



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

DÉBORAH PRACIANO DE CASTRO

**DIVERSIDADE DE ANFÍBIOS EM GRADIENTES ALTITUDINAIS EM ÁREAS DE
BREJOS-DE-ALTITUDE NO NORDESTE BRASILEIRO**

FORTALEZA

2016

DÉBORAH PRACIANO DE CASTRO

DIVERSIDADE DE ANFÍBIOS EM GRADIENTES ALTITUDINAIS EM ÁREAS DE
BREJOS-DE-ALTITUDE NO NORDESTE BRASILEIRO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Orientadora: Prof.^a Dra. Diva Maria Borges-
Nojosa.

Coorientador: Prof. Dr. Daniel Cassiano Lima.
Coorientador: Prof. Dr. David James
Alexander Edward Harris.

FORTALEZA

2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- C35d Castro, Déborah Praciano de.
Diversidade de anfíbios em gradientes altitudinais em áreas de Brejos-de-Altitude do nordeste brasileiro / Déborah Praciano de Castro. – 2016.
180 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2016.

Orientação: Profa. Dra. Diva Maria Borges-Nojosa.

Coorientação: Prof. Dr. Daniel Cassiano Lima/ David James Harris.

1. Variação Altitudinal. 2. Diversidade Beta. 3. Florestas Tropicais. 4. Riqueza. 5. Biogeografia. I. Título.
CDD 577

DÉBORAH PRACIANO DE CASTRO

DIVERSIDADE DE ANFÍBIOS EM GRADIENTES ALTITUDINAIS EM ÁREAS DE
BREJOS-DE-ALTITUDE NO NORDESTE BRASILEIRO

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: 25/07/2016.

BANCA EXAMINADORA

Prof.^a Dra. Diva Maria Borges-Nojosa (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Paulo Cascon
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Geraldo Jorge Barbosa de Moura
Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE)

Prof. Dr. Mirco Solé
Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC)

Prof. Dr. Marinus Steven Hoogmoed
Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG)

Aos meus pais, que me ensinaram desde cedo
que estudar é a melhor maneira de mudar o
mundo! O “nosso mundo”!

AGRADECIMENTOS

No início do doutorado, eu pensava que continuaria trabalhando e desbravando os lajeiros da Caatinga. Até que surgiu a ideia de subir a serra, e estudar os Brejos de Altitude do Estado do Ceará. Devo confessar que relutei! Meus joelhos clamavam por socorro, e fazer várias sessões de fisioterapia ao final de cada um dos longos campos que fizemos me angustiava. Mas eu aceitei o “chamado” e fui! Apesar das dificuldades físicas, de ter que passar várias “datas comemorativas” em campo, das “pedras” no caminho, dos medos, eu fui! E ganhei mais do que dados e uma tese! Cada uma das pessoas e instituições que me ajudaram nesta empreitada, conseguiu deixar comigo muitos ensinamentos e apoio. Eu não poderia deixar de ser grata e reconhecer o que fizeram!

Antes de tudo, gostaria de agradecer a **Deus!** Obrigada por me ensinar em todos os momentos da jornada! Obrigada pela tua presença quando tudo parecia difícil de mais! Obrigada por me ensinar através da natureza, e me ajudar a te enxergar em cada sapo cantando no Brejo! Como diz uma música que cantarolo às vezes: “*Cada conquista, cada alegria vem de tuas mãos!!*”.

Aos meus pais, **Vera e Romualdo**. Sou imensamente grata por todo o esforço de vocês para minha formação pessoal e profissional. Vocês já me chamavam de “*minha doutorazinha*” quando eu ainda estava aprendendo a ler e me incentivaram para que eu pudesse chegar até aqui!! Sou muito grata por não medirem esforços para que eu pudesse conquistar o sonho de ser Doutora! Esta vitória é de vocês, bem mais do que minha!

Às minhas irmãs, **Jéssica e Melissa**. Obrigada por estarem comigo durante este tempo do doutorado, pelos momentos de alegria e descanso do trabalho! Teria sido bem mais difícil se eu não tivesse vocês aqui em Fortaleza, junto comigo!

