



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

Satyabhama Devi Weihermann de Oliveira

Variação do canto de anúncio de *Boana bischoffi* (Anura: Hylidae) em um gradiente altitudinal de Mata Atlântica subtropical

Florianópolis
2022

Satyabhama Devi Weihermann de Oliveira

Varição do canto de anúncio de *Boana bischoffi* (Anura: Hylidae) em um gradiente altitudinal de Mata Atlântica subtropical

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
Coorientador: Prof. Dr. Rodrigo Lingnau

Florianópolis

2022

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

Devi Weihermann de Oliveira, Satyabhama
Variação do canto de anúncio de *Boana bischoffi* (Anura:
Hylidae) em um gradiente altitudinal de Mata Atlântica
subtropical / Satyabhama Devi Weihermann de Oliveira ;
orientador, Selvino Neckel de Oliveira, coorientador,
Rodrigo Lingnau, 2022.
52 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós
Graduação em Ecologia, Florianópolis, 2022.

Inclui referências.

1. Ecologia. 2. Bioacústica. 3. Anfíbios. 4. Gradientes
Altitudinais. 5. Variação. I. Neckel de Oliveira, Selvino .
II. Lingnau, Rodrigo. III. Universidade Federal de Santa
Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecologia. IV. Título.

Satyabhama Devi Weihermann de Oliveira

Variação do canto de anúncio de *Boana bischoffi* (Anura: Hylidae) em um gradiente altitudinal de Mata Atlântica subtropical

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

Prof. Dr. Rogério Pereira Bastos

Instituição Universidade Federal de Goiás

Prof. Dr. Renato Hajenius Aché de Freitas

Instituição Universidade Federal de Santa Catarina

Prof. Dr. Paulo Christiano de Anchieta Garcia

Instituição 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.

Coordenação do Programa de Pós-Graduação

Prof. Dr. Selvino Neckel de Oliveira

Orientador(a)

Florianópolis, 2022

Este trabalho é dedicado a todas nós mulheres, que mesmo com todas as dificuldades nunca deixamos de lutar!

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente e mais intensamente a minha mãe, que continua me ajudando e apoiando incondicionalmente, apesar de todas as dificuldades. Essa conquista também é sua, pois eu só consegui chegar até aqui graças a você. Faço tudo por você, te amo mais que tudo nesse mundo. Muito obrigada por estar ao meu lado.

Agradeço muito ao meu orientador Selvino, pelo apoio e paciência ao longo de todos esses anos e especialmente no período do mestrado. Muito obrigada por todas as oportunidades que surgiram e tem surgido graças a você! Mesmo que futuramente eu saia do LEAR, nunca deixarei de levar o laboratório comigo e tentar retribuir as oportunidades que me foram dadas. Muito obrigada também ao meu coorientador Rodrigo, que me ajudou muito na parte bioacústica e teve paciência em me explicar as coisas que eu não entendia. Vocês são pesquisadores e pessoas maravilhosas, os admiro muito, obrigada por tudo.

Agradeço muito a todas as pessoas maravilhosas do LEAR, o apoio de vocês foi essencial. Principalmente pela pandemia de COVID-19, ter o apoio e as reuniões online do laboratório mantiveram minha motivação em continuar. Muito obrigada! Em especial, gostaria de agradecer a todos do LEAR e de fora que me ajudaram com os campos do mestrado: Camila Moser, Anderson da Rosa, Beatriz Garcez e Leonardo Campos. Sei que foi bem pesado e cansativo, mas eu não teria conseguido sem vocês. Muito obrigada por todos os momentos de descontração e pelas risadas em campo.

Em especial, gostaria de agradecer as mulheres gigantes que me mantiveram sã e com força para seguir meu caminho na academia. Camila e Beatriz, meus campos não teriam acontecido sem vocês! Agradeço demais pela amizade e ajuda, espero que consigamos manter isso pra sempre. Larissa Sugai, conhecer você foi uma virada de acontecimentos, principalmente no que diz respeito a minha dissertação. Não tenho palavras para agradecer toda sua ajuda esse ano, espero que consigamos trabalhar juntas por muito tempo. Sophi, você foi, como sempre, um sol iluminando meus dias difíceis, muito obrigada pela ajuda acadêmica e pela amizade de todos os dias. O que me motiva a continuar na academia certamente é a presença de mulheres fortes e maravilhosas como vocês. Muito obrigada, de verdade.

Leo, por todo o apoio, carinho, por me ouvir reclamar e chorar, por acreditar em mim quando eu mesma não acreditei, por me amar e por estar sempre ao meu lado, muito obrigada. Você é meu exemplo, o orgulho que tenho de você não tem tamanho. Nessa nova jornada que nos aguarda, espero que possamos continuar juntos e nos apoiando como sempre. Amo você!

Por fim, agradeço muito a UFSC e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia. Agradeço à FAPESC, CNPq e CAPES pelo apoio financeiro para a realização dos meus campos através dos editais CNPq/Capes/FAPs/BC-FundoNewton/PELD nº 15/2016 e FAPESC/2018TR0928. Agradeço ao CNPq pelos dois anos de bolsa de mestrado. Agradeço ao Instituto Serrapilheira e a Fundação Arthur Bernardes pelas bolsas nos meus meses finais do mestrado. Nada é possível na academia sem o devido investimento, minha pesquisa não teria acontecido sem esse apoio financeiro, muito obrigada.

RESUMO

A comunicação acústica em anfíbios é um dos passos mais importantes para a reprodução. Além de ser um mecanismo primário de seleção sexual, é essencial para o reconhecimento espécie-específico e passa informações biológicas específicas de cada indivíduo. Variações nos cantos de anúncio ao longo de gradientes altitudinais já foram encontradas para algumas espécies e diferentes fatores abióticos e bióticos podem ser usados para explicar alguns padrões, como temperatura, tamanho corporal, condição corporal e a própria interação intra e interespecífica entre os machos. A partir disso, e utilizando uma espécie de anfíbio amplamente distribuída pela Mata Atlântica, os dois principais objetivos deste estudo foram responder as seguintes perguntas: o canto de anúncio de *Boana bischoffi* varia ao longo de um gradiente altitudinal? Se sim, quais fatores ambientais são responsáveis por gerar essas variações? Para isso, foram amostradas 14 lagoas distribuídas ao longo de um gradiente de altitude (383,88 a 1444,13 metros) do Parque Nacional de São Joaquim, região serrana do estado de Santa Catarina. Os machos em atividade de vocalização foram gravados, medidos, pesados, marcados e posteriormente soltos no mesmo local. Após o término de cada gravação também foi medida a temperatura do ar. Além disso, a temperatura média anual para cada lagoa foi extraída do banco de dados *WorldClim 2.1*. O canto dessa espécie é descrito na literatura como sendo composto por duas notas distintas, sendo considerado um canto complexo. Foram analisados quatro parâmetros temporais e dois espectrais: (1) duração do grupo de notas secundárias; (2) intervalo entre as notas primárias e secundárias; (3) duração das notas primárias; (4) frequência 95% das notas primárias; (5) frequência dominante das notas primárias e (6) duração do canto. A estimativa da condição corporal individual foi feita através do Índice de Massa Escalonada. Para a abundância relativa dos machos coespecíficos, foi utilizado o sistema de ranqueamento do Programa de Monitoramento de Anfíbios da América do Norte (NAAMP). A riqueza de espécies de anfíbios foi estimada através das gravações. Para as análises estatísticas, foram construídos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) tanto para a primeira quanto para a segunda pergunta. Foram construídos sete modelos para os testes de hipóteses e posterior seleção através do Critério de Informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc). Como resultados, foram gravados e analisados 124 indivíduos focais. Dentre os quatro parâmetros temporais, dois tiveram relação positiva com a altitude (“duração do grupo de notas secundárias” e “duração das notas primárias”). E dentre os dois espectrais, somente um teve uma relação negativa (“frequência 95% das notas primárias”). Embora isso não tenha acontecido para todos os parâmetros acústicos, é possível dizer que o canto de anúncio varia ao longo do gradiente altitudinal amostrado. Os resultados dos testes de hipótese mostraram que as variáveis preditoras utilizadas não explicam realmente as variações nos parâmetros acústicos. Ainda assim, alguns modelos demonstraram que temperatura média anual, tamanho corporal e abundância relativa de machos coespecíficos vocalizando ao mesmo tempo parecem se relacionar de alguma forma com o canto dessa espécie. Por ter reprodução prolongada e ser generalista em relação ao ambiente de reprodução, as pressões seletivas podem agir de forma diferente para esta espécie. Além disso, pouco se sabe sobre a motivação individual dos machos e a preferência das fêmeas, fatores que podem ser mais importantes moldando o canto de anúncio dessa espécie do que os testados aqui.

Palavras-chave: Bioacústica. Altitude. Variação.

ABSTRACT

Acoustic communication in anuran amphibians is one of the most important mechanisms for reproduction. Besides being a primary mechanism of sexual selection, it is essential for species-specific recognition and passes on biological information specific to each individual. Variations in advertisement calls along altitudinal gradients have already been found for several species and different abiotic and biotic factors can be used to explain some patterns, such as temperature, body size, body condition, and the intra- and interspecific interaction between males. From this, and using an amphibian species widely distributed throughout the Atlantic Forest, the two main goals of this study were to answer the following questions: does the advertisement calls of *Boana bischoffi* vary along an altitudinal gradient? If so, what environmental factors are responsible for generating these variations? For this purpose, we sampled 14 ponds distributed along an altitude gradient in São Joaquim National Park, a mountainous region of the state of Santa Catarina, which ranged from 383.88 to 1444.13 meters of altitude. Males in vocalizing activity were recorded, measured, weighed, marked and later released at the same location. After the end of each recording the air temperature was also measured. In addition, the mean annual temperature for each pond was extracted from the WorldClim 2.1 database. The call of this species is described in the literature as being composed of two distinct notes, and is considered a complex song. Four temporal and two major spectral parameters were analyzed. Individual body condition was estimated using the Scaled Mass Index. For the relative abundance of co-specific males, the North American Amphibian Monitoring Program (NAAMP) ranking system was used. Species richness was estimated from the recordings. For the statistical analyses, Generalized Linear Mixed Models (GLMMs) were constructed for both the first and second question. Seven models were constructed for hypothesis testing and subsequent selection using the Akaike's Information Criterion corrected for small samples (AICc). As results, 124 focal subjects were recorded and analyzed. Among the four temporal parameters, two had a positive relationship with altitude ("duration of the secondary note group" and "duration of the primary notes"). And among the two spectral ones, only one had a negative relationship ("95% frequency of primary notes"). Although this did not happen for all acoustic parameters, it is possible to say that the advertisement calls varies along the altitudinal gradient sampled. The results of the hypothesis tests showed that the predictor variables used do not seem to be the most important diversifying forces. Still, some models showed that mean annual temperature and relative abundance of co-species males vocalizing at the same time seem to be important factors. Because it has prolonged reproduction and is a generalist, selective pressures may act differently for this species. In addition, little is known about individual male motivation and female preference, factors that may be more important shaping the announcement song of this species than those tested here.

Keywords: Bioacoustics. Altitude. Variation.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Localização geográfica da área de estudo. A) Mapa do Brasil, com destaque para o estado de Santa Catarina; B) Mapa do estado de Santa Catarina, com destaque em preto para o Parque Nacional de São Joaquim C) Mapa altimétrico do Parque Nacional de São Joaquim, círculos brancos indicam as 14 lagoas amostradas..... 20
- Figura 2 – Espectrograma (acima) e oscilograma (abaixo) do canto de anúncio de *Boana bischoffi*. Macho gravado em 14 de dezembro de 2020, as 21:20, com 3,4 g e 38,04 mm de tamanho corporal (CRC). Temperatura no momento da gravação = 15,5°C. 24
- Figura 3 – Relação entre as cinco variáveis preditoras utilizadas nas análises e a altitude das lagoas. A) Temperatura média anual; B) Comprimento-rostro-cloacal (CRC); C) Condição corporal; D) Riqueza e E) Abundância relativa (NAAMP). Linhas de uma regressão linear simples em cinza. Cada ponto representa um indivíduo. 29
- Figura 4 – Relação entre os parâmetros acústicos (variáveis resposta) e a altitude descrita pelos modelos. A primeira linha do gráfico mostra os parâmetros que tiveram um efeito significativo da altitude, a segunda os que não. A) Duração do grupo de notas secundárias; B) Duração das notas primárias; C) Frequência 95% das notas primárias; D) Intervalo entre notas primárias e secundárias; E) Frequência dominante das notas primárias; F) Duração do canto para a combinação cinco. Linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo. 30
- Figura 5 – Relação entre o parâmetro acústico “intervalo entre notas primárias e secundárias” e a variável preditora abundância relativa (NAAMP). Relação descritiva a esquerda (A) e modelo parcialmente validado a direita (B). No gráfico B): linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo..... 31
- Figura 6 – Variação dos parâmetros (A) “duração do grupo de notas secundárias” e (B) “duração das notas primárias” em função da temperatura média anual e da abundância, respectivamente. Linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo. 34
- Figura 7 – Variação do parâmetro “frequência dominante das notas primárias” em função do (A) tamanho corporal (CRC) e da (B) abundância relativa (NAAMP). Linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo..... 35

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Principais hipóteses para explicar as variações no canto de anúncio de anuros e suas respectivas variáveis ambientais e predições associadas.....	19
Tabela 2 – Informações detalhas de cada uma das 14 lagoas amostradas. Long = longitude; Lat = latitude; Alt = altitude; TMO = temperatura média observada nas gravações; TMA = temperatura média anual; VEG = vegetação (OD: floresta ombrófila densa; OM: floresta ombrófila mista).	21
Tabela 3 – Parâmetros acústicos medidos nos cantos de anúncio de <i>Boana bischoffi</i> . A terminologia e as definições empregadas seguem o proposto por Kohler et al. (2017).	25
Tabela 4 – Modelos candidatos para explicação das possíveis variações nos parâmetros acústicos do canto de anúncio de <i>Boana bischoffi</i> . VR = seis variáveis resposta. TMA = Temperatura média anual; TC = Tamanho corporal; CC = Condição corporal; ABUND = Abundância; RIQ = Riqueza.	28
Tabela 5 – Valores de Pseudo-R2 marginal (P-R2m), Pseudo-R2 condicional (P-R2c), P para os GLMs utilizando a altitude das lagoas como variável preditora. A) Duração do grupo de notas secundárias; B) Duração das notas primárias; C) Frequência 95% das notas primárias; D) Intervalo entre notas primárias e secundárias; E) Frequência dominante das notas primárias; F) Duração do canto para a combinação cinco. VR = Variável resposta; N = Número de indivíduos utilizados nos modelos.....	31
Tabela 6 – Valores de Pseudo-R2 marginal (P-R2m), Pseudo-R2 condicional (P-R2c), K, AICc, Δ AICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Duração do grupo de notas secundárias” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 124 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.	33
Tabela 7 – Valores de Pseudo-R2 marginal (P-R2m), Pseudo-R2 condicional (P-R2c), K, AICc, Δ AICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Duração das notas primárias” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 124 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.....	34
Tabela 8 – Valores de Pseudo-R2 marginal (P-R2m), Pseudo-R2 condicional (P-R2c), K, AICc, Δ AICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Frequência dominante das notas primárias” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 116 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.	35
Tabela 9 – Valores de Pseudo-R2 marginal (P-R2m), Pseudo-R2 condicional (P-R2c), K, AICc, Δ AICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta	

