas), entender os padrões de distribuições de espécies e níveis de endemismos biogeográficos, tanto em faunas tropicais ou temperadas, intrigam os cientistas desde a metade do século passado (HAFFER, 1969; DUELLMAN, 1999). Este grupo de organismos são considerados altamente dependentes e sensíveis às condições ambientais do seu hábitat, já que as espécies precisam da água ou da umidade para realizarem tarefas como a respiração cutânea, a deposição dos ovos e o desenvolvimento deles e dos girinos (DUELLMAN & TRUEB, 1994; VASCONCELOS *et al.*, 2009; SILVA *et al.*, 2020). Portanto, os anfíbios são considerados

modelos biológicos para estudos que analisam a influência de variáveis ambientais sobre a diversidade de espécies, o que por sua vez os tornam importantes em estudos de conservação biológica, principalmente no contexto de alterações ambientais que ameaçam a biodiversidade, dentre elas a perda e fragmentação de habitats e mudanças climáticas (PRIMACK & RODRIGUES, 2006; LOYOLA *et al.*, 2012; HADDAD *et al.*, 2013; SCARANO & CEOTTO, 2015).

### **Anfíbios anuros e modos reprodutivos**

Os anfíbios são considerados uma das classes mais diversificadas de vertebrados, contendo aproximadamente 8.263 espécies que englobam as ordens Gymnophiona, Caudata e Anura. Especificamente, os anuros existem em 56 famílias e aproximadamente 7.287 espécies descritas no mundo (FROST, 2020). Na América do Sul, a fauna de anuros está entre as mais diversas a nível global e grande parte se concentra no Brasil (WAKE & KOO, 2018). Somente na Mata Atlântica, um dos domínios morfoclimáticos mais diversos e ameaçados do país, estão registradas cerca de 540 espécies de anfíbios (HADDAD *et al.*, 2013). Estes animais estão entre os primeiros vertebrados que ocuparam o ambiente terrestre há 350 milhões de anos, sendo que nos anuros houve o desenvolvimento de uma alta variedade de modos reprodutivos (DE SÁ, *et al.*, 2019), principalmente associados com adaptações para explorar o ambiente terrestre (CRUMP, 2015; VÁGI *et al.*, 2019).

Por definição, modos reprodutivos (MR) em anfíbios compreendem uma combinação de características morfológicas (características de ovo e ninhada), fisiológicas (taxa e duração de desenvolvimento dos ovos), ecológicas (locais de oviposição) e comportamentais (existência de cuidado parental e seus diversos tipos) (SALTHER; DUELLMAN, 1973; DUELLMAN; TREUB, 1994). Haddad & Prado (2005) revisaram e atualmente consideram a existência de 39 modos de reprodução diferentes em anuros no mundo, os quais podem ser

divididos em duas grandes categorias: a) ovos aquáticos, onde os ovos são depositados diretamente no ambiente aquático ou associados a ninhos de espuma, ninhos de bolhas flutuantes ou anexados ao dorso dos pais (machos ou fêmeas) que tem hábitos estritamente aquáticos, e; b) ovos fora do ambiente aquático (terrestres ou arborícolas), havendo então deposição inicial dos ovos sobre o chão, rochas, buracos subterrâneos, vegetação, ninhos de espumas fora dos corpos d'água (sobre o chão, vegetação ou ninhos subterrâneos), ovos carregados pelos adultos (dorso de machos e fêmeas) ou mesmo retidos internamente nos ovidutos das fêmeas. Nesta última categoria, algumas espécies ainda depositam os ovos no chão, onde eles irão se desenvolver diretamente, não havendo então o estágio larval aquático dos girinos (HADDAD; PRADO; 2005).

Dentre a variedade de modos reprodutivos, considera-se o modo com deposição dos ovos diretamente nos corpos d'água como aquele mais comum e basal dentre os anuros. Assim, outros modos representam um contínuo gradual de especializações associados com a irradiação adaptativa para os diversos ambientes terrestres (DUELLMAN; TRUEB 1994, HADDAD; PRADO 2005). Desta maneira, logo observa-se que, apesar dos anuros apresentarem modos reprodutivos diversificados, eles são altamente sensíveis e vulneráveis às variações que ocorrem no ambiente e muitas vezes são influenciados pela presença da água (HADDAD *et al.*, 2008; ROSSA-FERES *et al.*, 2011). Esta série de modos reprodutivos distintos reforça o pensamento de que existe uma forte ligação entre a riqueza de diferentes espécies com suas especializações particulares em um determinado local e à variabilidade climática que ali ocorre (DA SILVA *et al.*, 2012).

### **Mata Atlântica, anfíbios anuros e ameaças na conservação**

O domínio morfoclimático da Mata Atlântica é considerado um *hotspot* de conservação biológica e a segunda maior floresta tropical da América do Sul

(MITTERMEIER *et al.*, 1999; 2004). Estende-se por 1,5 milhões de km<sup>2</sup> ao longo da região costeira do Brasil, o oeste do Paraguai e Argentina e é composta por diferentes formações florestais, como a Floresta Ombrófila Densa, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Ombrófila Aberta, Floresta Estacional Semidecidual e Decidual (IBGE, 2004). Além de dispor de uma grande variedade de relevo, solo e clima, faz associação com distintos ecossistemas, como os manguezais, restingas, brejos e campos de altitude (BERTOLUCI; RODRIGUES, 2002; MORAES *et al.*, 2007).

Das diferentes formações florestais, a maior riqueza de espécies de anfíbios ocorre nas florestas úmidas, ou seja, em Florestas Ombrófilas Densas, caracterizadas por apresentarem alta densidade vegetal, composta por árvores emergentes de até 50 metros, samambaias, bromélias e trepadeiras que em conjunto com a serapilheira e as margens dos rios, proporcionam diversos tipos de ambientes úmidos que favorecem a ocupação e reprodução dos anfíbios anuros (HADDAD, *et al.*, 2013). Em função disso, a Mata Atlântica se tornou um mosaico ambiental heterogêneo que favoreceu a evolução de altas taxas de endemismo de espécies de anfíbios, em especial para os anuros, que encontraram um refúgio climático propício para seu desenvolvimento e diversificação (HADDAD; PRADO 2005; CRUMP, 2015).

O histórico de desmatamento descontrolado tem como consequência a perda da biodiversidade e redução da área florestal (BEEBEE, 1996). A complexidade que envolve a Mata Atlântica em relação a sua conservação induz a necessidade de estudos sobre os aspectos ecológicos e a regeneração da terra. Grande parte da fragmentação da Mata Atlântica se deve aos padrões de uso da terra, como o uso do solo pela agricultura e pecuária, a topografia e as estradas construídas em meio a floresta, que geram efeito negativo a longo prazo no ecossistema, como a fragmentação de habitat (FREITAS, *et al.*, 2010). Com isso, vemos que existem diversas pressões antropogênicas que facilitam o desmatamento e

ocasionam o desequilíbrio climático, hidrológico e o declínio populacional da biodiversidade (FROST *et al.*, 2006; FREITAS *et al.*, 2010; PRIMACK *et al.*, 2018).

O impacto causado pelo desmatamento pode ser interrompido pela regeneração natural da floresta ou pelo reflorestamento intencional. Embora isso pareça uma medida eficiente, leva a uma resposta vegetal com variados cenários ambientais e hierarquias organizacionais entre os organismos que ali vivem (WALTHER *et al.*, 2002). Assim, variações vegetacionais de uma região podem levar a diferentes composições de espécies em comunidades de anuros, de acordo com características específicas dos organismos para especializações reprodutivas arborícolas ou de áreas mais abertas, podendo então levar a homogeneização dos modos reprodutivos e consequentemente à redução da biodiversidade se uma área estiver mais degradada (HADDAD *et al.*, 2008; DA SILVA *et al.*, 2012).

Apesar de todas as ameaças à biodiversidade, os anfíbios são altamente diversos e correspondem ao grupo com maior taxa de endemismo entre todos os vertebrados existentes na Mata Atlântica, com uma porcentagem de espécies endêmicas que chega a 90%, considerada uma das maiores do mundo (DUELLMAN, 1999; HADDAD *et al.*, 2013). A maioria desta diversidade fica concentrada na região costeira, com padrões de distribuição e riqueza variados, assim como documentados por estudos macroecológicos e biogeográficos (e.g., DINIZ-FILHO *et al.*, 2009; VASCONCELOS *et al.*, 2014). A composição de diferentes habitats e microclimas associados aos diferentes níveis de umidade são considerados o principal mecanismo para essa diversificação, tornando os anuros excelentes bioindicadores. Além disso, os anuros estão entre os grupos mais ameaçados de extinção e ao mesmo tempo mais dependentes das condições ambientais propiciadas, por exemplo, pela Mata Atlântica, que apesar de ser uma região altamente diversa, é altamente ameaçada (MYERS *et al.*, 2000; CATENAZZI, 2015).