À minha orientadora **Prof^a. Dra. Diva Maria Borges-Nojosa**, por ter me recebido no NUROF-UFC seis anos atrás. Por ter aceitado orientar alguém que não tinha muita experiência em herpetologia, mas que estava disposta a aprender! Obrigada pelo incentivo, confiança, e pela ideia de trabalhar nos Brejos-de-Altitude do Ceará. Obrigada também pelo esforço logístico despendido para cada um dos campos que fizemos, e por ter nos acompanhado em todos eles. Aprendi muito durante esse período!

Aos meus coorientadores **Prof. Dr. Daniel Cassiano Lima e Prof. Dr. David James Harris**. **Daniel**, obrigada imensamente por me apresentar para a ecologia e herpetologia ainda na graduação! E por ter se tornado um amigo mais chegado que um irmão (Prov. 17:17). Sou grata pelos conselhos, pela ajuda intelectual, e, sobretudo, sou grata pelas

orações! Obrigada por acreditar em mim! **Prof. James**, obrigada pela ajuda inestimável no campo, por me mostrar as falhas no desenho amostral e na estatística, e por todas as dicas para que este trabalho pudesse se tornar o melhor possível!

Aos amigos do **NUROF-UFC (Núcleo Regional de Ofiologia da UFC)** que tornaram meus dias de doutorado mais divertidos! Obrigada pelo apoio em todas as fases de campo, pelas discussões de artigo, e por todas as tardes de café com pão de queijo no seu Diniz! Teria que escrever outra tese aqui para conseguir agradecer a cada um de vocês individualmente! **Roberta Rocha e Castiele Holanda**, obrigada pela amizade e convivência diária no NUROF-UFC, pelas conversas e boas vibrações transmitidas, pelos conselhos e risadas e pelos momentos de ócio criativo na hora do café! Vocês são alguns dos presentes que o doutorado me reservou! **Alberto Araújo**, obrigada por me fazer rir o tempo todo, e tornar os dias no NUROF-UFC mais felizes! I miss you! **Margarida Xavier**, obrigada por ter se tornado uma amiga tão preciosa, pela ajuda valorosa no campo, e pelo trabalho conjunto na monografia! Foi ótimo trabalhar contigo! **John Allyson**, melhor ajudante de campo pra sempre! Obrigada por ter suportado boa parte dos apetrechos do campo comigo, sempre feliz e cantando (o hino do Trairi), mesmo quando estava cansado e tinha que carregar cerca de pitfalls nas costas ou enfrentar chuva no meio da mata! Você foi 10 garoto! E ainda vai longe! **Gabriel Ferreira**, obrigada por ter largado todos os seus afazeres, mesmo quando estava perto de defender a dissertação, e ter ido me socorrer (e substituir) em Maranguape, quando o campo se tornou tão difícil “psicologicamente”, que eu já não aguentava mais estar lá! Você fez a diferença, e andou a segunda milha! **Juliana Borges**, você foi uma “irmã” que a Pós-Graduação me reservou, obrigada pelos conselhos, pela ajuda intelectual, por me ensinar muito sobre anfíbios, por me ajudar no campo, não importando se tinha que carregar cerca de pitfalls nas costas, cozinhar no alojamento, ou dirigir o carro. Sem a sua ajuda tudo isto não seria possível. **Djan Zanchi**, obrigada por todas as conversas e conselhos no laboratório, e pela ajuda no campo de Ubajara.

Aos amigos do doutorado em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN-UFC), obrigada por tirarem minhas dúvidas e pelas conversas, mesmo quando a maioria de nós se manteve distante cuidando dos seus afazeres do doutorado. **Eduardo Vasconcelos e Thiago Amorim**, obrigada pelas conversas, conselhos, e por estarem sempre presentes!! **Alípio Pacheco**, obrigada especialmente por uma conversa que tivemos em um desses esbarrões na UFC! Depois daquele dia eu entendi que o doutorado não era realmente a “melhor pesquisa” que eu ia fazer na vida, e a partir dali consegui finalmente escrever! Obrigada amigo!

Ao **Fabrcio Rodrigues**, por toda a ajuda com estatística, por todas as ideias mirabolantes de artigos, por contribuir intelectualmente com um dos capítulos desta tese, e por responder meus WhatsApp's de desespero, mesmo aos domingos. Em muitos momentos você me ajudou a colocar os pensamentos sobre a tese no lugar. Obrigada! **Daniel Passos**, obrigada pelo incentivo, pelos conselhos, pela leitura crítica dos meus manuscritos e por me ajudar a entender quais são as pessoas com quem posso contar sempre! **Paulo Melo-Sampaio**, obrigada pelas conversas sobre herpetologia e visões de mundo, por me contar todos os babados herpetológicos, e por ter me ensinado que a ciência deve ser livre (SciHub)... foi graças a isso que consegui artigos difíceis que agora fazem parte do referencial desta tese!!