“Duração do canto – combinação cinco” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 84 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.36

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	MATERIAL E MÉTODOS	19
2.1	ÁREA DE ESTUDO	19
2.2	COLETA DE DADOS	20
2.3	CONDIÇÃO CORPORAL.....	22
2.4	ANÁLISE ACÚSTICA	23
2.5	ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	26
3	RESULTADOS	28
4	DISCUSSÃO	36
5	CONCLUSÃO.....	42
	REFERÊNCIAS.....	43
	APÊNDICE A	49
	APÊNDICE B.....	50
	APÊNDICE C	51
	APÊNDICE D	52

1 INTRODUÇÃO

A comunicação acústica em anfíbios anuros é um dos mecanismos mais importantes para a reprodução, sendo parte essencial da história natural desse grupo (DUELLMAN; TRUEB, 1994; KÖHLER et al., 2017). O repertório vocal dos anuros é extenso, com as vocalizações sendo divididas em categorias reprodutivas, agressivas e defensivas (TOLEDO et al., 2015). Dentro da categoria reprodutiva, os cantos de anúncio se destacam por serem mais comuns, emitidos pela maioria das espécies e, conseqüentemente, por serem os cantos mais frequentemente descritos na literatura (TOLEDO et al., 2015). Além de serem um mecanismo primário de seleção sexual, sendo essenciais para a atração das fêmeas, os cantos de anúncio podem transmitir informações biológicas específicas sobre o *fitness* de cada indivíduo (DUELLMAN; TRUEB, 1994; TOLEDO et al., 2015). Embora os cantos de anúncio de cada espécie sejam, em geral, estereotipados e uniformes (COCROFT; RYAN, 1995), variações intraespecíficas podem existir dependendo de diferentes fatores abióticos e bióticos (DUELLMAN; TRUEB, 1994; KÖHLER et al., 2017; TOLEDO et al., 2015). Essas variações, em sua maior parte, referem-se a pequenas mudanças em variáveis quantitativas (duração e taxa do canto, intervalo entre notas, frequência dominante, etc) e não a diferenças fundamentais na estrutura dos cantos (KÖHLER et al., 2017), que poderiam inclusive prejudicar o reconhecimento espécie-específico. É esperado que essas variações sejam menores dentro de um indivíduo, um pouco maiores entre indivíduos de uma mesma população e bem maiores quando comparados indivíduos coespecíficos entre populações (MOSER et al., 2022; NARINS; MEENDERINK, 2014).

Variações intraespecíficas nos parâmetros acústicos ao longo de gradientes altitudinais já foram encontradas para diversas espécies de anuros (BARAQUET et al., 2015; JANG et al., 2011; NARINS; MEENDERINK, 2014), embora o número de estudos nessa área ainda seja pequeno quando comparado a quantidade de espécies que já tiveram seu canto de anúncio descrito. Detectar essas divergências acústicas entre as populações é o primeiro passo para entender quais forças seletivas são responsáveis por elas (ANNIBALE et al., 2020). As explicações propostas envolvem múltiplos fatores, mas são mais frequentemente associadas a mudanças nas condições climáticas, como a diminuição drástica da temperatura nas altitudes maiores. Por serem ectotérmicos, anfíbios obtêm o calor corporal através do ambiente e, sendo assim, aspectos tanto da produção dos sinais acústicos quanto da recepção dos mesmos são altamente dependentes da temperatura (NAVAS, 1996; STIEBLER; NARINS, 1990;

VAN DIJK; LEWIS; WIT, 1990). De acordo com a teoria energética, a temperatura é responsável por regular a velocidade dos movimentos celulares e das reações químicas e, conseqüentemente, as taxas metabólicas e a capacidade de contração muscular (GILLOOLY; OPHIR, 2010). Mudanças nos ciclos de contração afetam principalmente parâmetros acústicos temporais, como duração e taxa do canto, podendo levar machos que vocalizam em ambientes mais frios a emitirem cantos de maior duração e a uma taxa de repetição menor (GILLOOLY; OPHIR, 2010; NARINS; MEENDERINK, 2014). Embora parâmetros espectrais não sejam tão relacionados com a capacidade de contração muscular, a teoria energética ainda prevê que machos vocalizando em ambientes mais quentes tendem a emitir cantos em frequências mais altas (mais agudos) do que aqueles vocalizando em temperaturas baixas (mais graves) (GILLOOLY; OPHIR, 2010; ZIEGLER; ARIM; BOZINOVIC, 2016).

Possivelmente influenciado pelas variações de temperatura, o tamanho corporal também é um fator que se destaca. A “regra de temperatura-tamanho”, proposta para organismos ectotérmicos, prediz que populações vivendo em climas mais frios (altitudes maiores) tendem a ter tamanhos corporais maiores do que as vivendo em climas mais quentes (altitudes menores), uma vez que o desenvolvimento embrionário, metamórfico e pós-metamórfico se processa mais lentamente em temperaturas mais baixas (ATKINSON, 1994; BARAQUET et al., 2018; BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006; MORRISON; HERO, 2003). Por questões físicas, as características morfológicas dos anuros, como o tamanho corporal e o tamanho e tensão das cordas vocais, se relacionam fortemente com parâmetros espectrais do canto de anúncio (e.g. frequências dominante, fundamental, máximas e mínimas) (FITCH, 2000; GERHARDT, 1991; GINGRAS et al., 2013; KÖHLER et al., 2017). Resultados que suportam tanto a regra de temperatura-tamanho quanto a “alometria acústica” entre o tamanho corporal e os parâmetros espectrais já foram encontrados para algumas espécies de anuros (BARAQUET et al., 2015; BEE; SUYESH; BIJU, 2013; BERNAL; GUARNIZO; LÜDDECKE, 2005; JANG et al., 2011), indicando o importante papel que as características morfológicas e a temperatura (de maneira indireta, nesse caso) possuem em moldar as variações acústicas entre as populações.

Sabe-se que indivíduos com mesmo tamanho corporal e sob a mesma temperatura ambiente podem escolher alocar as reservas energéticas em atividades distintas, a depender de suas respectivas condições corporais (HUMFELD, 2013; PEIG; GREEN, 2009; ZIEGLER; ARIM; BOZINOVIC, 2016). Essas diferenças individuais podem afetar diretamente aspectos reprodutivos, como o sucesso dos machos no momento do amplexo

(GASTÓN; VAIRA, 2020), e ainda alterar os parâmetros acústicos dos cantos de anúncio (ZIEGLER; ARIM; BOZINOVIC, 2016). Assim como o encontrado para *Boana pulchella*, espera-se que machos possuindo condições corporais melhores (e.g. mais reserva energética) emitam cantos de maior duração e frequência (mais agudos) (ZIEGLER; ARIM; BOZINOVIC, 2016). Além disso, a condição corporal parece ter um efeito positivo mais forte nos parâmetros espectrais de machos vivendo em locais mais frios, indicando certa plasticidade no uso de recursos externos (temperatura) ou internos (condição corporal) para suprir as necessidades energéticas (ZIEGLER; ARIM; BOZINOVIC, 2016; ZIEGLER; ARIM; NARINS, 2011).

O nicho de uma espécie pode ser representado pelos recursos necessários para o crescimento positivo de suas populações, juntamente com as interações bióticas, de forma a minimizar a competição dentro de uma comunidade (HUTCHINSON, 1959; SOBERÓN; NAKAMURA, 2009). A amplitude do nicho, por sua vez, é estabelecida através do equilíbrio entre as forças diferenciadoras da competição intraespecífica e os efeitos limitantes dos competidores interespecíficos (BOLNICK et al., 2010; GRANT; PRICE, 1981; ROUGHGARDEN, 1972; TAPER; CASE, 1985; VALEN, 1965). Trazendo isso para a bioacústica, significa que a riqueza e a abundância de machos vocalizando em uma comunidade podem levar a competição pelo espaço acústico e, conseqüentemente, a diferenciação dos cantos. Dependendo desses fatores, o nicho individual ou da espécie pode ser restringido ou ampliado, situação conhecida como “liberação ecológica” (BOLNICK et al., 2010), fazendo com que se tenha mais ou menos liberdade para explorar os recursos disponíveis no ambiente. Pensando no espaço acústico como um recurso limitado, machos coespecíficos poderiam alterar seu comportamento acústico para evitar sobreposição, como por exemplo, diminuir a duração dos cantos em comunidades mais abundantes (BRUSH; NARINS, 1989). Além disso, para evitar sobreposição com outras espécies que vocalizam na mesma faixa de frequência, um macho pode aumentar ou diminuir os parâmetros espectrais de seus cantos (LITTLEJOHN, 1958), embora interações interespecíficas sejam mais difíceis de se descrever. Sabendo que a abundância e a riqueza de anuros pode variar em gradientes altitudinais (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020), espera-se que alterações nos parâmetros acústicos também possam ser explicadas por esses fatores.

Cantos de anúncio constituídos por apenas um tipo de nota são considerados cantos simples, enquanto os que possuem mais de um tipo e grande variação são considerados cantos complexos (KÖHLER et al., 2017). Diversas espécies de anfíbios possuem cantos simples,

como as do gênero *Physalaemus* (GAMBALE; BASTOS, 2014; HEPP; POMBAL, 2020), e diversas possuem cantos complexos, como algumas espécies do gênero *Dendropsophus* (NALI; PRADO, 2014). Entre as espécies com cantos complexos, *Boana bischoffi* (BOULENGER, 1887) é um anuro de médio porte pertencente à família Hylidae (FROST, 2022). Sua distribuição conhecida se estende do sul do Rio Grande do Sul ao Rio de Janeiro, região Sul e Sudeste do Brasil, sendo considerada endêmica da Mata Atlântica (HADDAD et al., 2013). É uma espécie que possui reprodução prolongada (se reproduz ao longo do ano todo), é tolerante ao desmatamento e generalista em relação ao ambiente de reprodução, pois ocorre tanto em áreas de mata primária quanto em ambientes degradados (RIBEIRO; EGITO; HADDAD, 2005). Além disso, aparentemente possui tolerância alta a mudanças de temperatura, visto que pode ser encontrada em altitudes de até 1630 m (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020), o que a torna um bom modelo para se estudar variações acústicas ao longo de gradientes altitudinais.

A partir do exposto acima, os dois principais objetivos desse estudo foram investigar os possíveis padrões geográficos de variação no canto de anúncio de *Boana bischoffi* e as potenciais variáveis ambientais gerando essas variações. Assim, buscou-se responder as seguintes perguntas. Primeiro, os parâmetros acústicos do canto de anúncio desta espécie variam ao longo de um gradiente altitudinal? Conforme encontrado para outras espécies de anuros, esperava-se que machos vivendo em altitudes maiores emitissem cantos mais graves e de maior duração. Segundo, qual variável ambiental, abiótica (temperatura média anual) e/ou biótica (tamanho e condição corporal, riqueza e abundância), possivelmente está levando a essas variações? Para isso, foram testadas simultaneamente diferentes hipóteses ecológicas associadas as teorias energética, alométrica, de nicho e liberação ecológica (Tabela 1).

Tabela 1 – Principais hipóteses para explicar as variações no canto de anúncio de anuros e suas respectivas variáveis ambientais e predições associadas.

HIPÓTESES	TEORIA	VARIÁVEL	EFEITO PREDITO	
			Temporais	Espectrais
Efeito da temperatura	Teoria energética (GILLOOLY; OPHIR, 2010)	Temperatura média anual	Negativo	Positivo
Efeito da condição corporal	Teoria energética (ZIEGLER; ARIM; BOZINOVIC, 2016)	Índice de condição corporal	Negativo	Positivo
Efeito da alometria	Teoria alométrica (GILLOOLY; OPHIR, 2010)	Tamanho corporal	Positivo	Negativo
Efeito da riqueza	Teoria de nicho e liberação ecológica (BOLNICK et al., 2010)	Riqueza	Negativo	Negativo ou positivo
Efeito da abundância	Teoria de nicho e liberação ecológica (BOLNICK et al., 2010)	Abundância relativa de machos coespecíficos	Negativo	Negativo ou positivo

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em lagoas distribuídas dentro e ao redor do Parque Nacional de São Joaquim (PNSJ), região serrana do estado de Santa Catarina (Figura 1). O PNSJ é uma unidade de conservação federal criada em 1961 pelo decreto 50.922 (BRASIL, 1961), com uma área de 49.300 hectares distribuídos pelos municípios de Bom Jardim da Serra, Urubici, Lauro Müller, Grão Pará e Orleans. O PNSJ possui cinco tipologias vegetais, uma com vegetação rasteira (campos de altitude) e quatro florestais (floresta nebulosa, floresta de faxinais, floresta ombrófila mista e floresta ombrófila densa) (KLEIN, 1978; VIANNA et al., 2015). A floresta ombrófila mista é predominantemente encontrada acima dos 800 m de altitude, enquanto que a floresta ombrófila densa é encontrada abaixo disso (IBGE, 2012). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo subtropical úmido sem estação seca definida (Cfb), sendo que as áreas abaixo de 700 m apresentam o tipo mesotérmico úmido (Cfa) com verões quentes e áreas acima disso verões de clima temperado (Cfb) (ALVARES et al., 2013). Devido à variação altitudinal presente na região, de 300 a 1822 m, a temperatura média anual varia em aproximadamente 8°C entre as áreas mais baixas e as mais altas (VIANNA et al., 2015), sendo que nos meses mais frios do inverno as regiões mais elevadas podem atingir temperaturas negativas de até -8°C (NIMER, 1979). A

pluviosidade média anual é de 1505 mm, sem uma estação chuvosa definida e sem muita variação entre as áreas altas e baixas (VIANNA et al., 2015).