Na Mata Atlântica, os anuros podem apresentar modos reprodutivos basais e derivados entre as espécies e a distribuição e abundância de água podem influenciar diretamente no seu desenvolvimento, que muitas vezes depende da umidade ambiental (PRADO, *et al.*, 2005; VASCONCELOS *et al.*, 2010; DA SILVA *et al.*, 2012). Sendo assim, as alterações pluviométricas, em conjunto com a temperatura e outras características do ambiente (e.g., topografia, presença de diferentes tipos de florestas), podem ser preditores que exerceram uma pressão seletiva que provavelmente levou às diversificadas especializações reprodutivas de anuros nesta região (HODL, 1990; POMBAL JR; HADDAD, 2005). Deste modo, é importante considerar a composição de espécies e a localização geográfica como ferramentas para entender como a biodiversidade está organizada em uma determinada área (VASCONCELOS *et al.*, 2019). Hawkins *et al.* (2003) explicam que existem forças climáticas e físicas no ambiente que impulsionam e restringem os níveis de produtividade vegetal que, por sua vez, influenciam a biodiversidade. Assim, o equilíbrio aquático e energético no ambiente pode ocasionar variações no padrão de riqueza de anfíbios, como Vasconcelos *et al.* (2019) consideraram para amplas escalas espaciais. Estudos prévios mostram que comunidades de anuros predominantemente localizadas no sudeste e sul da Mata Atlântica brasileira apresentam diversidade de modos reprodutivos fortemente associados aos diferentes regimes climáticos, topografias e formações vegetais encontradas na Mata Atlântica (VASCONCELOS *et al.*, 2010; DA SILVA *et al.*, 2012). Desta maneira, a presente Dissertação tem o intuito dar seguimento a análise da diversidade reprodutiva de anuros da Mata Atlântica para toda sua extensão territorial, do nordeste ao sul do Brasil, tomando por base os trabalhos de Vasconcelos *et al.*, 2012 e Da Silva *et al.*, 2012, por meio da integração de Sistemas de Informação Geográfica, o uso de mapas de distribuição de espécies e de informações sobre modos reprodutivos disponíveis na literatura.

## **Objetivos**

O presente estudo teve como objetivo mapear e descrever os padrões geográficos de diversidade reprodutiva de anuros ao longo de toda a extensão da Mata Atlântica. Assim, separadamente para modos reprodutivos de ovos aquáticos e não-aquáticos, objetivou-se por determinar os gradientes de riqueza de modos reprodutivos e, posteriormente, identificar os principais preditores ambientais (i.e., variáveis climáticas, de disponibilidade de hábitat e de topografia) desta diversidade reprodutiva.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Dados das espécies e área de estudo**

A lista de anuros da Mata Atlântica compilada por Haddad *et al.* (2013) contém 529 espécies conhecidas. Considerando esta lista, os mapas de distribuição da maioria das espécies foram obtidos da base de dados da IUCN (2017) com a nomenclatura atualizada de acordo com Frost (2020). As espécies cujas informações sobre distribuição estavam ausentes da base de dados da IUCN (2017) (i.e., espécies recentemente descritas) tiveram seus pontos de ocorrências obtidos de acordo com buscas bibliográficas específicas e, finalmente realizamos a confecção de seus mapas de distribuição considerando o polígono mínimo convexo dos pontos de ocorrências disponíveis (e.g., GARCÍA-ROSELLÓ *et al.*, 2015). Tendo como base o procedimento realizado por Vasconcelos *et al.* (2014), os mapas foram sobrepostos em um sistema de grids de 50 x 50 km da Mata Atlântica, o que permitiu gerar uma matriz de presença/ausência com base na distribuição das espécies.

Foi realizada a identificação de cada tipo de modo reprodutivo das espécies de anuros de acordo com informações também contidas em Haddad *et al.* (2013). Com a informação dos modos reprodutivos e sobreposição de cada espécie no sistema de grids da Mata Atlântica, os dados foram organizados e separados em duas bases de dados: i) espécies com ovos aquáticos

(modos 1 a 16), e; ii) espécies com ovos não-aquáticos - terrestres ou arborícolas; modos 17 a 39 (*sensu* HADDAD; PRADO; 2005). Assim, geramos mapas de gradientes de diversidade reprodutiva utilizando 248 espécies com modos reprodutivos aquáticos e 101 espécies com ovos terrestres/arborícolas, separadamente (Anexo 1). Das 529 espécies, 180 não foram incluídas no mapeamento devido à ausência de dados sobre o tipo do modo reprodutivo.

### **Variáveis climáticas, topográficas e de estrutura de habitats**

Para identificar os diferentes preditores da diversidade reprodutiva de anuros, selecionamos diferentes variáveis ambientais que representam limites potenciais de tolerância fisiológica para o desenvolvimento dos ovos, barreiras físicas para dispersão das espécies e/ou preferências de habitat para determinado tipo de modo reprodutivo (e.g., VASCONCELOS *et al.* 2010, 2014; DA SILVA *et al.* 2012).

As variáveis de precipitação anual (PRECIP), sazonalidade da precipitação (PRECSEASO), temperatura média anual (TEMP) e sazonalidade da temperatura (TSEASO) foram obtidos do portal *Chelsa Climate* (resolução de ~1 km: <https://chelsa-climate.org/>), enquanto a medida de evapotranspiração atual anual (AET: *annual actual evapotranspiration*), que representa uma variável de balanço energético do ambiente (disponibilidade de água e energia) (HAWKINS, *et al.*, 2003), foi obtida na resolução de ~10 km na plataforma virtual *The Food and Agriculture Organization of the United Nations* (FAO): <<http://www.fao.org/geonetwork/srv/en/metadata.show?id=37233>>.

A medida de heterogeneidade topográfica (TOPO) foi considerada pelo desvio padrão da altitude média dentro de cada grid de 50 x 50 km da Mata Atlântica. Para tanto, este valor foi calculado baseado em dados de altitude a uma resolução de 1 x 1 km disponíveis no portal <<https://lta.cr.usgs.gov/GTOPO30>>.



Por último, a estrutura da vegetação foi analisada pela designação das diferentes formações vegetais reconhecidas na Mata Atlântica, considerando as florestas decíduas e semidecíduas (DECIDUOUS) e florestas úmidas (EVERGREEN), obtidas a partir da plataforma *EarthEnv* (<http://www.earthenv.org/>), também a uma resolução de 1 km<sup>2</sup>.

### **Análises estatísticas**

Para a identificação dos principais preditores da diversidade reprodutivas de anuros, geramos diferentes séries de modelos lineares generalizados (OLS: *Ordinary Least Squares*) que foram realizados considerando diferentes combinações de potenciais preditores, separadamente para a base de dados de ovos aquáticos e não-aquáticos. Especificamente, geramos: i) modelo completo, considerando todas as variáveis ambientais descritas anteriormente; ii) modelo climático, considerando somente variáveis climáticas; iii) modelo de energia, considerando AET e temperatura somente; iv) modelo de umidade, considerando somente variáveis de precipitação (precipitação e sazonalidade de precipitação); v) modelo de topografia; vi) modelo das estruturas de hábitat; vii) modelo considerando somente a variável AET; viii) modelo considerando somente a variável temperatura; ix) modelo considerando somente a variável temperatura sazonal; x) modelo considerando somente a variável precipitação anual; e xi) modelo considerando somente a variável precipitação sazonal. A seleção do modelo com maior poder preditivo foi baseada no critério de informação Akaike, corrigido para pequenas amostras (AICc: *Akaike Information Criterion corrected for small samples*), sendo que modelos com menores valores de AICc identificam os melhores modelos estatísticos (ver abordagens semelhantes em VASCONCELOS *et al.* 2014; BOARATTI & DA SILVA 2015).

As variáveis ambientais selecionadas no melhor modelo OLS descrito acima foram utilizados para realizar modelos simultâneos autorregressivos (SAR: *simultaneous*

*autoregressive models*; KISSLING & CARL, 2008). Este tipo de abordagem é espacialmente explícito, permitindo então a inclusão de resíduos espacialmente autocorrelacionados durante a geração dos modelos, o que não é considerado nos modelos lineares generalizados. Neste caso, utilizando correlogramas espaciais usando a métrica de Moran's I, consideramos um valor intermediário entre a primeira e segunda classe do correlograma espacial (i.e.,  $\alpha = 1.5$ ; pontos vizinhos separados por 50-100 km), pois estas foram as classes com maiores valores de correlação espacial para ambos MR com ovos aquáticos e não-aquáticos. Em resumo, esta análise dos modelos SAR foi realizada para retirar (ou minimizar) o efeito de autocorrelação espacial e identificar as variáveis ambientais que efetivamente contribuem para os padrões de riqueza dos MR (ver abordagem similar em VASCONCELOS *et al.*, 2019). As análises OLS, SAR e seleção de modelos pelo critério de informação Akaike foram realizados no software SAM (*Spatial Analysis in Macroecology*; RANGEL, *et al.* 2010).

## RESULTADOS

### Padrões de riqueza de MR

A diversidade reprodutiva por grid ao longo da Mata Atlântica variou de três a 12 MR aquáticos e de um a 12 MR não-aquáticos (Figura 1). Para ambos MR, a maior diversidade reprodutiva é encontrada na região costeira, enquanto menor variedade reprodutiva é encontrada na região interiorana da Mata Atlântica, sendo que um gradiente mais acentuado para este padrão é encontrado para os MR não-aquáticos (Figura 1).