Ao professor **Dr. Adrian Garda** da UFRN pela ajuda logística no primeiro campo de Ubajara, pelos conselhos, e pela contribuição intelectual em um dos capítulos da tese. **Sarah Mângia e Felipe Medeiros**, obrigada pela imensa ajuda no capítulo da lista da herpetofauna do PARNA Ubajara, e por todas as conversas herpetológicas enquanto estávamos no campo e depois dele!

Eu não estaria aqui escrevendo agradecimentos de uma tese, sem a inestimável ajuda que obtive no campo. Gostaria de agradecer a cada um dos alunos e pesquisadores que me acompanharam em Ubajara e Maranguape, e peço desculpas se no vai e vem da vida esqueci-me de citar algum de vocês: **Diva M^a Borges-Nojosa, David James Harris, Adrian Garda, Alice Frota, Charles Sousa, Castiele Holanda, Cristina Dyna, Daniel Orsi, Davi Lucas, Demontier Moraes, Djan Zanchi, Eduardo Fernandes, Elda Maciel, Felipe Araújo, Felipe Camurugi, Felipe Medeiros, Frederico França, Gabriel Aguiar, Gabriel Ferreira, Henrique Maia, John Allyson, Juliana Borges, Kalyl Silvino, Klaus Marques, Laura Falkenberg, Marcela Bernardes, Margarida Xavier, Mariana Stein, Pedro Maia, Ramon Lima, Ricardo Rodrigues, Sarah Catunda, Sarah Mângia, Taís Costa, Tiago Agostinho, Victor Almeida**. Obrigada pela oportunidade de trabalhar e conviver com vocês, pelo companheirismo, pelas horas de conversa, e por me ajudarem a subir e descer serra atrás dos dados. Devo esta tese a vocês!

Um agradecimento especial aos pesquisadores que me cederam algumas das fotos que compõem esta tese (**Castiele Holanda, Daniel Cassiano-Lima, Diva Borges-Nojosa, Igor Joventino, Ingrid Andrade, Patrícia Gondim, Ricardo Rodrigues**). Vocês conseguiram capturar de maneira especial a beleza dos répteis e anfíbios através das suas lentes!

Aos amantes do “R” que disponibilizam na internet os scripts das análises, eu não tenho palavras pra expressar o quanto eu sou grata! Vocês contribuíram muito para aumentar meu encantamento pelo uso de um software estatístico livre!!

Aos Mateiros e ajudantes de campo que me auxiliaram a descobrir os melhores locais para instalar as armadilhas e que acompanharam o trabalho desde o início, **Sr. Fernando** (Ubajara) e **Poker** (Maranguape). Obrigada por toda a ajuda dispensada, sou grata por me ensinarem que o campo ia render dados, mesmo quando não parecia! “*Vai dar certo!*”

Aos funcionários do **ICMBIO**, nas pessoas dos gestores **Gilson Mota e Nágila Gomes** pela gestão do Parque Nacional de Ubajara, pela autorização para realização do trabalho, auxílio e disponibilidade e ao **John Kilder**, por disponibilizar sua casa em Maranguape para que pudéssemos usá-la como base de campo, pela ajuda dispensada, e por nos acompanhar em campo algumas vezes!

À **Secretaria de Turismo do Estado do Ceará**, por liberar o uso do bondinho do Parque Nacional de Ubajara para uso pela equipe de campo.

À **Universidade Federal do Ceará** e ao **NUROF-UFC**, pela estrutura física e acadêmica que contribuíram para o desenvolvimento desta tese, e pelo crescimento profissional e pessoal que me proporcionaram. Aos professores do **PPGERN-UFC** com quem tive a satisfação de aprender em classe, e com quem pude contar nas bancas de defesa do projeto e de qualificação. Obrigada por me ensinarem tanto! Aos secretários do **PPGERN-UFC** pela imensa ajuda com todos os trâmites burocráticos no decorrer do doutorado.