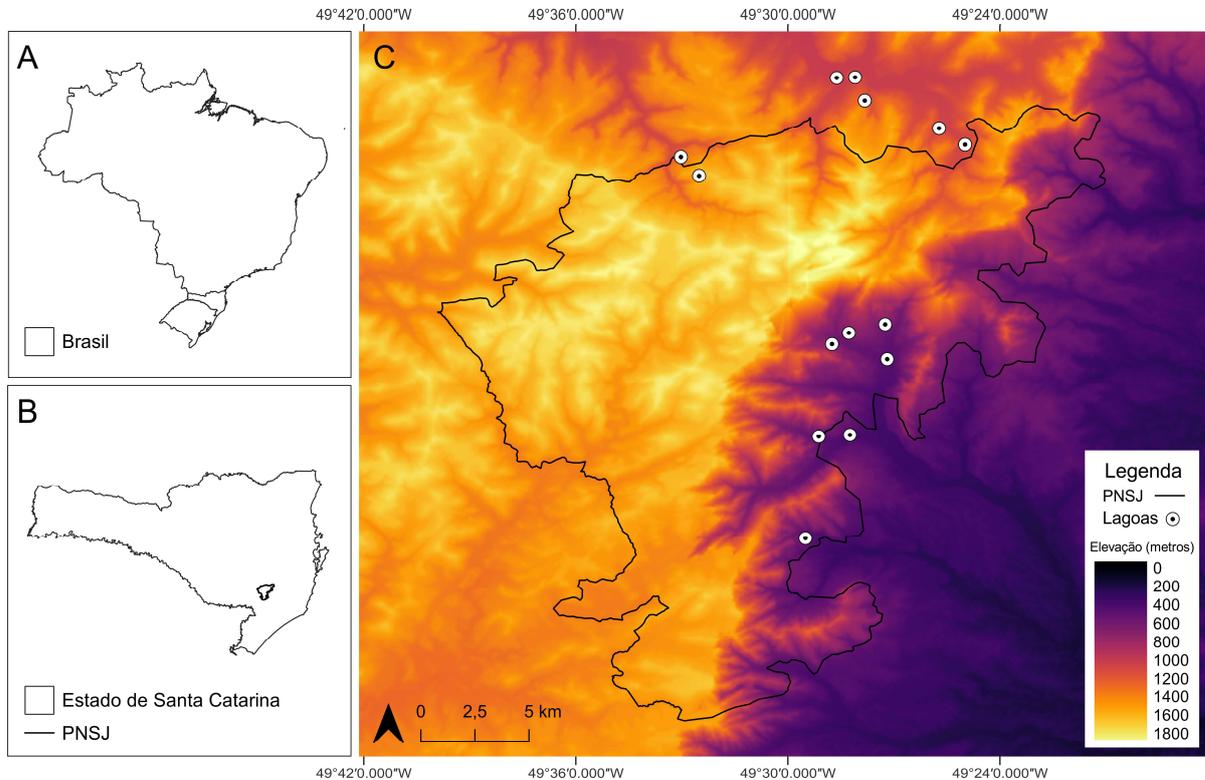


Figura 1 – Localização geográfica da área de estudo. A) Mapa do Brasil, com destaque para o estado de Santa Catarina; B) Mapa do estado de Santa Catarina, com destaque em preto para o Parque Nacional de São Joaquim C) Mapa altimétrico do Parque Nacional de São Joaquim, círculos brancos indicam as 14 lagoas amostradas.

2.2 COLETA DE DADOS

A coleta de dados foi realizada em 14 lagoas distribuídas ao longo de um gradiente de altitude que variou de 384 a 1444 metros acima do nível do mar (Tabela 2). A área das lagoas variou de 542,20 a 6773,18 m² e o perímetro de 90,29 a 468,56 m. As lagoas possuíram uma distância entre si de pelo menos 830 m em linha reta. As amostragens foram feitas no período noturno (período de atividade da espécie), com início após o pôr-do-sol, nos meses de janeiro e fevereiro de 2019, dezembro de 2020 e março de 2021. Cada lagoa foi visitada pelo menos uma vez ou até que tivessem sido gravados dez indivíduos por lagoa. A procura dos indivíduos foi feita por busca ativa e auditiva (RÖDEL; ERNST, 2004). Cada macho encontrado vocalizando teve seu canto gravado por pelo menos cinco minutos por um gravador *Marantz Professional PMD661* acoplado a um microfone unidirecional *Sennheiser K6*, ou por um gravador *tascam DR-40* acoplado a um microfone unidirecional *CSR HT81* –

YOGA, a uma distância recomendada de aproximadamente 1 m (KÖHLER et al., 2017). A taxa de amostragem e a resolução dos arquivos WAV foram de 44,1 kHz e 16 bits, respectivamente.

Tabela 2 – Informações detalhadas de cada uma das 14 lagoas amostradas. Long = longitude; Lat = latitude; Alt = altitude; TMO = temperatura média observada nas gravações; TMA = temperatura média anual; VEG = vegetação (OD: floresta ombrófila densa; OM: floresta ombrófila mista).

LAGOA	LONG	LAT	ALT	AREA	TMO	TMA	VEG
1	-49,470778	-28,213213	384	603,68	19,58	18,19	OD
2	-49,45317	-28,177236	442	447,07	18,85	17,92	OD
3	-49,485467	-28,213576	475	366,97	20,21	17,73	OD
4	-49,487366	-28,261007	477	361,48	20,55	17,72	OD
5	-49,454128	-28,160606	601	239,8	18,44	17,04	OD
6	-49,473162	-28,164016	621	253,23	20,20	16,95	OD
7	-49,479192	-28,170122	639	203,56	18,13	16,91	OD
8	-49,476978	-28,043779	929	611,81	15,45	15,43	OM
9	-49,416454	-28,075432	983	443,59	16,35	15,14	OM
10	-49,42869	-28,067771	985	440,98	15,79	15,13	OM
11	-49,468315	-28,043531	1024	413,38	16,56	14,96	OM
12	-49,463754	-28,054644	1131	505,35	16,03	14,49	OM
13	-49,550437	-28,081191	1139	520,26	16,95	14,46	OM
14	-49,541867	-28,089954	1444	581,74	14,67	13,33	OM

Após o término de cada gravação, a temperatura do ar foi medida com um Termohigrômetro CE com sensor externo, o mais perto possível do sítio de vocalização do macho gravado. Os machos foram capturados e mantidos em sacos plásticos de cinco litros até o final da amostragem na lagoa (cerca de duas horas depois). Na etapa de triagem, os machos capturados tiveram sua massa e comprimento-rostro-cloacal (CRC) medidos com uma Pesola *LightLine* de 10g e um Paquímetro *Digimess* de precisão de 0,02 mm, respectivamente. Todos os indivíduos capturados foram marcados com uma etiqueta alfanumérica (*Northwest Marine Technology Inc.*) e depois soltos no mesmo local. A agulha de marcação foi esterilizada antes e após as aplicações com álcool 70%. Os dados de temperatura média anual (TMA) das áreas de estudo foram extraídos com uma resolução espacial de aproximadamente 1km² e resolução temporal de 1970-2000 (FICK; HIJMANS, 2017) através

do software QGIS (QGIS Development Team, 2021) utilizando-se o banco de dados *WorldClim 2.1*.

A coleta de dados na área do PNSJ e entorno foi autorizada pelo órgão ambiental responsável, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), através da licença N° 76579-1. Para a marcação dos indivíduos foi utilizada a licença fornecida pela Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Universidade Federal de Santa Catarina, autorização N° 4890220419 (ID 001346).

2.3 CONDIÇÃO CORPORAL

Foi usado o Índice de Massa Escalonada (*Scaled Mass Index*, SMI) (PEIG; GREEN, 2009) para fazer uma estimativa da condição corporal (CC) de cada indivíduo. O SMI já se mostrou um bom indicador de reservas energéticas dos indivíduos (i. e. gordura e proteína) para diversos grupos (PEIG; GREEN, 2009, 2010), incluindo os anfíbios (MACCRACKEN; STEBBINGS, 2012). Esse índice de CC também é considerado mais confiável do que muitos outros amplamente utilizados, tendo sido recomendado para estudos ecológicos desde sua criação (PEIG; GREEN, 2010). A partir da equação proposta por Peig & Green (2009), SMI (\hat{M}_i):

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}} \quad (1)$$

onde M_i e L_i são a massa corporal (M) e a medida corporal linear (L) do indivíduo i , respectivamente; b_{SMA} é o expoente de escala estimado pela regressão padronizada do eixo principal (SMA) de $\ln M$ no $\ln L$; L_0 é um valor arbitrário de L (por exemplo, o valor médio aritmético para a população do estudo); e \hat{M}_i é a massa corporal prevista para o indivíduo i quando a medida corporal linear é padronizada para L_0 (PEIG; GREEN, 2010). O primeiro passo para o cálculo consiste na criação de um plot bivariado entre M versus L para a identificação de possíveis outliers, que deverão ser excluídos antes do próximo passo. No segundo passo, a linha de melhor ajuste para os dados restantes é obtida através da regressão do eixo principal padronizado (SMA) nos dados de M e L transformados com \ln , o valor da inclinação da reta (*slope*) representará o valor de b_{SMA} . No terceiro passo o índice escalonado para cada indivíduo é calculado (incluindo dos outliers retirados no primeiro passo, se desejado), seguindo a equação (1). A média aritmética de L é um valor adequado para L_0 , e as

variáveis $M_i - L_i$ representam os dados brutos para cada indivíduo i . Resumindo, esse cálculo padroniza todos os indivíduos para um mesmo valor de tamanho corporal (L_0) e depois ajusta a massa de cada indivíduo para aquela que eles teriam em seu novo valor de L , de acordo com a relação de escala entre a massa e o parâmetro de comprimento. Dessa forma, o SMI consegue padronizar todos os indivíduos para a mesma fase de crescimento e fazer o cálculo da condição corporal individual (PEIG; GREEN, 2009, 2010). O cálculo do SMI para cada indivíduo foi realizado no software R.4.1.1 ®.

2.4 ANÁLISE ACÚSTICA

Aqui foi seguida a descrição do canto de anúncio proposta por Toledo et al. (2007), que considera o canto de *B. bischoffi* como sendo composto por duas notas multipulsionadas distintas, as primárias (mais longas) e as secundárias (mais curtas) (Figura 2) (TOLEDO et al., 2007). Foram analisados de três a 43 cantos por indivíduo e, no total, foram analisados 14 parâmetros acústicos, sendo oito temporais e seis espectrais (Tabela 3). O parâmetro “duração do canto” se dividiu em sete outros parâmetros que representam as durações das diferentes combinações de notas emitidas (APÊNDICE A). A terminologia e as definições empregadas neste estudo seguiram o proposto por Köhler et al. (2017). As análises foram feitas no programa *Raven Pro 1.5* (Laboratório de Ornitologia, Universidade de Cornell), com FFT de 512 (*Fast Fourier Transform*). Para a medição dos parâmetros temporais foi utilizada a ferramenta *Delta time*, para a frequência dominante a ferramenta *Peak frequency* e para as frequências 95% e 5% as ferramentas *Frequency 95% (Hz)* e *Frequency 5% (Hz)*, respectivamente. Cantos sobrepostos com os de outros indivíduos ou espécies não foram analisados. Alguns cantos foram afetados por problemas de *clipping* (áudio saturado por excesso de entrada de volume) no microfone e, por isso, tiveram apenas os parâmetros temporais medidos, levando a valores de n diferentes para cada uma das variáveis resposta (e.g. parâmetros acústicos).

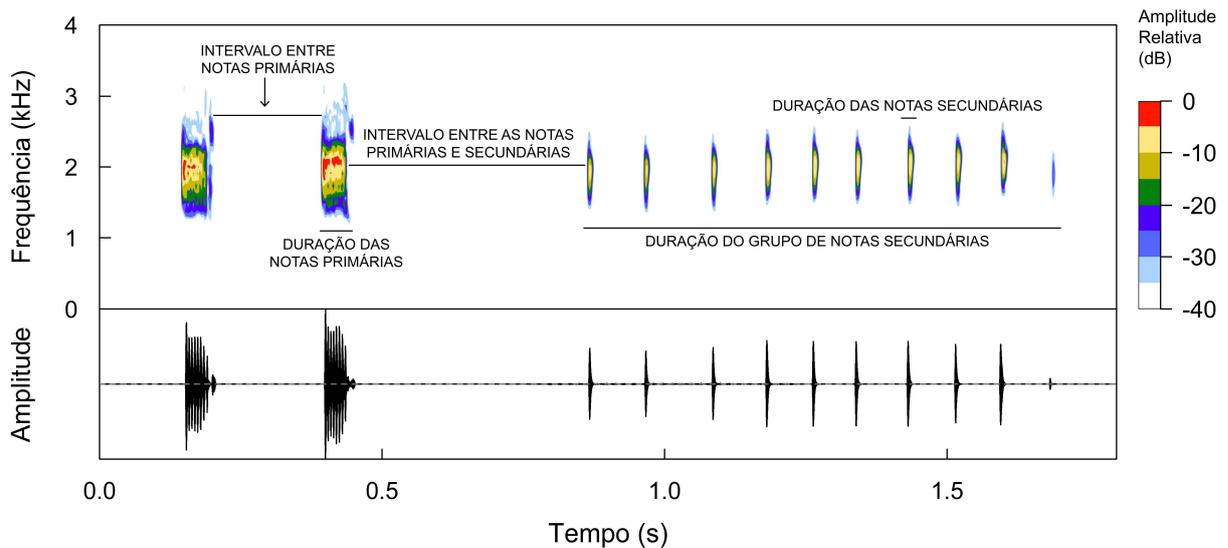


Figura 2 – Espectrograma (acima) e oscilograma (abaixo) do canto de anúncio de *Boana bischoffi*, com detalhes de alguns dos parâmetros temporais analisados. Macho gravado em 14 de dezembro de 2020, às 21:20, com 3,4 g e 38,04 mm de tamanho corporal (CRC). Temperatura no momento da gravação = 15,5°C.

A riqueza de espécies de anfíbios vocalizando ao mesmo tempo que os machos focais de *B. bischoffi* foi estimada a partir de suas respectivas gravações. A identificação das espécies foi feita por análise auditiva e visual dos oscilogramas e espectrogramas. A abundância relativa de machos coespecíficos vocalizando ao mesmo tempo que o indivíduo focal foi estimada através do sistema de ranqueamento do Programa de Monitoramento de Anfíbios da América do Norte (Serviço Geológico dos EUA, NAAMP) (BRIDGES; DORCAS, 2000). O NAAMP é um índice amplamente utilizado em programas de monitoramento para quantificações de abundância relativa e atividade de anfíbios anuros e, apesar de algumas limitações, pode ser considerado uma boa ferramenta. O ranqueamento foi adaptado segundo Canavero et al (2008) e se dividiu em quatro categorias: (1) um macho vocalizando; (2) dois ou três machos vocalizando; (3) mais de três machos vocalizando com cantos sendo distinguíveis uns dos outros; (4) coro em que cantos individuais não podem ser distinguidos (CANAVERO et al., 2008). Como cada gravação possuiu uma duração total diferente, foi estipulado que a estimativa do NAAMP seria feita apenas com o um minuto seguinte ao primeiro canto do indivíduo focal analisado.

Tabela 3 – Parâmetros acústicos medidos nos cantos de anúncio de *Boana bischoffi*. A terminologia e as definições empregadas seguem o proposto por Kohler et al. (2017).