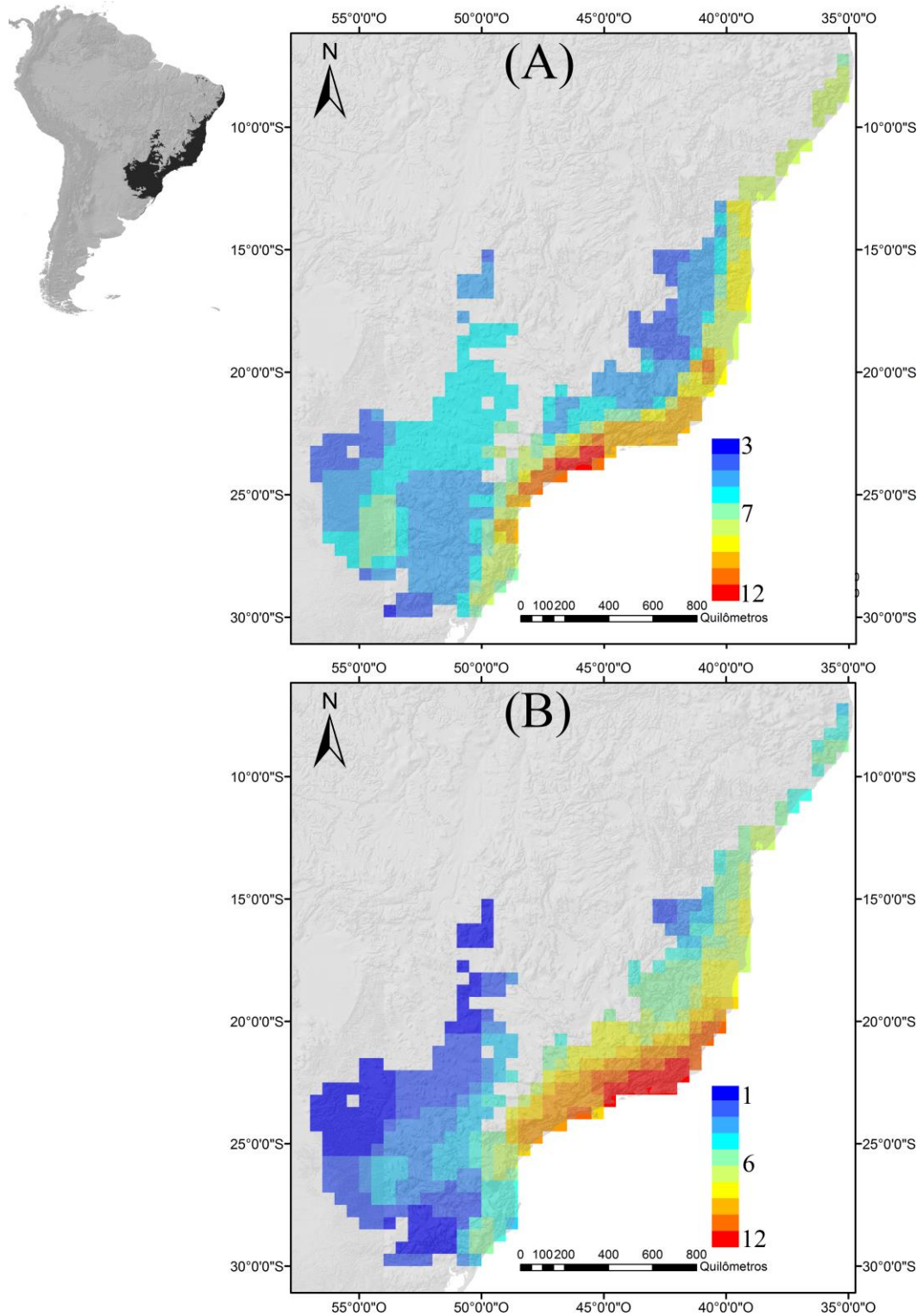


Figura 1 – Gradiente da diversidade de modos reprodutivos de anuros na Mata Atlântica para (A) modos reprodutivos aquáticos, e; (B) modos reprodutivos não-aquáticos.

### Modelos de correlação espacial entre modos reprodutivos e variáveis ambientais

Os resultados das análises para seleção de modelos OLS classificado pelo Critério de Informação Akaike (AICc) para MR aquáticos (Tabela 1) e MR não-aquáticos (Tabela 2) indicaram que os respectivos melhores modelos têm seis variáveis ambientais. Para MR aquáticos (Tabela 1), o melhor modelo possui as variáveis climáticas AET, TSEASO, PRECIP, a variável topográfica (TOPO) e as variáveis de estrutura de hábitat DECIDUOUS e EVERGREEN. Já o modelo para MR não-aquáticos (Tabela 2), as variáveis climáticas selecionadas foram AET, TEMP, TSEASO e PSEASO, a variável topográfica (TOPO) e a variável de estrutura de hábitat EVERGREEN.

Tabela 1 – Seleção de modelos lineares generalizados (OLS) para MR aquáticos. N° VAR = número de variáveis do respectivo modelo; AICc = Akaike Information Criterion corrected for small samples; AICc WI = modelo evidenciando o peso do suporte evidente para cada modelo.

<i>VARIÁVEIS</i>	<i>N° VAR.</i>	<i>AICc</i>	<i>AICc WI</i>
<i>AET+TOPO+TSEASO+PRECIP+DECIDUOUS+ EVERGREEN</i>	6	153.653	0.39
<i>AET+TOPO+TSEASO+PRECIP+PRECSEASO+ DECIDUOUS+EVERGREEN</i>	7	154.679	0.233
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PRECIP+ DECIDUOUS+EVERGREEN</i>	7	155.539	0.152
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PRECIP+PRECSEASO +DECIDUOUS+EVERGREEN</i>	8	156.119	0.114

Tabela 2 – Seleção de modelos lineares generalizados (OLS) para MR não-aquáticos. N° VAR = número de variáveis do respectivo modelo; AICc = Akaike Information Criterion corrected for small samples; AICc WI = modelo evidenciando o peso do suporte evidente para cada modelo.

<i>VARIÁVEIS</i>	N° VAR.	AICc	AICc WI
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PSEASO+EVERGREEN</i>	6	767.956	0.311
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PRECIP+PRECSEASO+EVERGREEN</i>	7	769.076	0.178
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PRECSEASO+DECIDUOUS+EVERGREEN</i>	7	769.286	0.16
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PRECSEASO</i>	5	769.919	0.117
<i>AET+TOPO+TEMP+TSEASO+PRECIP+PRECSEASO+DECIDUOUS+EVERGREEN</i>	8	770.289	0.097

Para os MR aquáticos, as seis variáveis ambientais explicaram a quantidade de variação relativamente semelhante entre os modelos OLS ( $r^2$  adj = 0.379,  $F = 48.301$ ,  $p < 0.001$ ) e os modelos SAR ( $r^2$  adj = 0.408,  $F = 43.021$ ,  $p < 0.001$ ), sendo que todas as variáveis foram consideradas importantes para os modelos de correlação, exceto a variável PRECIP para o modelo SAR (Tabela 3). Para os MR não-aquáticos, a variação total explicada pelos modelos OLS e SAR foram relativamente maiores do que para os modelos de MR aquáticos (OLS:  $r^2$  adj = 0.464,  $F = 68.211$ ,  $p = 0.00$ ; SAR:  $r^2$  adj = 0.535,  $F = 28.633$ ,  $p < 0.001$ ). No entanto os modelos SAR, que minimizam efeitos de autocorrelação espacial, foram mais específicos na identificação de somente três variáveis de importância na correlação em relação aos MR não-aquáticos (TOPO, TSEASO e EVERGREEN), enquanto os modelos OLS identificaram todas as variáveis tendo importância significativa (Tabela 3).

Tabela 3 - Valores de importância de cada variável correlacionada ( $\pm$  erro padrão) com modos reprodutivos aquáticos e modos reprodutivos não-aquáticos de acordo com os resultados dos modelos OLS e SAR. Valores em negrito ressaltam valores de coeficientes significativos ( $p < 0.05$ ).

<i>VARIÁVEIS</i>	<i>MODOS REPRODUTIVOS AQUÁTICOS</i>		<i>MODOS REPRODUTIVOS NÃO-AQUÁTICOS</i>	
	OLS	SAR	OLS	SAR
<i>INTERCEPT</i>	<b>5.735<math>\pm</math>0.413</b>	<b>2.46<math>\pm</math>0.061</b>	<b>2.083<math>\pm</math>0.025</b>	<b>1.602<math>\pm</math>0.127</b>
<i>AET</i>	<b>0.097<math>\pm</math>0.017</b>	<b>0.087<math>\pm</math>0.016</b>	<b>0.114<math>\pm</math>0.036</b>	0.045 $\pm$ 0.025
<i>TOPO</i>	<b>0.167<math>\pm</math>0.016</b>	<b>0.111<math>\pm</math>0.016</b>	<b>0.318<math>\pm</math>0.032</b>	<b>0.137<math>\pm</math>0.025</b>
<i>TEMP</i>	---	---	<b>-0.182<math>\pm</math>0.045</b>	-0.047 $\pm$ 0.038
<i>TSEASO</i>	<b>-0.964<math>\pm</math>0.123</b>	<b>-0.115<math>\pm</math>0.026</b>	<b>-0.338<math>\pm</math>0.044</b>	<b>-0.223<math>\pm</math>0.052</b>
<i>PRECIP</i>	<b>0.049<math>\pm</math>0.019</b>	0.02 $\pm$ 0.021	---	---
<i>PSEASON</i>	---	---	<b>0.172<math>\pm</math>0.046</b>	-0.059 $\pm$ 0.046
<i>DECIDUOUS</i>	<b>-0.076<math>\pm</math>0.019</b>	<b>-0.067<math>\pm</math>0.017</b>	---	---
<i>EVERGREEN</i>	<b>0.077<math>\pm</math>0.018</b>	<b>0.079<math>\pm</math>0.016</b>	<b>0.066<math>\pm</math>0.033</b>	<b>0.073<math>\pm</math>0.024</b>