Ao **REUNI e a CAPES** pela bolsa concedida durante a realização deste trabalho, e por me proporcionarem vivenciar a docência enquanto estudante de doutorado (O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001). Ao **CNPQ** por financiar o projeto “Beta-diversidade de Anfíbios e Lagartos em Gradiente Altitudinal no Nordeste Brasileiro: Implicações para a Conservação de Espécies Ameaçadas” (Processo PVE 401800/2013-0), que forneceu os meios necessários para a realização deste projeto.

Por fim, agradeço aos amigos que estiveram por perto (ou não tão perto assim!) durante estes quatro anos, e que tornaram os meus dias mais leves, e divertidos... **Áquila Mesquita**, obrigada por estar presente na minha vida a tão pouco tempo, parecendo que está aqui desde sempre! Obrigada pelas conversas, convivência, conselhos, e pelos mapas! Seus mapas são os mais lindos e eu tenho a honra de tê-los nesta tese! **Caio Magno, Deborah Amarante, Érika Peixoto, Sarah Chrismelle, Patrícia Carvalho** e demais amigos do **GEA-UFC** vocês contribuíram imensamente com este doutorado, não deixaram que eu esquecesse

Mateus 6:33, mesmo quando minha vida parecia um caos! Amigos do **CAJU**, obrigada pelas orações, e por me escutarem a cada 13º sábado, mesmo quando eu só reclamava do doutorado. Amigos da **IASD Parquelândia**, obrigada por cada oração, e conselho, e por serem irmãos tão queridos! **Ramon Costa e Marlete Mendes**, obrigada por todos os conselhos quanto ao doutorado e pelos inúmeros finais de semana de “junta-panels”. **Denison Unglaub e Jocean Júnio** obrigada pela amizade, pelas orações, e por todos os e-mails e mensagens de incentivo! **Samuel Santos**, obrigada por me apresentar todas as músicas que me acompanharam durante a construção desta tese e que não me deixaram surtar no meio do caminho. **Rafael Zambelli**, obrigada por cada conversa e conselho ao longo dos anos de doutorado. **Sara Praciano e Camila Praciano**, primas queridas, obrigada por me ajudarem a esquecer dessa vida acadêmica quando estamos juntas! Às minhas **tias** que se mantiveram sempre por perto dando o apoio necessário e precioso, nesse tempo que passei longe da casa dos meus pais.

A todos mais que eu não tenha citado nesta lista de agradecimentos, mas que de uma forma ou outra contribuíram não apenas para a construção desta tese, mas também para eu ser quem eu sou! Sou imensamente grata!

“Deve-se escalar montanhas com o mínimo desperdício possível de energia e sem desejo de chegar a algum lugar... Viver somente para alcançar um objetivo futuro é mesquinho. A vida floresce nas encostas das montanhas, não nos cumes. Aqui é que nascem os seres vivos.”
(Robert M. Pirsig)