PARÂMETROS ACÚSTICOS	DEFINIÇÃO
Temporais	
Duração do canto – combinação um	Duração de um único canto composto por uma nota primária.
Duração do canto – combinação dois	Duração de um único canto composto por duas notas primárias.
Duração do canto – combinação três	Duração de um único canto composto por três notas primárias.
Duração do canto – combinação quatro	Duração de um único canto composto somente por n notas secundárias.
Duração do canto – combinação cinco	Duração de um único canto composto por uma nota primária seguido de n notas secundárias.
Duração do canto – combinação seis	Duração de um único canto composto por duas notas primárias seguidas de n notas secundárias.
Duração do canto – combinação sete	Duração de um único canto composto por três notas primárias seguidas de n notas secundárias.
Duração das notas primárias	Duração de uma única nota primária dentro de um canto; medida do começo ao final da nota.
Duração do grupo de notas secundárias	Duração do início da primeira nota secundária até o final da última nota em um único canto.
Duração das notas secundárias	Duração de uma única nota secundária dentro de um grupo de notas secundárias; medida do começo ao final de cada nota individual presente em um grupo.
Número de notas primárias por canto	Número de notas primárias emitidas em um canto de anúncio.
Número de notas secundárias por canto	Número de notas secundárias emitidas em um canto de anúncio.
Intervalo entre as notas primárias	Intervalo entre duas notas primárias consecutivas dentro do mesmo canto, medido do final da primeira nota até o início da nota consecutiva.
Intervalo entre notas primárias e secundárias	Intervalo entre notas primárias e secundárias consecutivas dentro do mesmo canto, medido do final da última nota primária até o início da primeira nota secundária consecutiva.
Espectrais	
Frequência dominante das notas primárias	A frequência que contém a energia sonora mais alta (em Hz ou kHz) nas notas primárias.
Frequência 95% das notas primárias	Frequência máxima das notas primárias, tendo sido excluídos os 5% de energia concentrados na porção mais alta do canto.
Frequência 5% das notas primárias	Frequência máxima das notas primárias, tendo sido excluídos os 5% de energia concentrados na porção mais baixa do canto.
Frequência dominante do grupo de notas secundárias	A frequência que contém a energia sonora mais alta (em Hz ou kHz) em um grupo de notas secundárias.
Frequência 95% do grupo de notas secundárias	Frequência máxima em um grupo de notas secundárias, tendo sido excluídos os 5% de energia concentrados na porção mais alta do canto.
Frequência 5% do grupo de notas secundárias	Frequência máxima em um grupo de notas secundárias, tendo sido excluídos os 5% de energia concentrados na porção mais baixa do canto.

2.5 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Para estimar a correlação entre as variáveis preditoras foi utilizada uma matriz de correlação de Pearson através da função *corrplot* do pacote *corrplot* (WEI; SIMKO, 2021) (APÊNDICE B). Foram consideradas correlações altas aquelas que tiveram um valor acima de 0,70 e moderadas entre 0,50 e 0,69, valores abaixo disso não foram considerados suficientes para excluir variáveis dos modelos. Temperatura média anual e temperatura do ar observada no momento da gravação tiveram correlação alta entre si e com altitude (Pearson $r = +0,74, -0,99, -0,73$, respectivamente), assim, optou-se por manter apenas a temperatura média anual nos modelos. Riqueza teve correlação moderada com temperatura média anual e altitude (Pearson $r = -0,63, +0,60$, respectivamente), mas optou-se por manter as duas primeiras variáveis para que fosse possível a execução dos testes de hipótese.

Com o objetivo de reduzir o número de variáveis resposta para a construção dos modelos, também foi estimada a correlação entre os parâmetros acústicos (APÊNDICE C). Os parâmetros temporais “duração do grupo de notas secundárias” e “número de notas secundárias por canto” tiveram correlação moderada entre si (Pearson $r = +0,56$). Os parâmetros espectrais “frequência 5%”, “frequência 95%” e “frequência dominante” das notas primárias tiveram correlações altas e moderadas com seus respectivos parâmetros das notas secundárias (Pearson $r = +0,78, +0,88, +0,65$). O parâmetro “frequência 5% das notas primárias” teve correlação moderada com “frequência dominante das notas primárias” e “frequência dominante das notas secundárias” (Pearson $r = +0,68, +0,53$, respectivamente). Por fim, o parâmetro “frequência 5% das notas secundárias” teve correlação moderada com “frequência dominante das notas secundárias” (Pearson $r = +0,66$). A partir disso, foram selecionados seis parâmetros acústicos considerados como mais representativos do canto de anúncio da espécie: (1) duração do grupo de notas secundárias; (2) intervalo entre as notas primárias e secundárias; (3) duração das notas primárias; (4) frequência 95% das notas primárias; (5) frequência dominante das notas primárias e (6) duração do canto – combinação cinco, representando um canto composto por ambas as notas primárias e secundárias.

Para responder a primeira pergunta e testar se os parâmetros do canto de anúncio variavam em função da altitude, foram construídos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) para cada uma das seis variáveis resposta individualmente. As lagoas foram incluídas como variável aleatória e os valores de altitude foram padronizados através da função *scale*. A família de distribuição dos erros utilizada nos modelos foi do tipo normal (*gaussian*) ou *Gamma*, quando presente assimetria à direita nos dados. Os modelos foram

criados através da função *glmer* do pacote *lme4* (BATES et al., 2015). A validação dos modelos foi feita através da função *simulateResiduals* do pacote *DHARMA* (HARTIG, 2022). Foi feito o uso da função *testDispersion* do mesmo pacote para confirmar se os dados continham problemas de sub ou sobre dispersão. Nos casos em que os modelos com a função *glmer* não foram validados, foi feita a mudança para a função *lmer*, do mesmo pacote, mudando os modelos de GLMM para LMM (Modelos Lineares Mistos), usando sempre a distribuição de erros normal (*gaussian*). Os valores de Pseudo-R² foram calculados através da função *r.squaredGLMM* do pacote *MuMIn* (BARTON, 2022). Essa função devolve os valores de Pseudo-R² marginal, referente somente a parte fixa do modelo, e os valores de Pseudo-R² condicional, referente ao modelo completo. Esses valores podem ser interpretados como o quão bem os dados se ajustam ao modelo, ou a linha da regressão, e variam entre valores de zero a um (quanto mais próximo de um, melhor o ajuste).

Para responder a segunda pergunta e testar quais das variáveis preditoras melhor explicavam as variações encontradas nas análises anteriores, foram construídos modelos teóricos concorrentes (mas não excludentes) para a execução de testes de hipótese. Para isso, também foram construídos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) através da função *glmer* do pacote *lme4* (BATES et al., 2015) para cada uma das seis variáveis resposta individualmente, utilizando-se como variáveis preditoras as combinações propostas para cada modelo (Tabela 4). Os modelos construídos foram: (1) modelo nulo; (2) modelo global; (3) modelo energético; (4) modelo energético interação; (5) modelo alométrico; (6) modelo alométrico interação e (7) modelo interação biótica. As lagoas foram incluídas como variável aleatória e todas as variáveis preditoras foram padronizadas através da função *scale*. A distribuição dos erros utilizada e a validação dos modelos se deu da mesma forma que a descrita acima.

Os modelos construídos para os testes de hipótese dos parâmetros “intervalo entre as notas primárias e secundárias” e “frequência 95% das notas primárias” não foram totalmente validados. Os problemas encontrados na validação envolveram subdispersão e *overfitting* para o segundo parâmetro e possíveis outliers que impactaram na distribuição dos erros para o primeiro parâmetro. Por escolha, não foi feita a transformação logarítmica dos dados como uma alternativa para auxiliar na validação. Sendo assim, não foi possível seguir com a seleção de modelos e responder a segunda pergunta para esses dois parâmetros.

Após a validação, foi utilizado o critério de seleção de modelos, que considera tanto o ajuste quanto a complexidade (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011b; JOHNSON; OMLAND, 2004). A seleção de modelos foi feita através da comparação dos valores de AICc (Critério de Informação de Akaike corrigido para tamanhos de amostra pequenos) e $\Delta AICc$ (diferença entre os modelos), fornecidos pela função *model.sel* do pacote *MuMIn* (BARTON, 2022). Usando essa mesma função, também foram calculados os valores do Peso de Akaike (*Akaike weight*), que fornece um peso relativo de evidência e pode ser interpretado como a probabilidade de que um determinado modelo seja o melhor para o conjunto de dados utilizado (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011a; JOHNSON; OMLAND, 2004). Os modelos com menor AICc e $\Delta AICc$ menor que dois foram considerados igualmente plausíveis, enquanto os com $\Delta AICc$ entre 2 e 7 não foram descartados (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011b). Os valores de Pseudo- R^2 para todos os modelos foram calculados da mesma forma que a citada acima.

Tabela 4 – Modelos candidatos para explicação das possíveis variações nos parâmetros acústicos do canto de anúncio de *Boana bischoffi*. VR = seis variáveis resposta. TMA = Temperatura média anual; TC = Tamanho corporal; CC = Condição corporal; ABUND = Abundância; RIQ = Riqueza.

	MODELO	FORMULAÇÃO
M1	Modelo nulo	$VR \sim 1 + (1 lagoa)$
M2	Modelo global	$VR \sim TMA + TC + CC + ABUND + RIQ + (1 lagoa)$
M3	Modelo energético	$VR \sim TMA + CC + (1 lagoa)$
M4	Modelo energético interação	$VR \sim TMA * CC + (1 lagoa)$
M5	Modelo alométrico	$VR \sim TC + (1 lagoa)$
M6	Modelo alométrico interação	$VR \sim TC * TMA + (1 lagoa)$
M7	Modelo interação biótica	$VR \sim ABUND + RIQ + (1 lagoa)$

3 RESULTADOS

Nas 14 lagoas foram gravados 124 machos focais diferentes de *B. bischoffi*. O número de machos por lagoa variou de seis a 13, com uma média de $8,85 \pm 1,79$. O tamanho corporal (CRC) dos machos variou de 31,36 a 44,72 mm ($38,48 \pm 2,26$) e a massa variou de 1,5 a 3,9 gramas (média de $2,8 \pm 0,42$). Os valores de riqueza associados a cada macho focal variaram de zero a sete ($3,26 \pm 1,91$ espécies). Os valores de abundância relativa, estimados através das quatro categorias do NAAMP, foram de 13 gravações na categoria um, 42 na categoria dois, 16 na categoria três e 53 na categoria quatro. A temperatura do ar no momento

da gravação mais baixa foi de 13,3°C e a mais alta de 25,3°C ($17,75 \pm 2,14$). A figura 3 ilustra como as cinco variáveis predictoras se relacionaram com o gradiente de altitude. Os valores médios, máximos, mínimos e de desvio padrão para cada um dos parâmetros acústicos analisados são fornecidos na tabela em anexo (APÊNDICE D).

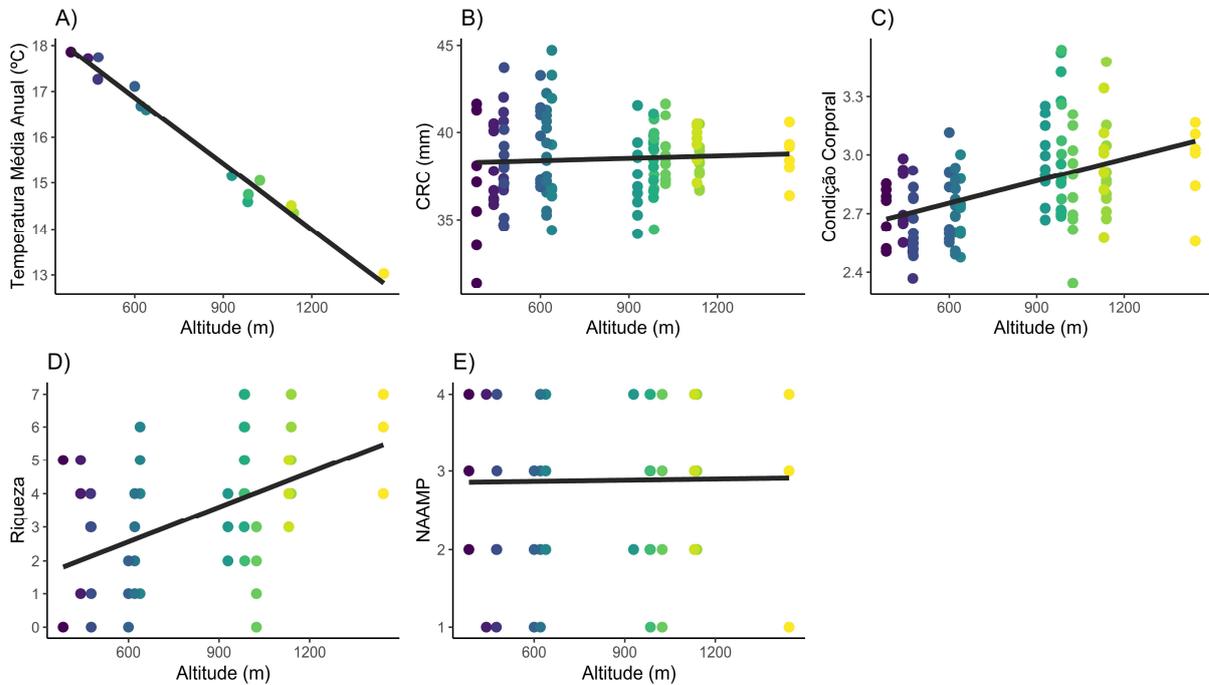


Figura 3 – Relação entre as cinco variáveis predictoras utilizadas nas análises e a altitude das lagoas. A) Temperatura média anual; B) Comprimento-rostro-cloacal (CRC); C) Condição corporal; D) Riqueza e E) Abundância relativa (NAAMP). Linhas de uma regressão linear simples em cinza. Cada ponto representa um indivíduo.

Respondendo a primeira pergunta, o canto de anúncio de *B. bischoffi* possui uma variação dos parâmetros acústicos ao longo do gradiente altitudinal amostrado. Para os seis parâmetros analisados, os GLMMs indicaram uma associação positiva da altitude com “duração do grupo de notas secundárias” ($\text{PseudoR}^2_{\text{m}} = 0,07$; $\text{PseudoR}^2_{\text{c}} = 0,08$; $P = <0,01$; Figura 4A, Tabela 4) e “duração das notas primárias” ($\text{PseudoR}^2_{\text{m}} = 0,18$; $\text{PseudoR}^2_{\text{c}} = 0,39$; $P = <0,01$; Figura 4B, Tabela 4) e negativa da altitude com “frequência 95% das notas primárias” ($\text{PseudoR}^2_{\text{m}} = 0,28$; $\text{PseudoR}^2_{\text{c}} = 0,29$; $P = <0,001$; Figura 4C, Tabela 5). A relação positiva desses parâmetros temporais com a altitude ajuda a corroborar o resultado esperado de que machos de altitudes maiores emitem cantos de maior duração. O mesmo acontece para os parâmetros espectrais, pois machos de altitudes maiores emitiram cantos com frequências 95% mais baixas (< 2500 Hz) do que os de altitudes menores, em que as frequências 95% chegaram a mais de 3000 Hz.

Em todos os GLMMs a inclusão das lagoas como variável aleatória melhorou o ajuste dos modelos, fazendo com que o PseudoR²c (modelo completo incluindo o efeito aleatório) tivesse sempre um valor maior. Exceto para “duração do grupo de notas secundárias”, os outros dois parâmetros com variação ao longo da altitude tiveram valores de PseudoR²c relativamente bons. Os parâmetros espectrais “frequência 95% das notas primárias” e “frequência dominante das notas primárias” tiveram valores de variância e desvio padrão da variável aleatória altos ($V = 784,1$ e $SD = 28,00$; $V = 6900,0$ e $SD = 83,07$; respectivamente), mostrando que as lagoas não possuem o mesmo intercepto e que os dados variam de forma diferente entre os locais para esses parâmetros.