Desta maneira, este estudo identificou que, independentemente do tipo de especialização reprodutiva (ovos aquáticos ou não-aquáticos), a maior diversidade reprodutiva localiza-se na região costeira da Mata Atlântica, predominantemente caracterizada pela presença de florestas ombrófilas em topografias acidentadas, com características climáticas geralmente úmidas, temperaturas amenas e menos sazonais. Por outro lado, o menor número de MR na região interiorana da Mata Atlântica do sudeste e sul do Brasil está associado às regiões contendo florestas semidecíduas, onde o clima é mais quente, sazonal e possuindo áreas topograficamente mais regulares do que na região costeira. Apesar da semelhança nos padrões de riqueza de MR aquáticos e não-aquáticos, a principal diferença encontrada entre eles é a presença de um gradiente mais acentuado de maior variedade de modos reprodutivos não-aquáticos na região costeira para uma menor variedade reprodutiva sentido interior do

continente. Assim, dentre os descritores ambientais selecionados, encontramos que a riqueza de MR aquáticos pode ser descrita por combinações gerais de clima, relevo e vegetação, enquanto os MR não-aquáticos são melhores descritos por variáveis específicas de sazonalidade de temperatura, quantidade de florestas ombrófilas e relevos acidentados.

## DISCUSSÃO

A maior variedade reprodutiva de anuros na região costeira da Mata Atlântica é basicamente semelhante aos padrões da riqueza de espécies deste grupo (VASCONCELOS *et al.* 2010; 2014). De fato, Da Silva *et al.* (2012) encontraram uma forte correlação entre a riqueza de espécies e número de modos reprodutivos em 27 comunidades de anuros ao longo da Mata Atlântica. Nestas comunidades o tipo de reprodução tem um padrão aninhado de distribuição e está correlacionada aos níveis de umidade ambiental. As localidades com poucos tipos de modos reprodutivos, principalmente localizados em regiões mais secas e no interior do continente, apresentam aqueles MR mais generalizados e difundidos entre os anuros, enquanto maior variedade e tipos únicos de reprodução são encontrados nas áreas mais úmidas ao longo da costa da Mata Atlântica. Apesar de utilizarmos variáveis ambientais e metodologias analíticas diferentes de Da Silva *et al.* (2012), nós também registramos a influência positiva de variáveis de umidade (e.g., AET, precipitação e presença de florestas ombrófilas) nos padrões de distribuição dos modos reprodutivos, assim como a influência de outros descritores ambientais.

A água e os níveis de umidade presentes no ambiente são principalmente importantes para o suprimento das necessidades fisiológicas das espécies de anuros (e.g., manutenção da pele úmida para realização de respiração cutânea) e para as necessidades reprodutivas (e.g., desenvolvimento de fases larvárias aquáticas ou manutenção de microambiente úmido para desenvolvimentos dos ovos e juvenis quando o desenvolvimento é direto; DUELLMAN &

TRUEB 1994; VASCONCELOS *et al.* 2010; HADDAD *et al.* 2013). Assim, a importância da água para os anuros no presente estudo se reflete na correlação dos modos reprodutivos aquáticos com variáveis de umidade, como evapotranspiração e a presença de florestas ombrófilas (i.e., florestas úmidas ou “sempre-verdes”). A quantidade de chuva propriamente dita só foi considerada importante nos modelos OLS, mas não quando a autocorrelação espacial é considerada nos modelos SAR; isto indica que nem sempre o volume de chuva por si só seja importante para a presença de maior variabilidade de modos reprodutivos aquáticos, e sim um balanço aquático-energético do ambiente que gera uma alta produtividade vegetal (i.e., altos valores do índice AET) e a presença de micro-ambientes úmidos proporcionados pela presença de florestas ombrófilas. Por exemplo, tais condições de umidade permanente podem ter sido ideais para o desenvolvimento e estabelecimento de espécies com os modos reprodutivos aquáticos onde a água se acumula em buracos de troncos de árvores ou plantas aéreas, como os modos 6, 8 e 14 (sensu HADDAD & PRADO, 2005). No caso dos modos reprodutivos não-aquáticos, o modelo SAR identificou a importância da variável umidade implícita na correlação positiva com a presença de florestas ombrófilas. Desta forma, a presença da água na escala pontual dos diferentes micro-habitats úmidos, que são proporcionados pela estrutura heterogênea das florestas úmidas, se torna evidentemente importante para o desenvolvimento e estabelecimento de especializações reprodutivas de ovos não-aquáticos, como o desenvolvimento direto de ovos terrestres no chão das matas úmidas (MR 23) ou em estruturas arbóreas (MR 27) (HADDAD & PRADO, 2005; HADDAD *et al.* 2013).

A oscilação da temperatura ao longo do ano foi um importante preditor dos modos reprodutivos aquáticos e não-aquáticos da Mata Atlântica. Isso significa que nas regiões onde ocorrem menor variação de temperatura ao longo do ano, maior é o número de modos reprodutivos e da diversidade de anuros. Com a maior estabilidade da temperatura,



presumimos que os anuros têm ambientes de reprodução mais úmidos ou com água constante e, portanto, diferentes formas reprodutivas podem estar presentes em tal região. Este resultado evidencia a importância de um ambiente climaticamente mais estável, como é o caso da região costeira da Mata Atlântica de floresta ombrófila, onde a diversidade de modos reprodutivos foi maior. Alternativamente, áreas mais quentes e com sazonalidade mais pronunciada na região interiorana da Mata Atlântica são caracterizadas por abrigar menor número de variedades reprodutivas, tal como o MR 1 que é o mais típico e generalizado em anuros (i.e., ovos e girinos exotróficos em água parada) ou modos reprodutivos de espécies amplamente distribuídas e com deposições dos ovos aquáticos (e.g., *Physalaemus cuvieri* apresentando MR 11) ou não-aquáticos (e.g., *Leptodactylus fuscus* apresentando MR 30) em ninhos de espuma para evitar a dessecação dos ovos nestes ambientes climaticamente mais estressantes (HADDAD & PRADO, 2005).

A variável topografia também foi identificada como um importante preditor da variabilidade dos modos reprodutivos, tanto para MR aquáticos quanto para MR não-aquáticos. Carnaval e Moritz (2008) argumentam que o soerguimento de cadeias de montanha da Mata Atlântica possivelmente atuou como barreiras geográficas que, em última instância, favoreceu a especiação alopátrica de diversas espécies microendêmicas nesta região. Apesar do soerguimento de montanhas favorecer a diversificação biológica (RANGEL *et al.* 2018), este fato por si só parece não estar desvinculado a outros fatores causais que podem ter favorecido a alta diversidade reprodutiva de anuros na Mata Atlântica. Uma alta diversidade de modos reprodutivos em anuros depende da presença de diferentes ambientes aquáticos e/ou úmidos. Assim, presume-se que, antes do soerguimento de montanhas, os indivíduos de populações de uma determinada espécie ancestral mantinham o fluxo gênico entre eles e, desta maneira, mantinham os comportamentos e hábitos reprodutivos entre eles. A disjunção de populações pelo soerguimento de montanhas, mas com a presença constante de ambientes

úmidos ou microambientes aquáticos proporcionados pela heterogeneidade florestal, foi um cenário que presumivelmente favoreceu não somente a diferenciação genética e formação de novas espécies, mas também as explorações diferenciais do ambiente para fins reprodutivos para estas diferentes espécies sendo formadas. Se este cenário evolutivo tivesse ocorrido com a ausência de florestas úmidas ou de umidade ambiental constante, poderíamos supor que ainda assim poderia existir uma relativa alta diversidade de anuros decorrente de especiações alopátricas, mas com a maioria das espécies exibindo modos reprodutivos mais simplificados e/ou genéricos, como os modos reprodutivos aquáticos com deposição dos ovos diretamente nas águas de ambientes aquáticos maiores (ambientes lênticos: MR-1; ambientes lóticos: MR-2) ou modos reprodutivos não-aquáticos com deposição dos ovos em ninhos de espumas em tocas subterrâneas (MR- 30 e 32). Somado a isso, é importante salientar que as regiões topograficamente acidentadas da Mata Atlântica presumivelmente funcionaram como refúgios climáticos usados por várias espécies ao longo das mudanças climáticas históricas, o que provavelmente favoreceu a existência de alta diversidade de espécies (CARNAVAL E MORITZ, 2008; LOURENÇO-DE-MORAES, *et al.*, 2019) e de alta variedade de modos reprodutivos (presente estudo).