RESUMO

As espécies distribuem-se de maneira desigual sobre a superfície da terra e todos os grupos de organismos estão submetidos a fatores históricos e ecológicos, que podem limitar e definir sua distribuição. Alguns grupos de animais, tais como os anfíbios são bons modelos ecológicos para estudos biogeográficos, em virtude de se dispersarem fracamente e terem forte ligação com sítios reprodutivos, podendo ser utilizados largamente em estudos que tentem elucidar padrões de diversidade local e/ou regional. Este trabalho está dividido em duas vertentes: primeiramente, foi testada a influência dos gradientes de altitude sobre a distribuição espacial de assembleias de anfíbios de montanhas de baixa elevação do Nordeste brasileiro, sendo este, o primeiro estudo que propõe esta questão. Foi verificado como assembleias de anfíbios estão distribuídas ao longo de uma montanha de formato cônico (Serra de Maranguape) e de *platô* (Parque Nacional de Ubajara), e avaliado quais as áreas de maior riqueza e diversidade, bem como os fatores causais. Foram estabelecidas quatro cotas ao longo de cada uma das elevações: 200, 400, 600 e 800 metros acima do nível do mar, e foram coletados anfíbios através dos métodos de busca ativa (em transectos) e passiva (por armadilhas de interceptação e queda - *pitfalls*). Foram encontradas 29 espécies de anfíbios para a Serra de Maranguape (Manuscrito I) e 25 espécies para o Parque Nacional de Ubajara (Manuscrito II). A distribuição geográfica dos anfíbios ocorrentes nas duas elevações inclui espécies de ampla distribuição, espécies com distribuição associada a formações abertas sul-americanas e com distribuição restrita aos brejos de altitude nordestinos. Houve um aumento da riqueza em relação a altitude no Parque Nacional de Ubajara (Manuscrito III), e uma curva de riqueza em formato de corcova para a Serra de Maranguape (Manuscrito I). Também foram registradas diferenças significativas entre a abundância e a diversidade beta ao longo das elevações, e acredita-se que os resultados encontrados estão associados a diferenças geomorfológicas e fitofisionômicas das regiões. Paralelamente aos estudos de variação altitudinal, também foi testado se os Brejos de altitude constituem uma área de transição entre as Florestas Amazônica e Atlântica, através da similaridade na composição de espécies de anfíbios anuros, e encontrou-se uma forte relação entre a composição de espécies dos Brejos com a Floresta Atlântica da porção nordestina e a Caatinga (Manuscrito IV). Apesar da baixa similaridade com áreas amazônicas, acredita-se que espécies com distribuição disjunta podem indicar que os Brejos também apresentaram uma ligação significativa com tais áreas, e apresentamos um caso de distribuição relictual e disjunta da espécie *Caecilia tentaculata* Linnaeus, 1758, com registro de ocorrência para os Brejos de Altitude do Estado do Ceará (Manuscrito V).

Palavras-chave: Variação Altitudinal. Diversidade Beta. Florestas Tropicais. Riqueza. Biogeografia.

ABSTRACT

The species are distributed unevenly on the planet and all groups of organisms are subject to historical and ecological factors that can limit and define its distribution. Some groups of animals, such as amphibians are good ecological models for biogeographic studies, because they are poorly dispersed and strongly linked to reproductive sites, and can be widely used in studies that attempt to elucidate patterns of local and/or regional diversity. This work is divided into two parts: Firstly, we tested the influence of altitudinal gradients on the spatial distribution of amphibians assemblage low elevation mountains of Northeastern Brazil, This is the first work on analyze the distribution of amphibian's assemblages along short elevations in northeastern Brazil, and this is the first study that proposes this question. We find amphibians assemblages are distributed along a mountain conic (Maranguape Mountain) and platô (Ubjara National Park), and we seek to define which areas of greater richness and diversity and the causal factors. We have established four quotas along each of the elevations: 200, 400, 600 and 800 meters above sea level, and collect amphibians using active search and pitfalls traps. We found 29 species of amphibians in the Maranguape Mountains (Manuscript I) and 25 species for Ubjara National Park (Manuscript II). The geographic distribution of amphibians occurring in two elevations includes species widely distributed, species distribution associated with South American open formations and distribution restricted to Brejos de Altitude. There was an increase in richness with altitude in the National Park Ubjara (Manuscript III), and a richness of curve humped format of the Maranguape Mountains (Manuscript I). We also found significant differences between the abundance and β -diversity along with the altitudinal levels, and we believe that the results are associated with geomorphological differences and phytophysognomic regions. We also tested if the Brejos de Altitude is a transition area between the Amazon Forest and Atlantic through the similarity in species of amphibians, and found a strong relationship between the species composition of the "*Brejos de Altitude*" with the Atlantic Forest of the northeastern portion and the Caatinga (Manuscript IV). Despite the low similarity with Amazonian areas, we believe that species with disjunct distribution may indicate that the "Brejos de Altitude" also showed a significant link to such areas, and present a case relictual distribution and disjunct species *Caecilia tentaculata* Linnaeus, 1758, with occurrence for the State of Ceará (Manuscript V).