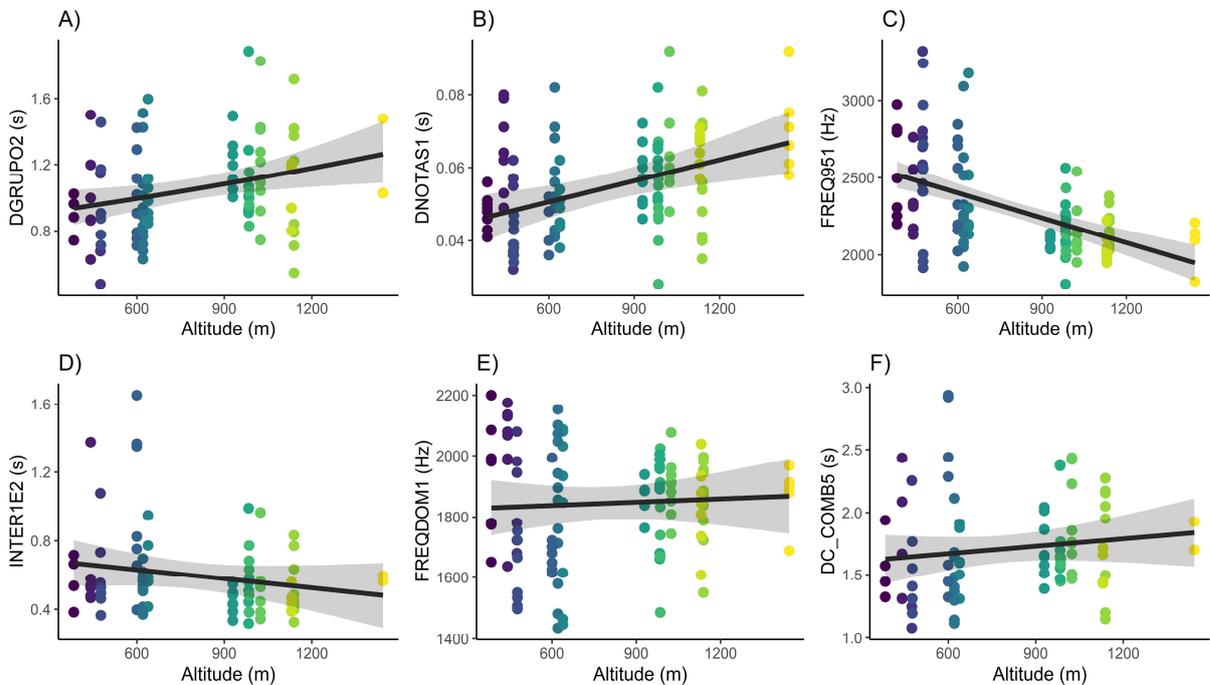


Figura 4 – Relação entre os parâmetros acústicos (variáveis resposta) e a altitude descrita pelos modelos. A primeira linha do gráfico mostra os parâmetros que tiveram um efeito significativo da altitude, a segunda os que não. A) Duração do grupo de notas secundárias; B) Duração das notas primárias; C) Frequência 95% das notas primárias; D) Intervalo entre notas primárias e secundárias; E) Frequência dominante das notas primárias; F) Duração do canto para a combinação cinco. Linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo.

Tabela 5 – Valores de Pseudo-R² marginal (P-R²m), Pseudo-R² condicional (P-R²c), P para os GLMs utilizando a altitude das lagoas como variável preditora. A) Duração do grupo de notas secundárias; B) Duração das notas primárias; C) Frequência 95% das notas primárias; D) Intervalo entre notas primárias e secundárias; E) Frequência dominante das notas primárias; F) Duração do canto para a combinação cinco. VR = Variável resposta; N = Número de indivíduos utilizados nos modelos.

VR	N	INCLINAÇÃO	P	P-R ² m	P-R ² c
A) DGRUPO2	94	0.08377	<0,01	0,07	0,08
B) DNOTAS1	124	0.005685	<0,01	0,18	0,39
C) FREQ951	116	-160.64	<0,001	0,28	0,29
D) INTER1E2	87	-0.05265	>0,05	0,03	0,25
E) FREQDOM1	116	10,57	>0,05	0,00	0,20
F) DC_COMB5	84	0.05948	>0,05	0,01	0,12

Embora os modelos relacionados ao parâmetro “intervalo entre as notas primárias e secundárias” não tenham sido completamente validados e não tenham seguido para a seleção de modelos, vale a pena mencionar que a variável preditora abundância relativa (associada ao modelo interação biótica) teve um efeito negativo evidente sobre esse parâmetro temporal (PseudoR²m = 0,14; PseudoR²c = 0,25; P = <0,001; Inclinação = -0.09) (Figura 5A e B). De acordo com essa relação, quanto maior o número de machos coespecíficos vocalizando ao mesmo tempo, menor será o intervalo entre as notas primárias e secundárias.

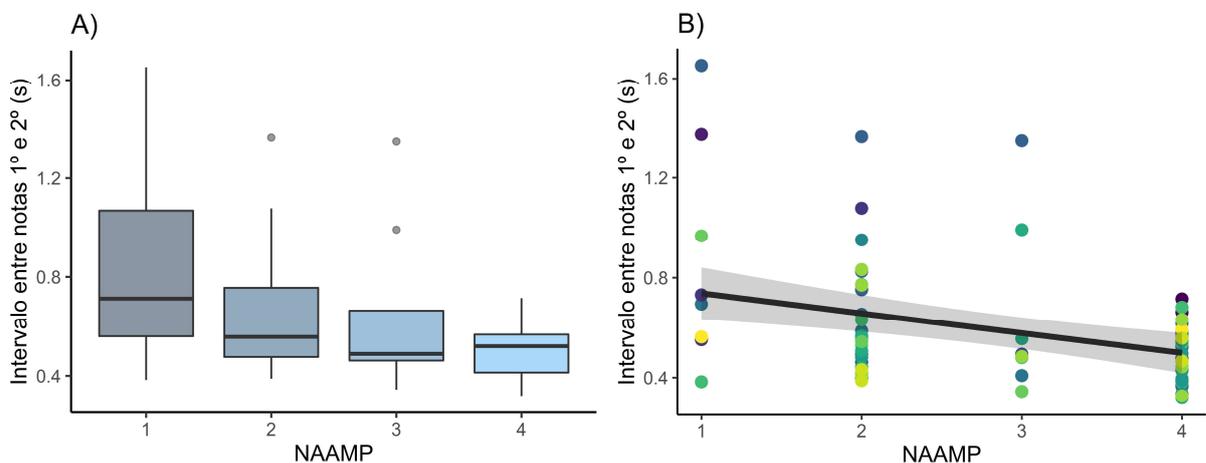


Figura 5 – Relação entre o parâmetro acústico “intervalo entre notas primárias e secundárias” e a variável preditora abundância relativa (NAAMP). Relação descritiva a esquerda (A) e modelo parcialmente validado a direita (B). No gráfico B): linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo.

Respondendo a segunda pergunta, o modelo nulo foi o mais parcimonioso ou ficou entre os mais parcimoniosos para três dos quatro parâmetros em que o teste de hipótese foi executado, indicando que as variáveis preditoras utilizadas não se relacionaram com as

variações encontradas nesses parâmetros. Somente para um parâmetro isso não aconteceu (“frequência dominante das notas primárias”), e nesse caso o melhor modelo foi o global. Em todos os casos, a inclusão das lagoas como variável aleatória melhorou o ajuste dos modelos, fazendo com que o $PseudoR^2c$ tivesse sempre um valor maior. Os resultados detalhados dos testes de hipótese usando seleção de modelos para cada parâmetro são descritos a seguir.

Para o parâmetro “duração do grupo de notas secundárias”, que teve um efeito positivo da altitude, a seleção de modelos mostrou que os quatro primeiros modelos são igualmente plausíveis (Tabela 6), com todos possuindo um $\Delta AICc$ menor que dois. O modelo mais parcimonioso e com menor $AICc$ foi o modelo energético ($PseudoR^2m = 0,06$; $PseudoR^2c = 0,08$; $AICc = 34,8$; Peso de Akaike = 0,260), seguido do modelo nulo ($PseudoR^2m = 0,00$; $PseudoR^2c = 0,06$; $AICc = 35,0$; Peso de Akaike = 0,237), depois do modelo alométrico interação ($PseudoR^2m = 0,08$; $PseudoR^2c = 0,10$; $AICc = 35,4$; Peso de Akaike = 0,196) e por último pelo modelo alométrico ($PseudoR^2m = 0,01$; $PseudoR^2c = 0,07$; $AICc = 36,2$; Peso de Akaike = 0,132). Os valores de $\Delta AICc$ foram abaixo de cinco para todos os modelos da seleção, ou seja, seguindo o critério proposto, nenhum modelo deveria ser totalmente descartado, evidenciando uma grande incerteza em qual seria o melhor. Nenhum dos valores de $PseudoR^2c$ passou de 0,12, indicando um ajuste bem baixo dos dados aos modelos. Os valores de variância e desvio padrão para a variável aleatória dos modelos foram todos considerados baixos ($V = <0,01$; $SD = <0,1$). Dentre os quatro primeiros modelos, a única variável preditora que teve um efeito (sendo ele considerado baixo) foi temperatura média anual (Figura 6A), presente no modelo energético ($P = 0,02$; Inclinação = -0,08) e no modelo alométrico interação ($P = 0,01$; Inclinação = -0,08). De acordo com essa relação, a temperatura média anual estaria possivelmente influenciando esse parâmetro, fazendo com que machos de altitudes maiores emitissem cantos de maior duração, seguindo os resultados esperados para os parâmetros temporais.

Tabela 6 – Valores de Pseudo-R² marginal (P-R²m), Pseudo-R² condicional (P-R²c), K, AICc, ΔAICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Duração do grupo de notas secundárias” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 124 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.

MODELO	P-R²m	P-R²c	K	AICc	ΔAICc	Peso
M3 Modelo energético	0,06	0,08	5	34,8	0,00	0,260
M1 Modelo nulo	0,00	0,06	3	35,0	0,18	0,237
M6 Modelo alométrico interação	0,08	0,10	6	35,4	0,57	0,196
M5 Modelo alométrico	0,01	0,07	4	36,2	1,36	0,132
M4 Modelo energético interação	0,07	0,08	6	36,9	2,07	0,092
M7 Modelo interação biótica	0,01	0,09	5	37,9	3,04	0,057
M2 Modelo global	0,09	0,12	8	39,4	4,60	0,026

Para o parâmetro “duração das notas primárias”, que também teve um efeito positivo da altitude, a seleção de modelos mostrou que o modelo nulo é o mais parcimonioso (PseudoR²m = 0,00; PseudoR²c = 0,39; AICc = -740,2; Peso de Akaike = 0,829), seguido do modelo interação biótica (PseudoR²m = 0,15; PseudoR²c = 0,47; AICc = -737,1; Peso de Akaike = 0,170), com ΔAICc = 3,17 entre eles (Tabela 7). Todos os valores de PseudoR²c passaram de 0,39, indicando um bom ajuste dos dados aos modelos. Os valores de variância e desvio padrão para a variável aleatória desses modelos foram todos considerados baixos (V = <0,001; SD = <0,01). Embora o segundo modelo seja menos provável de se associar as variações nos dados, a variável preditora abundância relativa (representada pelos valores de NAAMP) teve um efeito significativo positivo (P = <0,001; Inclinação = 4.909e-03) sobre esse parâmetro. Ou seja, quanto maior o número de machos coespecíficos vocalizando ao mesmo tempo que o macho focal (categoria quatro) maior a duração das notas primárias (Figura 6B), indicando uma relação oposta ao esperado.

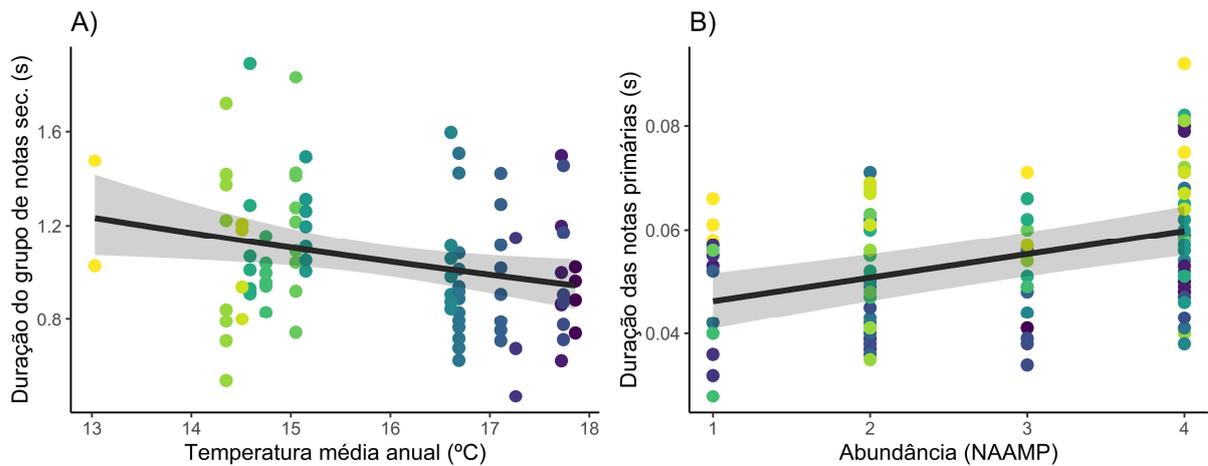


Figura 6 – Variação dos parâmetros (A) “duração do grupo de notas secundárias” e (B) “duração das notas primárias” em função da temperatura média anual e da abundância, respectivamente. Linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo.

Tabela 7 – Valores de Pseudo- R^2 marginal ($P-R^2_m$), Pseudo- R^2 condicional ($P-R^2_c$), K, AICc, Δ AICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Duração das notas primárias” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 124 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.

MODELO	$P-R^2_m$	$P-R^2_c$	K	AICc	Δ AICc	Peso
M1 Modelo nulo	0,00	0,39	3	-740,2	0,00	0,829
M7 Modelo interação biótica	0,15	0,47	5	-737,1	3,17	0,170
M5 Modelo alométrico	0,00	0,40	4	-726,7	13,53	0,001
M3 Modelo energético	0,19	0,41	5	-724,4	15,80	0,000
M4 Modelo energético interação	0,19	0,42	6	-711,1	29,16	0,000
M6 Modelo alométrico interação	0,17	0,40	6	-707,7	32,59	0,000
M2 Modelo global	0,32	0,52	8	-706,5	33,72	0,000

Para o parâmetro “frequência dominante das notas primárias”, que não teve nenhum efeito da altitude, a seleção de modelos mostrou que o modelo global é o único mais parcimonioso (Pseudo R^2_m = 0,08; Pseudo R^2_c = 0,25; Peso de Akaike = 0,999) (Tabela 8), com um Δ AICc = 14,7 entre o primeiro e o segundo modelo. Os valores de variância e desvio padrão para a variável aleatória desses modelos foram todos considerados altos ($V = >5000$; $SD = >70$), mostrando que as lagoas não possuem o mesmo intercepto e que os dados variam de forma diferente entre os locais para esse parâmetro. As variáveis preditoras que mostraram um efeito sobre a variável resposta foram o tamanho corporal ($P = 0,01$; Inclinação = -41,271) (Figura 7A) e a abundância relativa ($P = 0,04$; Inclinação = 32,782) (Figura 7B), embora não seja um efeito muito alto e evidente. De acordo com essa relação, quanto maior o tamanho corporal dos machos menor é a frequência dominante dos cantos emitidos, corroborando os

resultados esperados. Esse resultado indica também uma possível modulação de frequência dependendo da abundância relativa dos machos coespecíficos.