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

O presente estudo identificou que as variações na presença de florestas úmidas, a variação na temperatura ao longo do ano e a topografia são importantes preditores ambientais da diversidade reprodutiva e distribuição das espécies de anuros da Mata Atlântica. A utilização de diferentes abordagens de modelos correlativos nos permitiu identificar que, em modelos que consideram a autocorrelação espacial (e.g., SAR) variáveis ambientais específicas são os principais preditores dos modos reprodutivos com ovos não-aquáticos, enquanto um conjunto generalizado destas variáveis foram identificados como os preditores de modos reprodutivos com ovos aquáticos. Desta forma, salientamos que o monitoramento

destas variáveis ambientais *in situ*, tais como a quantificação de florestas ombrófilas restantes de uma paisagem fragmentada ou detecção de tendências de alterações de variáveis climáticas específicas (e.g., aumento de temperatura em virtude das mudanças climáticas atual), são de extrema importância para identificar quais seriam os limiares destas variáveis que podem tornar a conservação destas espécies em estágios críticos (VASCONCELOS; PRADO, 2019) e, então, identificar a partir de que ponto uma variação ambiental pode ser mais provável de levar uma espécie à extinção (e.g., RUEDA *et al.* 2015). Assim, mais do que monitorar variações climáticas e de fragmentação de áreas naturais, identificar os limiares destas variáveis no qual os organismos podem deixar de existir é essencial para elaboração de planos efetivos de conservação. Finalmente, futuros estudos integrando a biogeografia da conservação e variabilidade reprodutiva de anuros da Mata Atlântica podem ser abordagens promissoras para a preservação destes animais neste domínio morfoclimático tão diverso.

**REFERÊNCIAS**

- ALLEN, A. P.; GILLOOLY, J. F. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. **Ecology letters**, v. 9, n. 8, p. 947-954, 2006.
- BEEBEE, T. J. C. Ecology and conservation of amphibians. **Chapman & Hall**, v. 2, p. 214, 1996.
- BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M. T. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 42, n. 11, p. 287-297, 2002.
- CARNAVAL, A. C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 7, p. 1187-1201, 2008.
- CATENAZZI, A. State of the world's amphibians. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 40, p. 91-119, 2015.
- CHELSEA. **Climatologies at high resolution for the earth's land surface áreas**. Disponível em: <<https://chelsea-climate.org/>>. Acesso em: mai 2019.
- CRUMP, M. L. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. **Journal of Herpetology**, v. 49, n. 1, p. 1-16, 2015.
- DA SILVA, F. R.; ALMEIDA-NETO, M.; DO PRADO, V. H. M.; HADDAD, C. F. B.; ROSSA-FERES, D. C. Humidity levels drive reproductive modes and phylogenetic diversity of amphibians in the Brazilian Atlantic Forest. **Journal of Biogeography**, v. 39, n. 9, p. 1720-1732, 2012.

DE SÁ, F. P.; HADDAD, C.F.B.; GRAY, M. M, VERDADE, V. K.; THOMÉ, M. T. C.; RODRIGUES, M. T.; ZAMUDIO, K. R. Male-male competition and repeated evolution of terrestrial breeding in Atlantic coastal forest frogs. **Evolution**. v. 74 p. 459–475, 2019.

DINIZ-FILHO; J. A. F.; BINI, L. M.; OLIVEIRA. G.; BARRETO; B. S.; DA SILVA; M. M. F. P.; TERRIBILE, L. C.; RANGEL T. F. L. V. B.; PINTO, M. P.; SOUSA, N. P. R. L. C. VIEIRA G., MELO A. S.; MARCO JÚNIOR, P.; VIEIRA, C. M.; BLAMIRE D.; BASTOS R. P.; CARVALHO, P.; FERREIRA, L. G.; TELLES, M. P. C.; RODRIGUES F. M.; MELO E SILVA, D.; SILVA JR, J. N.; SOARES, T. N. Macroecologia, biogeografia e áreas prioritárias para conservação no cerrado. **O ecologia Brasiliensis**. p.470-497, 2009.

DUELLMAN, W. E. Global distribution of amphibians: patterns, conservation and future challenges. In W. E. Duellman (Ed.), *Patterns of Distribution of Amphibians: A global perspective* (pp. 1–30). Baltimore, MD: The John Hopkins University Press, 1999.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. The Johns Hopkins University Press, p. 670, 1994.

EARTHENV. **Global, remote-sensing supported environmental layers for assessing status and trends in biodiversity, ecosystems, and climate**. Disponível em: (<http://www.earthenv.org/>) Acesso em: jun. 2019.

EMBRAPA. Medidas para o controle de fatores de degradação ambiental. **Portal Embrapa** (Versão 3.93.0) p. 2. Disponível em: <<https://www.embrapa.br/codigo-florestal/regeneracao-natural-sem-manejo/controle-de-fatores-de-degradacao>>. Acesso em: 20 nov. 2020.

FAO. **The Food and Agriculture Organization of the United Nations**. Disponível em: <<http://www.fao.org/geonetwork/srv/en/metadata.show?id=37233>>. Acesso em: jun. 2019.

FREITAS, S. R.; HAWBAKER, T. J.; METZGER, J. P. Effects of roads, topography, and land use on forest cover dynamics in the Brazilian Atlantic Forest. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 3, p. 410-417, 2010.

FROST, D. R. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 6.0 (10/2020). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Anura>. **American Museum of Natural History**, New York, USA, 2020.

FROST, D. R.; GRANT, T.; FAIVOVICH, J.; BAIN, R. H.; HAAS, A.; HADDAD, C. F. B.; DE SÁ, R. O.; CHANNING, A.; WILKINSON, M.; DONNELLAN, S. C.; RAXWORTHY, C. J.; CAMPBELL, J. A.; BLOTTO, B. L.; MOLER, P.; DREWES, R. C.; NUSSBAUM, R. A.; LYNCH, J. D.; GREEN, D. M.; WHEELER, W. C. The amphibian tree of life. **Bulletin of the American Museum of natural History**, v. 2006, n. 297, p. 1-291, 2006.

GARCÍA-ROSELLÓ, E.; GUISANDE, C.; MANJARRÉS-HERNÁNDEZ, A.; GONZÁLEZ-DACOSTA, J.; HEINE, J.; PELAYO-VILLAMIL, P.; GONZÁLEZ-VILAS, L.; VARI, R. P.; VAAMONDE, A.; GRANADO-LORENCIO, C.; LOBO, J. M. Can we derive macroecological patterns from primary Global Biodiversity Information Facility data?. **Global Ecology and Biogeography**, v. 24, n. 3, p. 335-347, 2015.

HADDAD, C. F. B.; GIOVANELLI, J. G. R.; ALEXANDRINO, J. O aquecimento global e seus efeitos na distribuição e declínio dos anfíbios. **Dimensão Zoológica**. Departamento de Zoologia, IB, UNESP, 2008.

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.; LOEBMANN, D.; GASPARINI, J. L.; SAZIMA, I. **Guide to the amphibians of the Atlantic Forest: Diversity and biology**. Anolis Books. 2013.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, v. 165, p. 131–137, 1969.

HAWKINS, B. A., FIELD, R., CORNELL, H. V., CURRIE, D. J., GUÉGAN, J. F., KAUFMAN, D. M., KERR, J. T., MITTELBAACH, G. G., OBERDORFF, T., O'BRIEN, E. M., PORTER, E. E., & TURNER, J. R. G. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. **Ecology**, v. 84, p. 3105–3117, 2003.

HODL, W. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. **Fortschritte der Zoologie**. v. 38, p. 41-60, 1990.

IBGE. **Mapas de bioma e de vegetação**. mai. 2004. Disponível em: <<https://ww2.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>> Acesso em: abr. 2019.

IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species**. v. 2017-3, 2017. Disponível em: <<http://www.iucnredlist.org>>. Acesso em: abr. 2019.

KISSLING, W. D.; CARL, G. Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. **Global Ecol Biogeogr**. v. 17, p. 59–71, 2008.

LOURENÇO-DE-MORAES, R.; CAMPOS, F.S.; FERREIRA, R.B.; SOLÉ, M.; BEARD, K.H.; BASTOS, R. P. Back to the future: conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. **Biodivers Conserv**. v. 28, p. 1049–1073, 2019.

LOYOLA, R. D.; LEMES P.; FALEIRO, F. V.; TRINDADE-FILHO, J., MACHADO, R. B. Severe Loss of Suitable Climatic Conditions for Marsupial Species in Brazil: Challenges and Opportunities for Conservation. **Plos One**. v. 7, n. 9, 2012.

MITTELBACH, G. G.; SCHEMSKE, D. W.; CORNELL, H. V.; ALLEN, A. P.; BROWN, J. M.; BUSH, M. B.; HARRISON, S. P.; HURLBERT, A. H.; KNOWLTON, N.; LESSIOS, H. A.; MCCAIN, C. M.; MCCUNE, A. R.; MCDADE, L. A.; MCPEEK, M. A.; NEAR, T. J.; PRICE, T. D.; RICKLEFS, R. E.; ROY, K.; SAX, D. F., SCHLUTER, D.; SOBE, J. M.; TURELLI, M. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. **Ecology letters**, v. 10, n. 4, p. 315-331, 2007.

MITTERMEIER, R. A.; GIL, P. R.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J.; BROOKS, J.; MITTERMEIER, C. G.; LAMOURUX, J.; FONSECA, G. A. B. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. **Cemex**. p. 390, 2004.

MITTERMEIER, R. A., MYERS, N., MITTERMEIER, C. G., & ROBLES GIL, P. Hotspots: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. **Cemex**, SA, Agrupación Sierra Madre, SC, 1999.

MORAES, R. A.; SAWAYA, R. J.; BARRELLA, W. Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 27-36, 2007.

MYERS, N.; MITTERMEYER R. A.; MITTERMEYER C. G.; FONSECA G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hot spots for conservation priorities. **Nature**. **London**, v. 404, p.853-858, 2000.

POMBAL JR., J. P.; HADDAD, C. F. B. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**. v. 45., p. 201-213, 2005.



PRADO, C. P. A.; UETANABARO, M.; HADDAD, C. F. B. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans. **Amphibia-Reptilia** v. 26, p. 211–221, 2005.