Keywords: Altitudinal Variation. Diversity. Beta Diversity. Tropical Forests. Richness. Biogeography.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	15
1.1	Gradientes altitudinais em florestas tropicais.....	15
1.2	Diversidade e distribuição espacial de anfíbios em montanhas.....	18
1.3	Os Brejos de Altitude do Nordeste Brasileiro.....	20
1.4	Organização da tese.....	23
2	MANUSCRITO I: COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES E PADRÕES DE VARIACÃO ALTITUDINAL DE UMA ASSEMBLEIA DE ANFÍBIOS DO NORDESTE BRASILEIRO ^f.....	25
3	MANUSCRITO II: HERPETOFAUNA OF PROTECTED AREAS IN THE CAATINGA VI: THE UBAJARA NATIONAL PARK, CEARÁ, BRAZIL ^g.....	61
4	MANUSCRITO III: COMO ANFÍBIOS RESPONDEM A UM GRADIENTE DE ALTITUDE DO TIPO PLATÔ EM MONTANHAS TROPICAIS? •.....	91
5	MANUSCRITO IV: ANURAN DIVERSITY INDICATES THAT CAATINGA RELICTUAL NEOTROPICAL FORESTS ARE MORE RELATED TO THE ATLANTIC FOREST THAN TO THE AMAZON ^h.....	124
6	MANUSCRITO V: EXPANDING THE KNOWN RANGE OF CAECILIA TENTACULATA (AMPHIBIA: GYMNOPHIONA) TO RELICT MOUNTAIN FORESTS IN NORTHEASTERN BRAZIL: LINKING ATLANTIC FORESTS TO THE AMAZON ^o.....	146
7	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	154
	REFERÊNCIAS.....	156
	APÊNDICE A- LISTA DE FIGURAS.....	177
	APÊNDICE B- LISTA DE TABELAS.....	180

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Gradientes altitudinais em florestas tropicais

As espécies distribuem-se de maneira desigual sobre a superfície da terra (MAGURRAN, 2006), deste modo, todos os grupos de organismos estão submetidos a fatores históricos e ecológicos, que podem limitar e definir sua distribuição (NAVAS, 2003; PIMM; BROWN, 2004).

A procura de explicações causais para os padrões gerais de distribuição de espécies têm instigado pesquisas desde meados do século XVIII, quando os principais padrões biogeográficos modernos começaram a ser estabelecidos (LOMOLINO, 2001). Um dos primeiros conceitos criados em biogeografia procurava responder questões relacionadas à influência da altitude sobre grupos de espécies, sendo incluso no que é chamado de Hipótese do Gradiente Altitudinal (ALMEIDA-NETO et al., 2006; HRIVNAK et al., 2013).

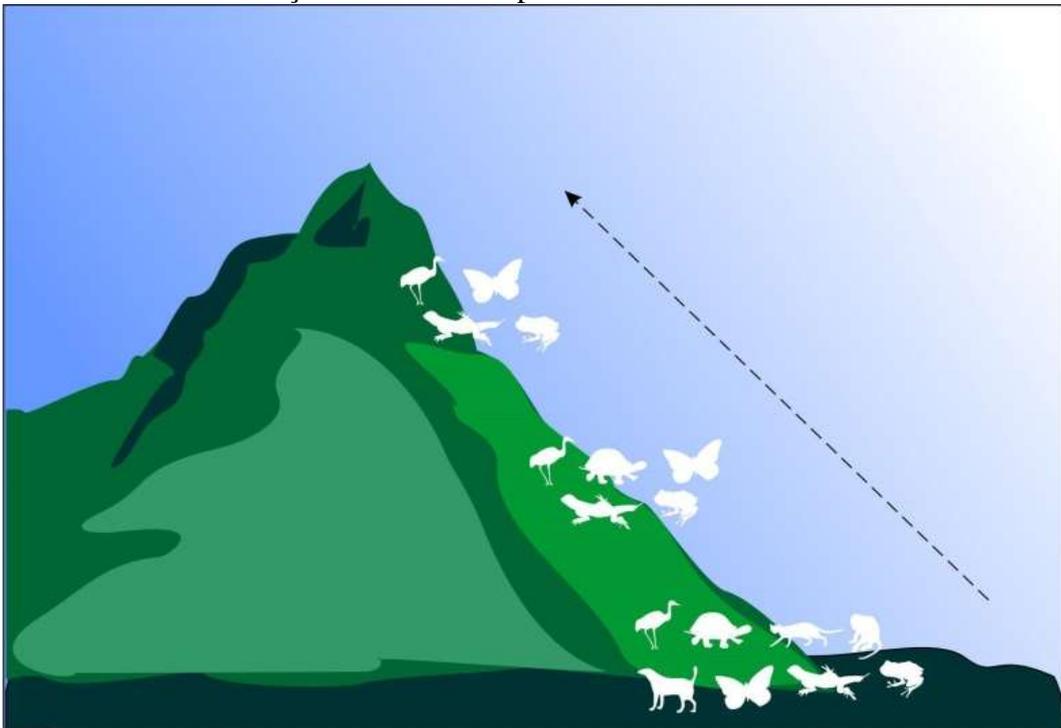
Um gradiente ecológico, segundo Giaretta et al., (1999) é definido como uma variação espacial contínua de um conjunto de organismos, de seus caracteres, ou de um ou mais fatores bióticos. Dois tipos de fatores podem moldar os padrões de diversidade em gradientes de altitude: ambientais (ou biológicos) (SHMIDA; WILSON, 1985), e estocásticos (não biológicos) (COLWELL; HURTT, 1994). A altitude é um substituto para vários tipos de gradientes, muitas vezes covariáveis, tais como temperatura, precipitação e radiação solar (LARCHER, 2003; RAHBK, 2005; HRIVNAK et al., 2013). Mudanças nas condições climáticas ao longo de uma elevação podem gerar, portanto, uma zonação de espécies da flora e fauna (HEYER, 1967; GIARETTA et al., 1999; ALMEIDA-NETO et al., 2006; SIQUEIRA; ROCHA, 2013).