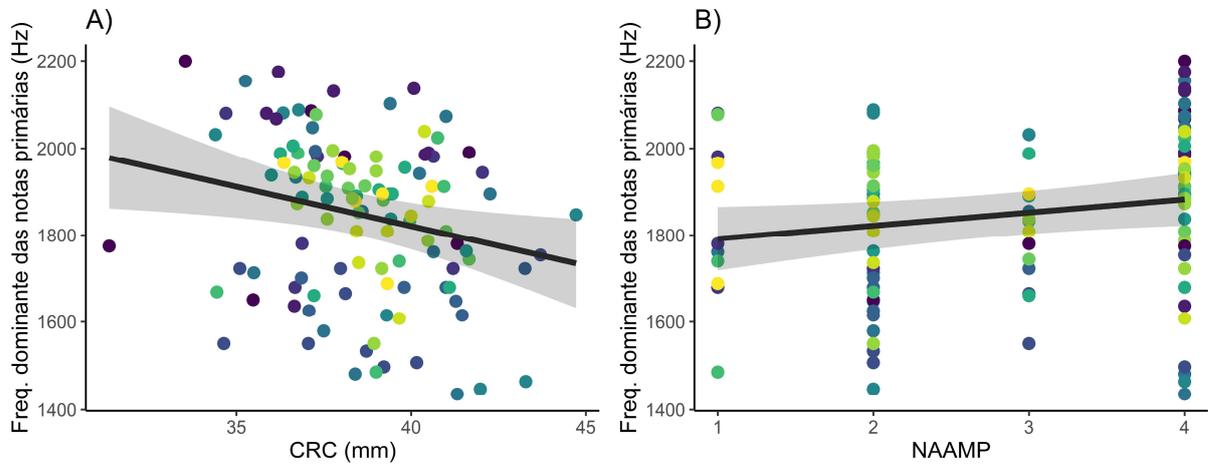


Figura 7 – Variação do parâmetro “frequência dominante das notas primárias” em função do (A) tamanho corporal (CRC) e da (B) abundância relativa (NAAMP). Linhas cinza escuro mostram as linhas de regressão, acima e abaixo é possível observar os intervalos de confiança de 95%. Cada cor representa uma lagoa e cada ponto representa um indivíduo.

Tabela 8 – Valores de Pseudo- R^2 marginal ($P-R^2m$), Pseudo- R^2 condicional ($P-R^2c$), K, AICc, $\Delta AICc$ e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Frequência dominante das notas primárias” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 116 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.

MODELO	$P-R^2m$	$P-R^2c$	K	AICc	$\Delta AICc$	Peso
M2 Modelo global	0,08	0,25	8	1484,4	0,00	0,999
M6 Modelo alométrico interação	0,05	0,24	6	1498,6	14,17	0,001
M4 Modelo energético interação	0,02	0,21	6	1503,7	19,26	0,000
M7 Modelo interação biótica	0,02	0,19	5	1508,8	24,32	0,000
M3 Modelo energético	0,02	0,21	5	1509,3	24,82	0,000
M5 Modelo alométrico	0,04	0,22	4	1511,4	26,92	0,000
M1 Modelo nulo	0,00	0,19	3	1522,9	38,46	0,000

Para o parâmetro “duração do canto – combinação cinco”, que não teve nenhum efeito da altitude, a seleção de modelos mostrou que o modelo nulo é o mais parcimonioso (Pseudo R^2m = 0,00; Pseudo R^2c = 0,16; Peso de Akaike = 0,824), seguido do modelo alométrico (Pseudo R^2m = 0,04; Pseudo R^2c = 0,14; Peso de Akaike = 0,160), com um $\Delta AICc$ = 3,28 entre eles (Tabela 9). Os valores de variância e desvio padrão para a variável aleatória desses modelos foram todos considerados baixos (V = <0,1; SD = <0,2). Apesar do segundo modelo ter certa probabilidade em relação aos dados, a variável preditora CRC (tamanho

corporal) associada a esse modelo não possuiu nenhum efeito significado sobre esse parâmetro acústico ($P = 0,06$; Inclinação = $0,07582$).

Tabela 9 – Valores de Pseudo- R^2 marginal (P- R^2 m), Pseudo- R^2 condicional (P- R^2 c), K, AICc, Δ AICc e Peso de Akaike para os GLMMs construídos entre a variável resposta “Duração do canto – combinação cinco” e os sete modelos candidatos do teste de hipótese. Foram utilizados 84 indivíduos. VR = Variável resposta; K = Parâmetros estimados.

MODELO	P- R^2 m	P- R^2 c	K	AICc	Δ AICc	Peso
M1 Modelo nulo	0,00	0,16	3	90,7	0,00	0,824
M5 Modelo alométrico	0,04	0,14	4	94,0	3,28	0,160
M7 Modelo interação biótica	0,05	0,16	5	99,4	8,75	0,010
M3 Modelo energético	0,02	0,14	5	101,5	10,80	0,004
M6 Modelo alométrico interação	0,06	0,17	6	104,4	13,74	0,001
M4 Modelo energético interação	0,03	0,13	6	106,8	16,07	0,000
M2 Modelo global	0,15	0,23	8	109,6	18,86	0,000

4 DISCUSSÃO

Como resposta para a primeira pergunta, os resultados encontrados mostraram que o canto de anúncio de *Boana bischoffi* possui uma variação em alguns parâmetros acústicos ao longo do gradiente altitudinal amostrado. Para os parâmetros temporais, esperava-se que o tempo de duração fosse maior nos cantos emitidos por machos de altitudes maiores, resultado encontrado para “duração do grupo de notas secundárias” e “duração das notas primárias”. Para aos parâmetros espectrais, esperava-se que eles variassem de forma negativa com a altitude, resultado encontrado para “frequência 95% das notas primárias”, que representa a frequência máxima dos cantos. Essas variações geográficas no canto de anúncio de anuros ao longo de gradientes altitudinais já foram encontradas para algumas espécies, como *Eleutherodactylus coqui* (variação altitudinal: 10 a 1020 m) (NARINS; MEENDERINK, 2014), *Boana cordobae* (variação altitudinal: 800 a 2300 m) (BARAQUET et al., 2015), *Dryophytes japônica* (variação altitudinal: 9 a 1100 m) (JANG et al., 2011) e *Bufotes viridis* (variação altitudinal: 230 a 2300 m) (CASTELLANO; GIACOMA, 2000). Boa parte dos estudos mostram padrões parecidos com os encontrados aqui, em que parâmetros temporais se relacionam positivamente com a altitude e parâmetros espectrais negativamente. Para *Eleutherodactylus coqui*, por exemplo, foi encontrado um padrão de variação bem evidente entre populações vivendo ao longo do gradiente altitudinal em que a espécie está distribuída, na Floresta Nacional do Caribe, Porto Rico (NARINS; MEENDERINK, 2014). Nesse estudo,

machos de regiões mais altas emitiram cantos de anúncio mais graves e de maior duração do que aqueles vivendo em regiões mais baixas. As variações foram associadas principalmente aos gradientes negativos de temperatura e positivos de tamanho corporal em relação a altitude da região.

É importante ressaltar que nem sempre relações tão evidentes e lineares acontecem, ou até mesmo não existem para todos os parâmetros acústicos analisados, assim como os resultados encontrados aqui. Além disso, é possível que exista uma variação intrapopulacional alta em quase todas as lagoas, indicando que a variação no canto de anúncio de *B. bischoffi* seja tão grande que dificilmente padrões ao longo da elevação iriam surgir para todos os parâmetros acústicos. Sabe-se que espécies de anuros com cantos complexos (e.g. mais de um tipo de nota) e extenso repertório vocal tendem a possuir grande variação nos parâmetros acústicos, assim como já observado para *Physalaemus spiniger* (COSTA; TOLEDO, 2013), que possui 22 configurações diferentes somente para o canto de anúncio. Um outro estudo com *Coleostethus palmatus*, na Colômbia, também encontrou uma alta sobreposição nos parâmetros acústicos de indivíduos pertencentes a diferentes populações, mostrando uma alta variação intrapopulacional (BERNAL; GUARNIZO; LÜDDECKE, 2005). Como aqui não foram realizadas análises específicas para testar isso, sugere-se que posteriormente sejam investigados os níveis de variação intra e interindividual para *B. bischoffi*. Além de aumentar o conhecimento básico sobre o comportamento reprodutivo da espécie, entender melhor essa questão talvez esclareça a falta de um padrão sistemático de variação altitudinal para todos os parâmetros acústicos do canto de anúncio da espécie de estudo.

Em relação a segunda pergunta, os resultados indicaram que os fatores abióticos e bióticos utilizados na construção dos modelos teóricos não se relacionaram com as variações encontradas nesses parâmetros. Isso se deve ao fato de o modelo nulo estar entre os mais parcimoniosos (ou ser o mais parcimonioso) na seleção de modelos para três dos quatro parâmetros em que o teste de hipóteses foi executado. Quando os dados observados dão suporte claro a um modelo específico em detrimento dos vários outros da seleção, evidencia um forte apoio a hipótese associada (JOHNSON; OMLAND, 2004). Assim, olhando para o modelo com menor AICc e para o Peso de Akaike, é possível inferir que a hipótese associada ao modelo seja a mais provável de estar gerando os dados encontrados (JOHNSON; OMLAND, 2004). Esse suporte claro não aconteceu para o parâmetro “duração do grupo de notas secundárias”, em que os quatro primeiros modelos (incluindo o modelo nulo) foram igualmente plausíveis, demonstrando uma grande incerteza em relação a qual seria o melhor

modelo. Para os outros parâmetros, em que apenas um ou dois modelos foram os mais parcimoniosos, essa incerteza diminuiu um pouco. Ainda assim, e apesar dos resultados envolvendo os modelos nulos, algumas variáveis preditoras presentes nos modelos mais parcimoniosos contribuíram mais para as variações e merecem maiores investigações.

Primeiro, a temperatura média anual (presente no modelo energético e alométrico interação), que teve um efeito negativo sobre o parâmetro “duração do grupo de notas secundárias”. As predições para o efeito da temperatura sobre os parâmetros temporais eram de que machos de altitudes maiores emitiriam cantos de maior duração, principalmente devido aos efeitos nas taxas metabólicas e capacidade de contração muscular (BRUSH; NARINS, 1989; GILLOOLY; OPHIR, 2010; NARINS; MEENDERINK, 2014; NAVAS, 1996; VAN DIJK; LEWIS; WIT, 1990). A área de estudo possui um gradiente de temperatura bem evidente e linear, com a temperatura média anual das lagoas decaindo à medida que a altitude aumenta (Figura 3A). Ainda assim, diferente da hipótese proposta, essa variável preditora só foi identificada como possível influenciadora para um dos três parâmetros acústicos em que os testes de hipótese foram executados, com um efeito considerado fraco (devido aos valores de P e Pseudo- R^2). Por serem ectotérmicos, a emissão sonora nos anfíbios é altamente dependente das variações de temperatura (NAVAS, 1996; STIEBLER; NARINS, 1990; VAN DIJK; LEWIS; WIT, 1990), tornando essa variável umas das mais importantes quando pensamos em variações geográficas nos cantos de anúncio dos anuros. Sendo uma espécie generalista em relação ao ambiente, de reprodução prolongada (se reproduz ao longo do ano todo) e que pode entrar em atividade reprodutiva em temperaturas que variam de pelo menos 13,3°C a 25,3°C, pode-se esperar que essa espécie possua uma amplitude térmica alta durante o comportamento reprodutivo (LLUSIA et al., 2013), principalmente em populações de altitudes maiores. Além disso, *B. bischoffi* é uma das espécies mais abundantes nas lagoas onde os dados foram coletados (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020). Isso pode indicar que as forças diversificadoras podem estar agindo de forma diferente para essa espécie, onde as mudanças de temperatura talvez não sejam o fator mais importante na modulação do canto de anúncio.

Segundo, a abundância relativa dos machos coespecíficos vocalizando ao mesmo tempo que o macho focal, estimada através do índice NAAMP, que teve um efeito negativo sobre o parâmetro “intervalo entre notas primárias e secundárias” e positivo sobre “duração das notas primárias” e “frequência dominante das notas primárias”. Curiosamente, somente para o primeiro parâmetro temporal citado o efeito foi de acordo com o predito. Isso indica

que, quanto maior o número de machos coespecíficos vocalizando ao mesmo tempo, menor a duração do intervalo entre as notas primárias e secundárias. Já para “duração das notas primárias”, o efeito foi o oposto, com a duração das notas aumentado em momentos de coro intenso. De acordo com a teoria do nicho e da liberação ecológica, esperava-se que quanto maior o número de machos coespecíficos vocalizando, menor seria a duração do canto de anúncio, pois assim a sobreposição e competição entre os machos seriam minimizadas (BOLNICK et al., 2010; BOQUIMPANI-FREITAS et al., 2007; BRUSH; NARINS, 1989). De certa forma, as relações opostas entre esses dois parâmetros temporais podem estar agindo em equilíbrio e ainda assim estar corroborando as hipóteses propostas. Ou seja, ao passo que a duração das notas primárias aumenta com a abundância relativa, o intervalo entre elas e as notas secundárias diminui, levando a uma duração total do canto de anúncio menor e que ainda assim evitaria a sobreposição com os outros machos em atividade acústica. Conforme registrado para a espécie *Eleutherodactylus coqui*, o aumento da densidade de machos coespecíficos vocalizando, que poderia levar a sobreposição dos cantos de anúncio, faz com que eles tentem ativamente ajustar as durações de seus cantos para evitar a sobreposição (BRUSH; NARINS, 1989; NARINS; SMITH, 1986). À medida que a densidade diminui, a interferência é reduzida e a duração dos cantos pode ser aumentada novamente. Machos de *Physalaemus spiniger* possuem um comportamento parecido, como demonstrado para populações da Reserva Natural Salto Morato, Paraná (COSTA; TOLEDO, 2013). Quando mais de dois indivíduos cantam em coro, o intervalo entre as notas do canto de anúncio tende a ser menor do que quando um indivíduo canta sozinho. Além disso, foi observado que quando um macho dessa espécie canta, o seguinte só começa após o término da vocalização do anterior e assim sucessivamente, evitando a sobreposição das notas.