PRIMACK, R. B., MILLER-RUSHING, A. J., CORLETT, R. T., DEVICTOR, V., JOHNS, D. M., LOYOLA, R.; HASS, B.; PAKEMAN, R. J.; PEJCHAR, L. Biodiversity gains? The debate on changes in local- vs global-scale species richness. **Biological Conservation**, v. 219, p. A1–A3, 2018.

PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. Biologia da conservação. In: **Biologia da conservação**, p. 327-327, 2006.

RANGEL, T. F., DINIZ-FILHO, J. A. F. AND BINI, L. M. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. – **Ecography**, v. 33, p. 46–50, 2010.

RANGEL, T. F., EDWARDS, N. R., HOLDEN, P. B., DINIZ-FILHO, J. A. F., GOSLING, W. D., COELHO, M. T. P., CASSEMIRO, F. A. S., RAHBEK, C., & COLWELL, R. K. Modeling the ecology and evolution of biodiversity: Biogeographical cradles, museums, and graves. **Science**, v. 361 (6399), 2018.

ROSSA-FERES, D.C., SAWAYA, R.J., FAIVOVICH, J., GIOVANELLI, J.G.R., BRASILEIRO, C.A., SCHIESARI, L., ALEXANDRINO, J. & HADDAD, C.F.B. Amphibians of São Paulo State, Brazil: state-of-art and perspectives. **Biota Neotropica**, v. 11, p.47-66, 2011.

RUEDA, M., MORENO-SAIZ, J. C., MORALES-CASTILLA, I., ALBUQUERQUE, F. S., FERRERO, M. & RODRÍGUEZ, M. Á. Detecting fragmentation and extinction thresholds in forest ground plant species. **Plos One**, v. 10, n. 5, 2015.

SALTHER S. N.; DUELLMAN W. E. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. ed. **Evolutionary Biology of the Anurans**. University of Missouri Press, p. 229–249, 1973.

SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. *Biodivers Conserv*, v. 24, p. 2319–2331, 2015.

SILVA, N. R.; BERNECK, B. V. M.; DA SILVA, H. R.; HADDAD, C. F. B.; ZAMUDIO, K. R.; MOTT, T.; NALI, R. C.; PRADO, C. P. A. Egg-laying site, fecundity and degree of sexual size dimorphism in frogs. **Biological Journal of the Linnean Society**, 2020.

VÁGI, B.; VÉGVÁRI, Z.; LIKER, A., FRECKLETON, R. P.; SZÉKEL, Y. T. Parental care and the evolution of terrestriality in frogs. *Proceedings. Biological sciences*, v. 286, 2019.

VASCONCELOS, T. S.; DA SILVA, F. R., DOS SANTOS, T. G., PRADO, V. H.; PROVETE, D. B. Biogeographic Patterns of South American Anurans. **Springer**, 2019.

VASCONCELOS, T. S.; PRADO, V. H.M. Climate change and opposing spatial conservation priorities for anuran protection in the Brazilian hotspots. **Journal for Nature Conservation**, v. 49, p. 118-124, 2019.

VASCONCELOS, T. S.; PRADO, V. H. M.; DA SILVA, F. R.; HADDAD, C. F. B. Biogeographic distribution patterns and their correlates in the diverse frog fauna of the Atlantic Forest hotspot. **Plos One**, v. 9, p .e104130, 2014.

VASCONCELOS, T. S.; SANTOS, T. G.; HADDAD, C. F. B.; ROSSA-FERES, D. C. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 26, n. 4, p. 423-432, 2010.

VASCONCELOS, T. S.; SANTOS, T. G. ; ROSSA-FERES, D. C. ; Haddad, C.F.B .  
Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from  
southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, v. 87, p. 699-707, 2009.

WALTHER, G. R.; POST, E.; CONVEY, P. MENZEL; A., PARMESAN, C.; BEEBEE, T.  
J.; FROMENTIN, J. M.; HOEGH-GULDBERG, O.; BAIRLEIN, F. Ecological responses to  
recent climate change. **Nature**, v. 416, n. 6879, p. 389-395, 2002.

WAKE, D. B.; KOO, M. S. Primer: amphibians. **Curr Biol** v. 28, p. 1221-1242, 2018.

WIENS, J. J.; DONOGHUE, M. J. Historical biogeography, ecology and species  
richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 19, n. 12, p. 639-644, 2004.

## ANEXOS

## ANEXO 1. Lista de espécies de anuros da Mata Atlântica com modos reprodutivos aquáticos.

<b>Espécie</b>	<b>MR</b>	<b>Espécie</b>	<b>MR</b>
<i>Aparasphenodon_arapapa</i>	6	<i>Chiasmocleis_carvalhoi</i>	1
<i>Aparasphenodon_brunoi</i>	1	<i>Chiasmocleis_leucosticta</i>	10
<i>Aplastodiscus_albofrenatus</i>	5	<i>Chiasmocleis_schubarti</i>	1
<i>Aplastodiscus_albosignatus</i>	5	<i>Crossodactylodes_bokermanni</i>	6
<i>Aplastodiscus_arildae</i>	5	<i>Crossodactylus_aeneus</i>	3
<i>Aplastodiscus_cavicola</i>	5	<i>Crossodactylus_caramaschii</i>	3
<i>Aplastodiscus_cochranae</i>	5	<i>Crossodactylus_dispar</i>	3
<i>Aplastodiscus_ehrhardti</i>	5	<i>Crossodactylus_gaudichaudii</i>	3
<i>Aplastodiscus_eugenioi</i>	5	<i>Crossodactylus_grandis</i>	3
<i>Aplastodiscus_flumineus</i>	5	<i>Crossodactylus_schmidti</i>	3
<i>Aplastodiscus_ibirapitanga</i>	5	<i>Dasypops_schirchi</i>	1
<i>Aplastodiscus_leucopygius</i>	5	<i>Dendrophryniscus_berthalutzae</i>	8
<i>Aplastodiscus_perviridis</i>	5	<i>Dendrophryniscus_brevipollicatus</i>	8
<i>Aplastodiscus_sibilatus</i>	5	<i>Dendrophryniscus_carvalhoi</i>	8
<i>Aplastodiscus_weygoldti</i>	5	<i>Dendrophryniscus_krausae</i>	8
<i>Arcovomer_passarellii</i>	1	<i>Dendropsophus_anceps</i>	1
<i>Bokermannohyla_astarteae</i>	6	<i>Dendropsophus_bipunctatus</i>	1
<i>Bokermannohyla_capra</i>	2	<i>Dendropsophus_branneri</i>	1
<i>Bokermannohyla_caramaschii</i>	2	<i>Dendropsophus_elegans</i>	1
<i>Bokermannohyla_carvalhoi</i>	2	<i>Dendropsophus_giesleri</i>	1
<i>Bokermannohyla_circumdata</i>	1_2	<i>Dendropsophus_meridianus</i>	1
<i>Bokermannohyla_gouveai</i>	1_2	<i>Dendropsophus_microps</i>	1
<i>Bokermannohyla_hylax</i>	4	<i>Dendropsophus_minutus</i>	1
<i>Bokermannohyla_luctuosa</i>	2_4	<i>Dendropsophus_nahdereri</i>	1
<i>Bokermannohyla_martinsi</i>	2	<i>Dendropsophus_nanus</i>	1
<i>Ceratophrys_aurita</i>	1	<i>Dendropsophus_novaisi</i>	1
<i>Chiasmocleis_alagoana</i>	1	<i>Dendropsophus_oliveirai</i>	1
<i>Chiasmocleis_atlantica</i>	1	<i>Dendropsophus_pseudomeridianus</i>	1
<i>Chiasmocleis_capixaba</i>	1	<i>Dendropsophus_sanborni</i>	1

<b>Espécie</b>	<b>MR</b>	<b>Espécie</b>	<b>MR</b>
<i>Dendropsophus_seniculus</i>	1	<i>Hypsiboas_laticriatus</i>	2
<i>Dendropsophus_soaresi</i>	1	<i>Hypsiboas_leptolineatus</i>	1_2
<i>Dendropsophus_studerae</i>	1	<i>Hypsiboas_marginatus</i>	2
<i>Elachistocleis_cesarii</i>	1	<i>Hypsiboas_pardalis</i>	4
<i>Elachistocleis_erythrogaster</i>	1	<i>Hypsiboas_polytaenius</i>	1
<i>Frostius_bernambucensis</i>	8	<i>Hypsiboas_pombali</i>	1_2
<i>Hylodes_asper</i>	3	<i>Hypsiboas_prasinus</i>	1_2
<i>Hylodes_babax</i>	3	<i>Hypsiboas_pulchellus</i>	1
<i>Hylodes_cardosoi</i>	3	<i>Hypsiboas_punctatus</i>	1_2
<i>Hylodes_charadranaetes</i>	3	<i>Hypsiboas_raniceps</i>	1
<i>Hylodes_lateristrigatus</i>	3	<i>Hypsiboas_semiguttatus</i>	1_2
<i>Hylodes_nasus</i>	1	<i>Hypsiboas_semilineatus</i>	1_2
<i>Hylodes_ornatus</i>	3	<i>Hypsiboas_stellae</i>	1_2
<i>Hylodes_perere</i>	3	<i>Hylodes_otavioi</i>	3
<i>Hylodes_phyllodes</i>	3	<i>Hylodes_perplicatus</i>	3
<i>Hylodes_regius</i>	3	<i>Itapotihyla_langsdorffii</i>	1
<i>Hylodes_sazimai</i>	3	<i>Leptodactylus_flavopictus</i>	13
<i>Hyophryne_histrio</i>	1	<i>Leptodactylus_labyrinthicus</i>	11
<i>Hypsiboas_albomarginata</i>	1	<i>Leptodactylus_latrans</i>	11
<i>Hypsiboas_albopunctata</i>	1	<i>Leptodactylus_natalensis</i>	13
<i>Hypsiboas_atlanticus</i>	1_2	<i>Leptodactylus_podicipinus</i>	13
<i>Hypsiboas_bischoffi</i>	1	<i>Leptodactylus_vastus</i>	11
<i>Hypsiboas_caipora</i>	2	<i>Leptodactylus_viridis</i>	11
<i>Hypsiboas_caingua</i>	1	<i>Limnomedusa_macroglossa</i>	1
<i>Hypsiboas_crepitans</i>	4	<i>Lithobates_palmipes</i>	1
<i>Hypsiboas_curupi</i>	2	<i>Macrogenioglottus_alipioi</i>	1
<i>Hypsiboas_exastis</i>	4	<i>Melanophryniscus_admirabilis</i>	1
<i>Hypsiboas_faber</i>	1_4	<i>Melanophryniscus_cambaraensis</i>	1
<i>Hypsiboas_guentheri</i>	1	<i>Melanophryniscus_dorsalis</i>	1
<i>Hypsiboas_joaquini</i>	2	<i>Melanophryniscus_moreirae</i>	1