Os resultados encontrados aqui indicam que as interações intraespecíficas dos machos em atividade reprodutiva podem ser realmente importantes na modulação do canto de anúncio de *B. bischoffi*, mesmo que nem todos os testes de hipóteses tenham mostrado isso. Entretanto, mesmo que considerado uma boa ferramenta, o método utilizado para quantificar a atividade dos machos coespecíficos (NAAMP) talvez não tenha sido o mais adequado para responder à pergunta proposta aqui. A questão principal é, não é possível estimar a distância dos machos vizinhos em relação ao macho focal somente pelas gravações, logo, nas análises entraram machos que provavelmente estavam a grandes distâncias do microfone e, conseqüentemente, do macho focal. Para a espécie de estudo, não se sabe a distância máxima em que um macho é considerado vizinho, ou até mesmo o quão próximo os machos tem que

estar para que haja interação acústica. Assim, seriam necessários experimentos em escalas mais finas e ajustadas para realmente avaliar os impactos da competição acústica e da liberação ecológica nas diferentes populações ao longo do gradiente altitudinal. Uma possível alternativa, que poderia ser executada posteriormente, seria utilizar experimentos de *playback* com diferentes tratamentos e distâncias e avaliar as respostas do macho focal, assim como feito para *Rana dalmatina* (LESBARRÈRES; LODÉ, 2002), *Anaxyrus woodhousii* e *A. punctatus* (SULLIVAN, 1985). Embora um estudo já tenha feito algo parecido para *B. bischoffi* (CARDOSO, 2009), a interpretação dos resultados foram confusas, principalmente devido as diferentes interpretações do que seria o canto de anúncio da espécie.

Outro ponto importante a ser considerado nos resultados citados acima é que a amostragem nas áreas mais altas do PNSJ ocorreu no mês de dezembro, período em que a maioria das espécies de anfíbios está em seu pico de atividade reprodutiva. Enquanto isso, a amostragem na área mais baixa ocorreu no mês de março, período em que boa parte das espécies já reduziu sua atividade. Sabe-se que a riqueza de anfíbios anuros na região do PNSJ é maior nas altitudes intermediárias e que a abundância de indivíduos tende a diminuir nas áreas mais altas (CARVALHO-ROCHA; PERES; NECKEL-OLIVEIRA, 2020). Entretanto, com os dados coletados, observou-se um aumento quase linear da riqueza de espécies em função da altitude, certamente devido aos meses diferentes de amostragem. Esses períodos de amostragem em picos de atividade diferentes entre as espécies e a própria *B. bischoffi* podem ter enviesado os dados observados, pois a maior riqueza e abundância nas lagoas foi encontrada justamente nas áreas de maior altitude. Esse possível erro de amostragem pode ter agido como um fator de confusão, fazendo com que a descrição de padrões sistemáticos de variação ao longo do gradiente altitudinal nos parâmetros acústicos não fosse tão evidente.

Por último, o tamanho corporal dos machos, que também teve um efeito negativo sobre o parâmetro “frequência dominante das notas primárias”. Nesse caso, o modelo global, que inclui todas as variáveis preditoras analisadas, foi considerado o mais parcimonioso. Entretanto, somente tamanho corporal (CRC) e abundância relativa (conforme citado anteriormente) tiveram um efeito sobre esse parâmetro. Os resultados mostraram que em relação ao CRC o efeito foi negativo, ou seja, machos de tamanhos maiores emitiram cantos de anúncio com frequências dominantes menores, seguindo o predito para a relação alométrica entre essa variável e o tamanho das cordas vocais (FITCH, 2000; GINGRAS et al., 2013; KÖHLER et al., 2017), mesmo que o efeito não tenha sido considerado tão alto. As análises também mostraram que existe uma variação alta no intercepto de cada lagoa para

esse parâmetro, ou seja, os dados se comportam de maneira diferente entre cada lagoa ao longo da altitude.

Conforme o esperado, parâmetros espectrais se relacionam mais fortemente com características morfológicas dos indivíduos. Essa relação alométrica foi explorada em nível interespecífico para pelo menos 136 espécies de anuros pertencentes a quatro clados (*Bufo*, *Hyla*, *Leptodactylus* e *Rana*), tendo sido encontrada uma relação linear inversa entre a frequência dominante dos cantos e o tamanho corporal para todas elas (GINGRAS et al., 2013). Em nível intraespecífico, o tamanho corporal dos machos já foi utilizado para explicar gradientes geográficos de variação no canto de anúncio de algumas espécies de anuros, como *Coleostethus palmatus* (BERNAL; GUARNIZO; LÜDDECKE, 2005), *Pseudophilautus kani* (BEE; SUYESH; BIJU, 2013), *Boana cordobae* (BARAQUET et al., 2015), *Dryophytes japônica* (JANG et al., 2011) e *Bufo viridis* (CASTELLANO; GIACOMA, 2000). Aqui, o tamanho corporal dos machos de *B. bischoffi* variou de 31,36 a 44,72 mm ($38,48 \pm 2,26$). Além disso, só foram incluídos nas análises machos que tiveram seus cantos de anúncio gravados, sendo possível afirmar que todos são machos adultos e maduros sexualmente. Embora não tenha sido testado, diferente do esperado pela “regra de temperatura-tamanho”, o tamanho corporal de *B. bischoffi* não parece possuir um padrão de variação em função da altitude, da mesma forma que “frequência dominante das notas primárias”, talvez explicando os resultados encontrados.

5 CONCLUSÃO

O canto de anúncio de *B. bischoffi* varia ao longo do gradiente altitudinal amostrado, pelo menos para alguns dos parâmetros acústicos. Para os parâmetros temporais que variaram, a relação foi sempre positiva, ou seja, machos de altitudes maiores emitiram cantos de maior duração. E para o parâmetro espectral que variou, a relação foi negativa, com machos de altitudes maiores emitindo cantos em frequências máximas mais baixas. Ambos resultados de acordo com o esperado. Ainda assim, sugere-se que mais estudos sejam feitos para que se possa entender melhor questões de variação intrapopulacional da espécie, visto que houve uma grande sobreposição dos parâmetros acústicos ao longo da elevação, evidenciando uma grande variação no canto. Para a segunda pergunta, os resultados mostraram que nenhuma das variáveis ambientais utilizadas nos modelos realmente explicou as variações encontradas. Ainda assim, as interações entre os machos coespecíficos se mostraram importantes e estudos aprofundados com experimentos mais específicos são indicados. Por ter reprodução prolongada e ser generalista, as pressões seletivas podem estar agindo de forma diferente para esta espécie, levando aos resultados encontrados. Além disso, pouco se sabe sobre a motivação individual dos machos e a preferência das fêmeas, fatores que talvez sejam mais importantes moldando o canto de anúncio dessa espécie do que os testados aqui.

REFERÊNCIAS

- ALVARES, C. A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711–728, 2013.
- ANNIBALE, F. S. et al. Geographic Variation in the Acoustic Signals of *Dendropsophus nanus* (Boulenger 1889) (Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 76, n. 3, p. 267–277, 2020.
- ATKINSON, D. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms? **Advances in Ecological Research**, v. 25, n. C, p. 1–58, 1994.
- BARAQUET, M. et al. Geographic variation in the advertisement call of *Hypsiboas cordobae* (Anura, Hylidae). **Acta Ethologica**, v. 18, n. 1, p. 79–86, 2015.
- BARAQUET, M. et al. Age, Body Size, And growth of *Boana cordobae* (Anura: hylidae) Along An elevAtionAl grAdient in Argentina. **Herpetological Conservation and Biology**, v. 13, n. 2, p. 391–398, 2018.
- BARTON, K. **MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.46.0**, 2022. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/package=MuMIn>>
- BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. 2015.
- BEE, M. A.; SUYESH, R.; BIJU, S. D. The vocal repertoire of *Pseudophilautus kani*, a shrub frog (Anura: Rhacophoridae) from the Western Ghats of India. **Bioacoustics**, v. 22, n. 1, p. 67–85, 2013.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology From Individuals to Ecosystems**. 4. ed. [s.l: s.n.].
- BERNAL, X. E.; GUARNIZO, C.; LÜDDECKE, H. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (anura, dendrobatidae) from the Colombian Andes. **Herpetologica**, v. 61, n. 4, p. 395–408, 2005.
- BOLNICK, D. I. et al. Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1689, p. 1789–1797, 2010.
- BOQUIMPANI-FREITAS, L. et al. Temporal niche of acoustic activity in anurans: Interspecific and seasonal variation in a neotropical assemblage from south-eastern Brazil. **Amphibia Reptilia**, v. 28, n. 2, p. 269–276, 2007.
- BOULENGER, G. A. XXXVI.— Descriptions of new or little-known South-American frogs of the genera *Paludicola* and *Hyla*. **Annals and Magazine of Natural History**, v. 20, n. 118, p. 295–300, 1887.
- BRASIL. **Decreto 50.922 de julho de 1961. Cria o Parque Nacional de São**

Joaquim (P.N.S.J.), no Estado de Santa Catarina, e dá outras providências. Brasília: Câmara Federal, 1961.

BRIDGES, A. S.; DORCAS, M. E. Temporal variation in anuran calling behavior: Implications for surveys and monitoring programs. **Copeia**, v. 2000, n. 2, p. 587–592, 2000.

BRUSH, J. S.; NARINS, P. M. Chorus dynamics of a neotropical amphibian assemblage: comparison of computer simulation and natural behaviour. **Animal Behaviour**, v. 37, n. PART 1, p. 45–55, 1989.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 23–35, 2011a.

BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 23–35, 1 jan. 2011b.

CANAVERO, A. et al. **Calling activity patterns in an anuran assemblage: The role of seasonal trends and weather determinants** *North-Western Journal of Zoology*, 2008.

CARDOSO, M. W. **COMUNICAÇÃO EM *Hypsiboas bischoffi* (BOULENGER, 1887) (ANURA, HYLIDAE)**. [s.l: s.n.].

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**, n. April, p. 1–16, 2020.

CASTELLANO, S.; GIACOMA, C. Morphometric and advertisement call geographic variation in polyploid green toads. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 70, p. 341–360, 2000.

COCROFT, R. B.; RYAN, M. J. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. **Animal Behaviour**, v. 49, n. 2, p. 283–303, 1995.

COSTA, T. R. N.; TOLEDO, L. F. *Physalaemus spiniger* (anura: Leiuperinae): A frog with an extensive vocal repertoire. **Journal of Herpetology**, v. 47, n. 4, p. 530–538, 2013.

DUELLEMAN, W. E.; TRUEB, L. **Biology of Amphibians**. Baltimore And London: The John Hopkins University Press: [s.n.].

FITCH, W. T. **Skull dimensions in relation to body size in nonhuman mammals: The causal bases for acoustic allometry** *Zoology*, 2000.

FROST, D. **Amphibian Species of the World 6.1, an Online Reference**. Disponível em: <<https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Anura/Hylidae/Cophomantinae/Boana/Boana-bischoffi>>.

GAMBALE, P. G.; BASTOS, R. P. Vocal repertoire and bioacoustic analyses in *Physalaemus cuvieri* (Anura, Leptodactylidae) from southern Brazil. **Herpetological Journal**, v. 24, n. 1, p. 31–39, 2014.

GASTÓN, M. S.; VAIRA, M. Male mating success is related to body condition and stress-induced leukocyte response in an anuran with scramble competition. **Canadian Journal of Zoology**, 2020.

GERHARDT, H. C. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. **Animal Behaviour**, v. 42, n. 4, p. 615–635, 1991.

GILLOOLY, J. F.; OPHIR, A. G. The energetic basis of acoustic communication. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 277, n. 1686, p. 1325–1331, 2010.

GINGRAS, B. et al. Call acoustics reflect body size across four clades of anurans. **Journal of Zoology**, v. 289, n. 2, p. 143–150, 2013.

GRANT, P. R.; PRICE, T. D. Population variation in continuously varying traits as an ecological genetics problem. **Am. Zool**, v. 21, n. 4, p. 795–811, 1981.

HADDAD, C. F. B. et al. **Guia dos Anfíbios da Mata Atlântica: Diversidade e Biologia**. São Paulo: Anolisbooks, 2013.

HARTIG, F. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.5. 2022.

HEPP, FÁ.; POMBAL, J. P. J. **Erratum: FÁBIO HEPP amp; JOSÉ P. POMBAL JR. (2019) Review of bioacoustical traits in the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) Zootaxa, 4725: 001-106.** [s.l: s.n.]. v. 4766

HUMFELD, S. C. Condition-dependent signaling and adoption of mating tactics in an amphibian with energetic displays. **Behavioral Ecology**, v. 24, n. 4, p. 859–870, 2013.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? Published by: The University of Chicago Press for The American Society of Naturalists Stable URL: <https://www.jstor.org/stable/2458768> REFERENCES Linked references are available on JSTO. **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145–159, 1959.

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

JANG, Y. et al. Geographic variation in advertisement calls in a tree frog species: Gene flow and selection hypotheses. **PLoS ONE**, v. 6, n. 8, 2011.

JOHNSON, J. B.; OMLAND, K. S. Model selection in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 19, n. 2, p. 101–108, 2004.

KLEIN, R. M. **Mapa Fitogeográfico do Estado de Santa Catarina**. Itajaí: **Herbário Barbosa Rodrigues**. Flora Ilustrada Catarinense, , 1978.

KÖHLER, J. et al. **The use of bioacoustics in anuran taxonomy: Theory, terminology, methods and recommendations for best practice.** [s.l: s.n.]. v. 4251

LESBARRÈRES, D.; LODÉ, T. Variations in male calls and responses to an unfamiliar advertisement call in a territorial breeding anuran, rana dalmatina: Evidence for a “dear enemy” effect. **Ethology Ecology and Evolution**, v. 14, n. 4, p. 287–295, 2002.

LITTLEJOHN, M. J. Call Differentiation in a Complex of Seven Species of Crinia (Anura , Leptodactylidae) Author (s): Murray J . Littlejohn Published by : Society for the Study of Evolution Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/2406128> . **Evolution**, v. 13, p. 452–468, 1958.

LLUSIA, D. et al. Calling behaviour under climate change: Geographical and seasonal variation of calling temperatures in ectotherms. **Global Change Biology**, v. 19, n. 9, p. 2655–2674, 2013.

MACCRACKEN, J. G.; STEBBINGS, J. L. Test of a body condition index with amphibians. **Journal of Herpetology**, v. 46, n. 3, p. 346–350, 2012.

MORRISON, C.; HERO, J. M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, n. 2, p. 270–279, 2003.

MOSER, C. F. et al. Individual variation in the advertisement call of *Aplastodiscus albosignatus* (Anura: Hylidae) is correlated with body size and environmental temperature. **Zoologia (Curitiba)**, v. 39, p. 1–8, 2022.

NALI, R. C.; PRADO, C. P. A. Complex Call with Different Messages in *Bokermannohyla ibitiguara* (Anura, Hylidae), a Gladiator Frog of the Brazilian Cerrado . **Journal of Herpetology**, v. 48, n. 3, p. 407–414, 2014.

NARINS, P. M.; MEENDERINK, S. W. F. Climate change and frog calls: Long-term correlations along a tropical altitudinal gradient. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1783, 2014.

NARINS, P. M.; SMITH, S. L. Clinal variation in anuran advertisement calls: basis for acoustic isolation? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 19, n. 2, p. 135–141, 1986.

NAVAS, C. A. Society for the Study of Amphibians and Reptiles The Effect of Temperature on the Vocal Activity of Tropical Anurans: A Comparison of High and Low-Elevation Species. **Journal of Herpetology**, v. 30, n. 4, p. 488–497, 1996.

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

PEIG, J.; GREEN, A. J. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: The scaled mass index as an alternative method. **Oikos**, v. 118, n. 12, p. 1883–1891, 2009.

PEIG, J.; GREEN, A. J. The paradigm of body condition: A critical reappraisal of current methods based on mass and length. **Functional Ecology**, v. 24, n. 6, p. 1323–1332, 2010.

RIBEIRO, R. DA S.; EGITO, G. T. B. T. DO; HADDAD, C. F. B. Chave de identificação: anfíbios anuros da vertente de Jundiá da Serra do Japi, Estado de São Paulo. **Biota Neotropica**, v. 5, n. 2, p. 235–247, 2005.

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.

ROUGHGARDEN, J. Evolution of Niche Width. **The American Naturalist**, v. 106, n. 952, 1972.

SOBERÓN, J.; NAKAMURA, M. Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. SUPPL. 2, p. 19644–19650, 2009.

STIEBLER, I. B.; NARINS, P. M. Temperature-dependence of auditory nerve response properties in the frog. **Hearing Research**, v. 46, n. 1–2, p. 63–81, 1990.

SULLIVAN, B. K. Male calling behavior in response to playback of conspecific advertisement calls in two bufonids. **Journal of Herpetology**, v. 19, n. 1, p. 78–83, 1985.

TAPER, M. L.; CASE, T. J. Quantitative Genetic Models for the Coevolution of Character Displacement. v. 66, n. 2, p. 355–371, 1985.

TOLEDO, L. F. et al. Visual and acoustic signaling in three species of Brazilian nocturnal tree frogs (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**, v. 6, n. 1, 2007.

TOLEDO, L. F. et al. The anuran calling repertoire in the light of social context. **Acta Ethologica**, v. 18, n. 2, p. 87–99, 2015.

VALEN, L. VAN. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. **The American Naturalist**, v. 99, n. 908, 1965.

VAN DIJK, P.; LEWIS, E. R.; WIT, H. P. Temperature effects on auditory nerve fiber response in the American bullfrog. **Hearing Research**, v. 44, n. 2–3, p. 231–240, 1990.

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.

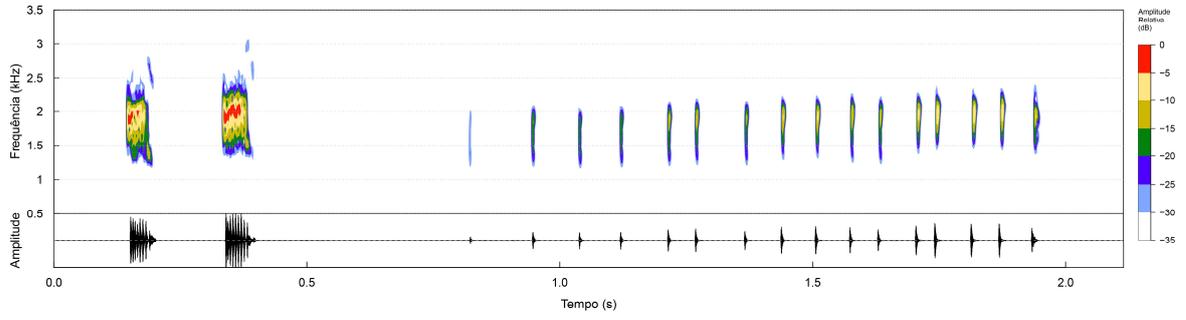
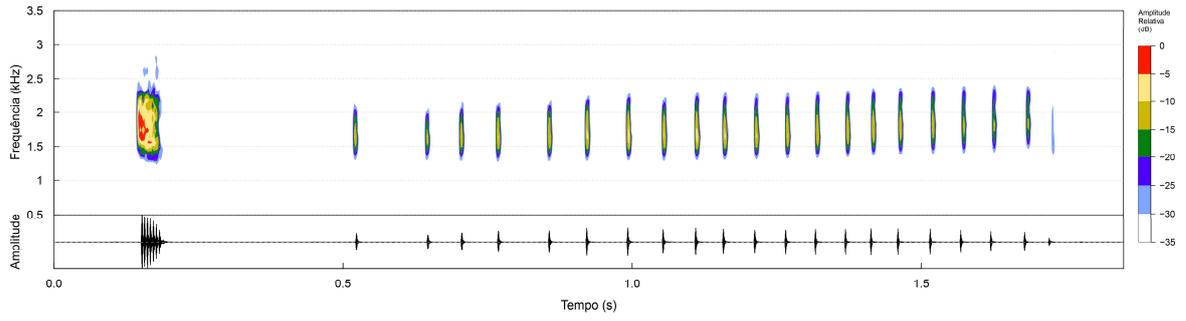
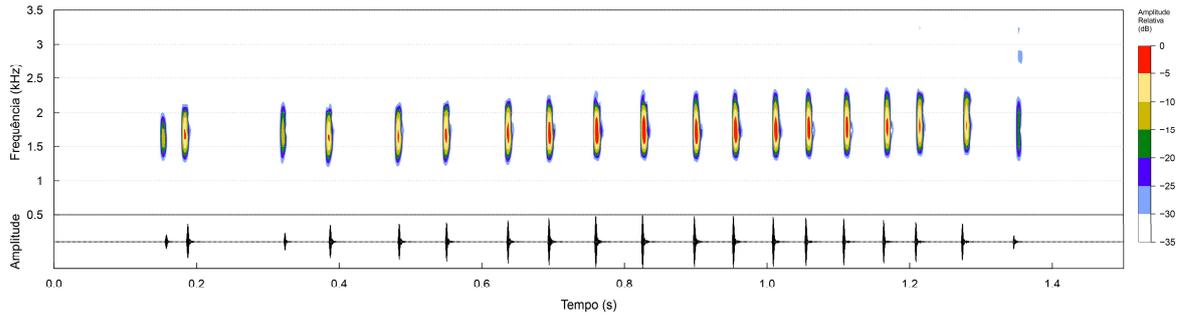
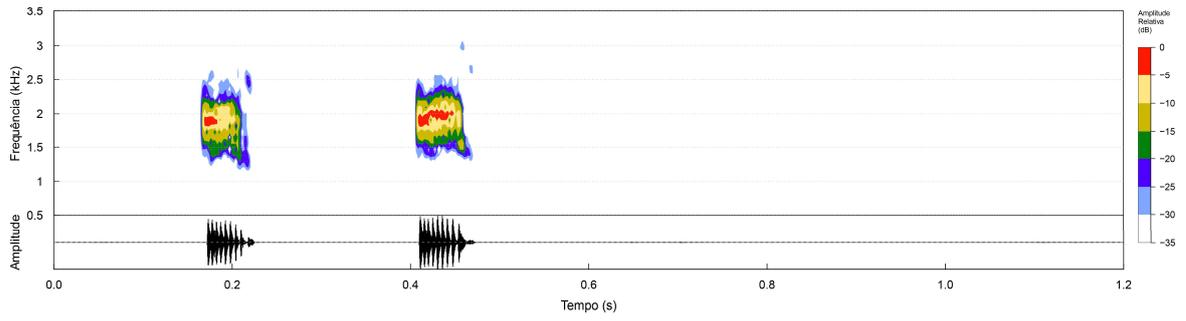
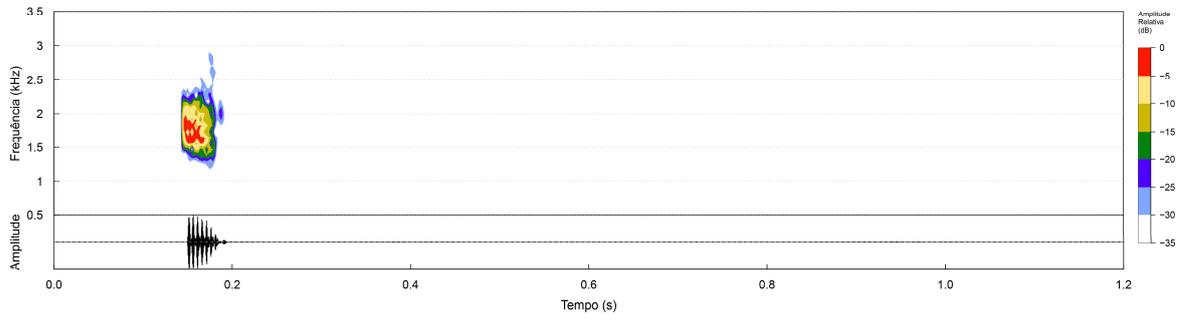
WEI, T.; SIMKO, V. **R package “corrplot”: Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.92)**. Disponível em: <<https://github.com/taiyun/corrplot>>.

ZIEGLER, L.; ARIM, M.; BOZINOVIC, F. Intraspecific scaling in frog calls: the interplay of temperature, body size and metabolic condition. **Oecologia**, v. 181, n. 3, p. 673–681, 2016.

ZIEGLER, L.; ARIM, M.; NARINS, P. M. Linking amphibian call structure to the

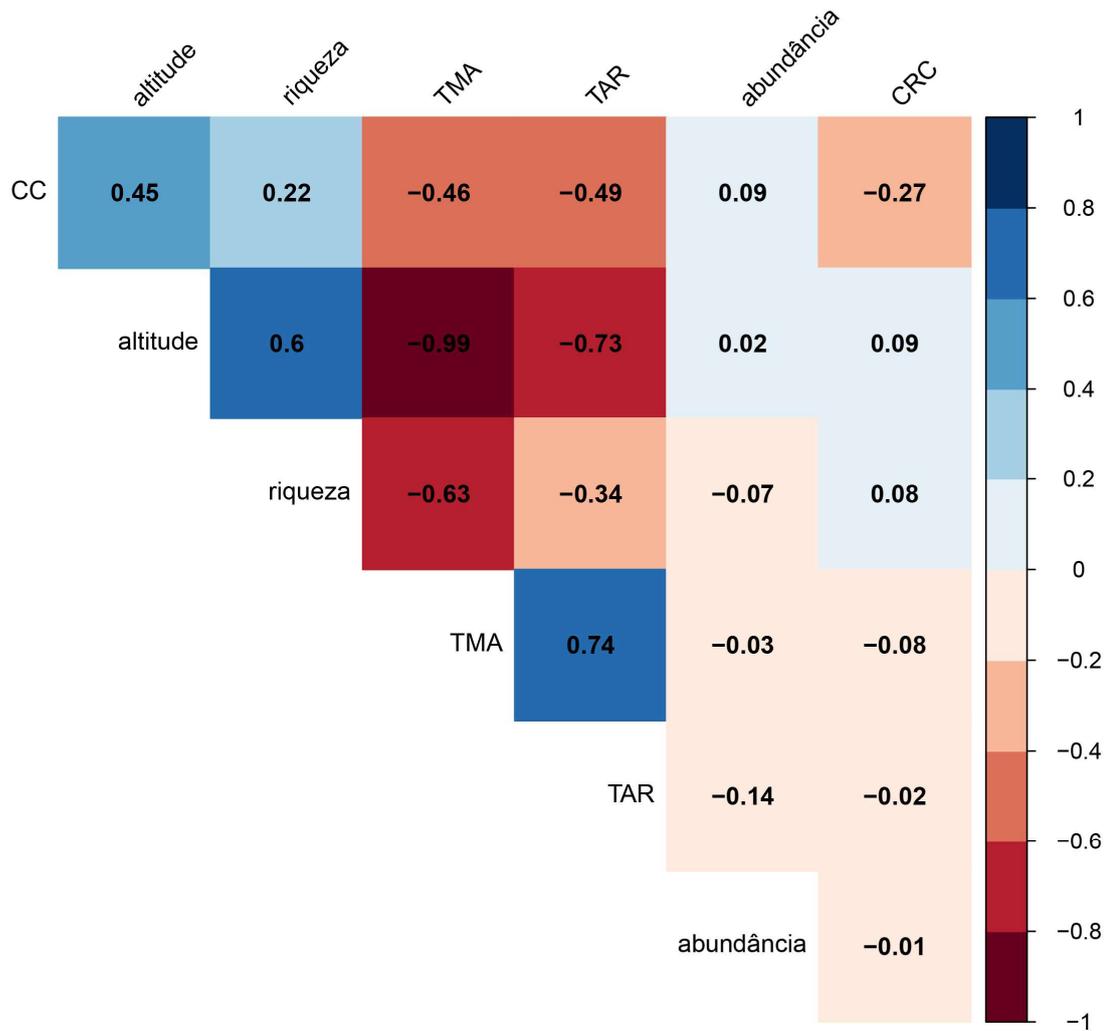
environment: The interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. **Behavioral Ecology**, v. 22, n. 3, p. 520–526, 2011.

APÊNDICE A



APÊNDICE B

Correlação entre as variáveis preditoras feitas através de uma matriz de correlação de Pearson pela função *corrplot* do pacote *corrplot* (WEI; SIMKO, 2021). Foram consideradas correlações altas aquelas que tiveram um valor acima de 0,70 e moderadas entre de 0,50 e 0,69. Cores azuis representam correlações positivas e vermelhas correlações negativas. TMA = temperatura média anual; TAR = temperatura do ar no momento da gravação; CRC = comprimento-rostro-cloacal; CC = condição corporal.



APÊNDICE D

Valores médios, máximos, mínimos e de desvio padrão para cada um dos parâmetros acústicos medidos nos cantos de anúncio de *Boana bischoffi*. Parâmetros temporais são fornecidos em segundos (s) e espectrais em Hz.

PARÂMETRO	INDIVDUOS	Nº DE CANTOS	MÉDIA ± SD	MÍNIMO	MAXÍMO
DC_COMB2	26	181	0,281 ± 0,07 (s)	0,210 (s)	0,521 (s)
DC_COMB3	45	127	1,191 ± 0,34 (s)	0,543 (s)	2,008 (s)
DC_COMB4	84	437	1,714 ± 0,40 (s)	1,078 (s)	2,938 (s)
DC_COMB5	28	122	1,665 ± 0,26 (s)	1,294 (s)	2,291 (s)
DNOTAS1	124	2022	0,054 ± 0,01 (s)	0,028 (s)	0,092 (s)
DGRUPO2	94	686	1,055 ± 0,28 (s)	0,475 (s)	1,889 (s)
DNOTAS2	91	2691	0,013 ± 0,004 (s)	0,004 (s)	0,026 (s)
NOTAS2	94	686	13,59 ± 4,10	3	25
INTER1	26	181	0,156 ± 0,06 (s)	0,088 (s)	0,376 (s)
INTER1E2	87	559	0,587 ± 0,24 (s)	0,318 (s)	1,652 (s)
FREQDOM1	116	1628	1843 ± 180,25 (Hz)	1436 (Hz)	2200 (Hz)
FREQ951	116	1628	2293 ± 306,26 (Hz)	1809 (Hz)	3322 (Hz)
FREQ51	116	1628	1507 ± 122,71 (Hz)	1249 (Hz)	1799 (Hz)
FREQDOM2	73	491	1797 ± 186,76 (Hz)	1378 (Hz)	2196 (Hz)
FREQ952	73	491	2189 ± 262,69 (Hz)	1809 (Hz)	3130 (Hz)
FREQ52	73	491	1486 ± 125,02 (Hz)	1281 (Hz)	1751 (Hz)