<b>Espécie</b>	<b>MR</b>	<b>Espécie</b>	<b>MR</b>
<i>Melanophryniscus_simplex</i>	2	<i>Physalaemus_olfersii</i>	11
<i>Melanophryniscus_tumifrons</i>	1	<i>Physalaemus_signifer</i>	11_28
<i>Melanophryniscus_vilavelhensis</i>	6	<i>Physalaemus_spiniger</i>	11_14_28
<i>Odontophrynus_americanus</i>	1	<i>Pipa_carvalhoi</i>	15
<i>Odontophrynus_carvalhoi</i>	2	<i>Proceratophrys_appendiculata</i>	1_2
<i>Odontophrynus_maisuma</i>	1	<i>Proceratophrys_renalis</i>	2
<i>Paratelmatobius_cardosoi</i>	1	<i>Proceratophrys_sanctaritae</i>	2
<i>Paratelmatobius_gaigeae</i>	1	<i>Proceratophrys_avelinoi</i>	2
<i>Phyllodytes_acuminatus</i>	6	<i>Proceratophrys_bigibbosa</i>	2
<i>Phyllodytes_edelmoi</i>	6	<i>Proceratophrys_boiei</i>	1_2
<i>Phyllodytes_gyrinaethes</i>	6	<i>Proceratophrys_brauni</i>	2
<i>Phyllodytes_kautskyi</i>	6	<i>Proceratophrys_cristiceps</i>	2
<i>Phyllodytes_luteolus</i>	6	<i>Proceratophrys_laticeps</i>	1_2
<i>Phyllodytes_melanomystax</i>	6	<i>Proceratophrys_melanopogon</i>	2
<i>Phyllodytes_tuberculosis</i>	6	<i>Proceratophrys_schirchi</i>	2
<i>Phyllodytes_wuchereri</i>	6	<i>Proceratophrys_subguttata</i>	2
<i>Physalaemus_aguirrei</i>	11	<i>Pseudis_bolbodactyla</i>	1
<i>Physalaemus_atlanticus</i>	11_28	<i>Pseudis_cardosoi</i>	1
<i>Physalaemus_crombiei</i>	11_28	<i>Pseudis_fusca</i>	1
<i>Physalaemus_cuvieri</i>	11	<i>Pseudis_minuta</i>	1
<i>Physalaemus_feioi</i>	11	<i>Pseudopaludicola_falcipes</i>	1
<i>Physalaemus_lateristriga</i>	11	<i>Rhinella_abei</i>	1_2
<i>Physalaemus_olfersii</i>	11	<i>Rhinella_achavali</i>	1
<i>Physalaemus_erikae</i>	11	<i>Rhinella_crucifer</i>	1_2
<i>Physalaemus_jordanensis</i>	11	<i>Rhinella_dorbignyi</i>	1
<i>Physalaemus_kroyeri</i>	11	<i>Rhinella_fernandezae</i>	1
<i>Physalaemus_lisei</i>	11	<i>Rhinella_granulosa</i>	1
<i>Physalaemus_maculiventris</i>	11	<i>Rhinella_henseli</i>	1_2
<i>Physalaemus_maximus</i>	11	<i>Rhinella_hoogmoedi</i>	1
<i>Physalaemus_moreirae</i>	11	<i>Rhinella_icterica</i>	1_2
<i>Physalaemus_nanus</i>	11_28	<i>Rhinella_jimi</i>	1
<i>Physalaemus_obtectus</i>	11	<i>Rhinella_ornata</i>	1_2

<b>Espécie</b>	<b>MR</b>	<b>Espécie</b>	<b>MR</b>
<i>Rhinella_pygmaea</i>	1	<i>Scinax_tymbamirim</i>	1
<i>Rhinella_schneideri</i>	1_2	<i>Scinax_littoralis</i>	1
<i>Scinax_agilis</i>	1_4	<i>Scinax_littoreus</i>	6
<i>Scinax_albicans</i>	2	<i>Scinax_longilineus</i>	2
<i>Scinax_alter</i>	2	<i>Scinax_luizotavioi</i>	1_2
<i>Scinax_angrensis</i>	1	<i>Scinax_machadoi</i>	2
<i>Scinax_argyreornata</i>	1	<i>Scinax_obtriangulatus</i>	2
<i>Scinax_ariadne</i>	2	<i>Scinax_pachycrus</i>	1
<i>Scinax_aromothyella</i>	1	<i>Scinax_perereca</i>	1
<i>Scinax_auratus</i>	1	<i>Scinax_perpusillus</i>	6
<i>Scinax_belloni</i>	2	<i>Scinax_ranki</i>	1
<i>Scinax_brieni</i>	2	<i>Scinax_rizibilis</i>	1
<i>Scinax_caldarum</i>	1	<i>Scinax_similis</i>	1
<i>Scinax_carnevallii</i>	1	<i>Scinax_squalirostris</i>	1
<i>Scinax_catharinae</i>	1	<i>Scinax_trapicheiroi</i>	1
<i>Scinax_crospedospilus</i>	1	<i>Scinax_uruguayus</i>	1
<i>Scinax_cuspidatus</i>	1	<i>Scinax_v-signatus</i>	1
<i>Scinax_duartei</i>	1	<i>Scinax_x-signatus</i>	1
<i>Scinax_eurydice</i>	1	<i>Scythrophrys_sawayae</i>	1
<i>Scinax_flavoguttatus</i>	2	<i>Sphaenorhynchus_caramaschii</i>	1
<i>Scinax_fuscomarginatus</i>	1	<i>Sphaenorhynchus_palustris</i>	1
<i>Scinax_fuscovarius</i>	1	<i>Sphaenorhynchus_planicola</i>	1
<i>Scinax_granulatus</i>	1	<i>Sphaenorhynchus_prasinus</i>	1
<i>Scinax_hayii</i>	1	<i>Sphaenorhynchus_surdus</i>	1
<i>Scinax_heyeri</i>	2	<i>Stereocyclops_incrassatus</i>	1
<i>Scinax_hiemalis</i>	1	<i>Stereocyclops_parkeri</i>	1
<i>Scinax_humilis</i>	1	<i>Trachycephalus_atlas</i>	1
<i>Scinax_littoralis</i>	1	<i>Trachycephalus_dibernardoii</i>	1
<i>Scinax_imbegue</i>	1	<i>Trachycephalus_imitatrix</i>	1
<i>Scinax_inspersatus</i>	6	<i>Trachycephalus_lepidus</i>	1
<i>Scinax_juncae</i>	1	<i>Trachycephalus_mesophaeus</i>	1
<i>Scinax_strigilatus</i>	1_2	<i>Trachycephalus_nigromaculatus</i>	1_2

<b>Espécie</b>	<b>MR</b>
<i>Xenohyla_truncata</i>	1
<i>Trachycephalus_typhoni</i>	1
<i>Trachycephalus_typhoni</i>	1

**ANEXO 2.** Lista de espécies de anuros da Mata Atlântica com modos reprodutivos não aquáticos.

<b>Espécies</b>	<b>MR</b>	<b>Espécies</b>	<b>MR</b>
<i>Adelophryne_pachydactyla</i>	23	<i>Cycloramphus_brasiliensis</i>	19
<i>Allobates_olfersioides</i>	20	<i>Cycloramphus_eleutherodactylus</i>	21
<i>Adenomera_ajurauna</i>	32	<i>Cycloramphus_izecksohni</i>	19
<i>Adenomera_araucaria</i>	32	<i>Cycloramphus_dubius</i>	19
<i>Adenomera_bokermanni</i>	32	<i>Cycloramphus_juimirim</i>	19
<i>Adenomera_marmorata</i>	32	<i>Cycloramphus_lutzorum</i>	19
<i>Adenomera_nana</i>	32	<i>Cycloramphus_rhyakonastes</i>	19
<i>Agalychnis_aspera</i>	18	<i>Cycloramphus_valae</i>	19
<i>Agalychnis_granulosa</i>	25	<i>Dendropsophus_berthalutzae</i>	24
<i>Adenomera_thomei</i>	32	<i>Dendropsophus_decipiens</i>	24
<i>Brachycephalus_guarani</i>	23	<i>Dendropsophus_haddadi</i>	24
<i>Brachycephalus_margaritatus</i>	23	<i>Euparkerella_brasiliensis</i>	23
<i>Brachycephalus_pulex</i>	23	<i>Euparkerella_cochranae</i>	23
<i>Brachycephalus_toby</i>	23	<i>Euparkerella_robusta</i>	23
<i>Brachycephalus_tridactylus</i>	23	<i>Fritziana_fissilis</i>	36
<i>Brachycephalus_alipioi</i>	23	<i>Fritziana_goeldii</i>	36
<i>Brachycephalus_didactylus</i>	23	<i>Fritziana_ohausi</i>	36
<i>Brachycephalus_ephippium</i>	23	<i>Gastrotheca_albolineata</i>	37
<i>Brachycephalus_ferruginus</i>	23	<i>Gastrotheca_ernestoi</i>	37
<i>Brachycephalus_hermogenesi</i>	23	<i>Gastrotheca_fissipes</i>	37
<i>Brachycephalus_nodoterga</i>	23	<i>Gastrotheca_fulvorufa</i>	37
<i>Brachycephalus_vertebrales</i>	23	<i>Gastrotheca_megacephala</i>	37
<i>Cycloramphus_acangatan</i>	21	<i>Gastrotheca_prasina</i>	37
<i>Cycloramphus_boraceiensis</i>	19	<i>Gastrotheca_pulchra</i>	37



<b>Espécies</b>	<b>MR</b>	<b>Espécies</b>	<b>MR</b>
<i>Gastrotheca_microdiscus</i>	37	<i>Phasmahyla_exilis</i>	25
<i>Gastrotheca_recava</i>	37	<i>Phasmahyla_guttata</i>	25
<i>Haddadus_binotatus</i>	23	<i>Phasmahyla_jandaia</i>	25
<i>Holoaden_bradei</i>	23	<i>Phasmahyla_spectabilis</i>	25
<i>Holoaden_luederwaldti</i>	23	<i>Phrynomedusa_marginata</i>	18
<i>Ischnocnema_hoehnei</i>	23	<i>Phyllomedusa_bahiana</i>	24
<i>Ischnocnema_juipoca</i>	23	<i>Phyllomedusa_burmeisteri</i>	24
<i>Ischnocnema_manezinho</i>	23	<i>Phyllomedusa_distincta</i>	24
<i>Ischnocnema_nasuta</i>	27	<i>Phyllomedusa_iheringii</i>	24
<i>Ischnocnema_parva</i>	23	<i>Phyllomedusa_nordestina</i>	24
<i>Ischnocnema_concolor</i>	23	<i>Phyllomedusa_rohdei</i>	24
<i>Ischnocnema_vizottoi</i>	23	<i>Phyllomedusa_tetraploidea</i>	24
<i>Ischnocnema_bolbodactyla</i>	23	<i>Sphaenorhynchus_pauloalvini</i>	24
<i>Ischnocnema_guentheri</i>	23	<i>Thoropa_lutzi</i>	19
<i>Ischnocnema_henselii</i>	23	<i>Thoropa_miliaris</i>	19
<i>Ischnocnema_sambaqui</i>	23	<i>Thoropa_saxatilis</i>	19
<i>Ischnocnema_verrucosa</i>	23	<i>Vitreorana_eurygnatha</i>	25
<i>Pristimantis_vinhai</i>	23	<i>Vitreorana_uranoscopa</i>	25
<i>Leptodactylus_cupreus</i>	30	<i>Zachaenus_parvulus</i>	21
<i>Leptodactylus_furnarius</i>	30		
<i>Leptodactylus_fuscus</i>	30		
<i>Leptodactylus_gracilis</i>	30		
<i>Leptodactylus_jolyi</i>	30		
<i>Leptodactylus_mystaceus</i>	30		
<i>Leptodactylus_mystacinus</i>	30		
<i>Leptodactylus_notoaktites</i>	30		
<i>Leptodactylus_plaumanni</i>	30		
<i>Leptodactylus_spixi</i>	30		
<i>Leptodactylus_troglodytes</i>	30		
<i>Myersiella_microps</i>	23		
<i>Paratelmatobius_poecilogaster</i>	18		
<i>Phasmahyla_cochranae</i>	25		

**ANEXO 3** – Lista dos tipos de modos reprodutivos dos anuros adaptado de Haddad *et al.*, (2013).

<b>Ovos depositados na água (ovos aquáticos)</b>	
<b>Modo 1</b>	Ovos e girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 2</b>	Ovos e girinos parados em água corrente
<b>Modo 3</b>	Ovos e estágios larvais iniciais em câmaras subaquáticas; girinos exotróficos em riachos
<b>Modo 4</b>	Ovos e estágios larvais iniciais em pequenas piscinas naturais ou feitas pelos machos; após inundação, girinos exotróficos em poças ou riachos
<b>Modo 5</b>	Ovos e estágios larvais iniciais em ‘ninhos’ subterrâneos; após inundação, girinos exotróficos em água parada ou riachos
<b>Modo 6</b>	Ovos e girinos exotróficos em água acumulada em buracos de troncos ou plantas aéreas
<b>Modo 7</b>	Ovos e girinos endotróficos em depressões com água
<b>Modo 8</b>	Ovos e girinos endotróficos em água acumulada em buracos de troncos ou em plantas aéreas
<b>Modo 9</b>	Ovos depositados em riachos e engolidos pela fêmea; ovos e girinos completam o desenvolvimento no estômago da fêmea
<b>Modo 10</b>	Girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 11</b>	Ninho de espuma flutuante e girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 12</b>	Ninho de espuma flutuante em água parada e girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 13</b>	Ninho de espuma flutuante em pequena piscina construída; girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 14</b>	Ninho de espuma flutuante em água acumulada nas axilas de bromélias terrestres; girinos exotróficos em água parada

<b>Modo 15</b>	Ovos fixados no dorso de fêmeas aquáticas; ovos eclodem girinos exotróficos
<b>Modo 16</b>	Ovos fixados no dorso de fêmeas aquáticas; ovos eclodem miniaturas de adultos (sem girino)
<b>Ovos depositados fora da água (não aquáticos)</b>	
<b>Modo 17</b>	Ovos e estágios iniciais de desenvolvimento dos girinos em ninhos escavados; após o transbordamento, girinos exotróficos em água parada ou riachos
<b>Modo 18</b>	Ovos no chão ou rochas sobre a água; após a eclosão, girinos exotróficos na água
<b>Modo 19</b>	Ovos em rochas úmidas, cavidades nas rochas ou raízes de árvores sobre a água; girinos semi-terrestres exotróficos em rochas ou cavidades de rochas com um filme de água ou na interface entre água e solo
<b>Modo 20</b>	Ovos terrestres; girinos exotróficos carregados para água pelos adultos
<b>Modo 21</b>	Ovos terrestres; girinos exotróficos carregados para água pelos adultos
<b>Modo 22</b>	Ovos terrestres; girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento no dorso ou em marsúpios dos adultos
<b>Modo 23</b>	Desenvolvimento direto de ovos terrestres, no solo, sobre rochas ou em cavidades
<b>Modo 24</b>	Ovos arborícolas; após eclosão, girinos exotróficos caem na água parada
<b>Modo 25</b>	Ovos arborícolas; após eclosão, girinos exotróficos caem em água corrente
<b>Modo 26</b>	Após eclosão, girinos exotróficos se desenvolvem em cavidades de troncos preenchidas com água
<b>Modo 27</b>	Ovos arborícolas; ovos eclodem miniaturas de adultos, onde não há girinos
<b>Modo 28</b>	Ninho de espuma no chão úmido de floresta; após inundação, girinos exotróficos em água parada

---

<b>Modo 29</b>	Ninho de espuma com ovos e desenvolvimento inicial dos girinos em depressão no solo úmido; após o transbordamento, girinos exotróficos em água parada ou riachos
<b>Modo 30</b>	Ninho de espuma com ovos e desenvolvimento inicial dos girinos em câmaras subterrâneas construída; após inundação, girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 31</b>	Ninho de espuma com ovos e desenvolvimento inicial dos girinos em câmara subterrânea construída; após inundação, girinos exotróficos em riachos
<b>Modo 32</b>	Ninho de espuma em câmara subterrânea construída; girinos endotróficos completam desenvolvimento no ninho
<b>Modo 33</b>	Ninho de espuma arborícola; girinos eclodem e pingam em poças ou riachos
<b>Modo 34</b>	Ovos carregados nas pernas do macho; girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 35</b>	Ovos carregados em uma bolsa dorsal da fêmea; girinos exotróficos em água parada
<b>Modo 36</b>	Ovos carregados no dorso ou em bolsa dorsal da fêmea; girinos endotróficos em água acumulada em bromélias ou bambus
<b>Modo 37</b>	Ovos carregados no dorso ou em bolsa dorsal da fêmea; desenvolvimento direto em miniaturas dos adultos
<b>Modo 38</b>	Ovoviviparidade: nutrição provida por vitelo
<b>Modo 39</b>	Viviparidade: nutrição provida por secreções do oviduto

---