Variações não aleatórias nos parâmetros de uma assembleia de espécies (riqueza, composição e abundância) ao longo de gradientes altitudinais foram estudadas inicialmente por Linnaeus e por Alexander von Humboldt (RAHBK, 1995; LOMOLINO, 2001; SIQUEIRA; ROCHA, 2013). Linnaeus chegou a discorrer sobre a sucessão de climas, flora e fauna de uma vertente montanhosa (LOMOLINO, 2001). Enquanto Humboldt, ao estudar a zonação de diferentes grupos taxonômicos nos Andes, estabeleceu a hipótese que a composição e estrutura da vegetação poderiam apresentar modificações previsíveis ao longo de uma montanha, devido às mudanças nas condições climáticas (LOMOLINO, 2001; ALMEIDA-NETO et al., 2006; BORGES, 2011; SIQUEIRA; ROCHA, 2013).

As relações mais frequentes entre elevação e riqueza de espécies, envolvem uma diminuição monotônica da riqueza de espécies com a altitude, um aumento na riqueza com a altitude, ou uma curva em formato de corcova com alta riqueza de espécies em porções intermediárias do domínio (MCCOY, 1990; MCCAIN, 2005; ALMEIDA NETO et al., 2006).

Os primeiros padrões altitudinais encontrados apresentavam uma redução monotônica na riqueza de espécies com o acréscimo da altitude (VON HUMBOLDT, 1849), ou seja, em gradientes elevacionais, as terras baixas seriam mais ricas em espécies que os topos de montanha (RAHBK, 1995; GRYTNES; MCCAIN, 2008) (Figura 1). Esta hipótese acabou por ser difundida como um padrão geral em ecologia e biogeografia (BROWN; GIBSON, 1983). Tal generalização, segundo Siqueira e Rocha (2013), deveu-se principalmente à publicação de Terborgh (1977), um estudo de gradiente altitudinal localizado nos Andes peruanos, com aves.

Figura 1 – Padrão de diminuição da riqueza de espécies com a altitude. Segundo Rahbek (2005) essa relação monotônica pode estar diretamente relacionada ao formato cônico e redução de área nos topos de montanhas.



Fonte: Roberta Rocha

A redução monotônica na riqueza de espécies com a altitude pode ser explicada, de acordo com Borges (2011), por mudanças climáticas ao longo da elevação, pela produtividade do habitat e/ou pela teoria do equilíbrio de biogeografia de ilhas. O efeito da área pode influenciar significativamente o modo como a riqueza de espécies varia em função

da altitude (SIQUEIRA; ROCHA, 2013). Regiões mais elevadas, devido à forma cônica das montanhas, apresentam uma área disponível bem menor do que locais em altitudes mais baixas, sendo incapazes de comportar um maior número de espécies (RAHBK, 1995; 2005). Tal fato foi estabelecido primeiramente por Beehler (1981), que ao estudar uma comunidade de aves florestais de Nova Guiné, notou que a diminuição linear na riqueza de espécies com a altitude estava diretamente associada ao declínio em área do topo de montanhas. Estudos recentes, no entanto, têm revelado que aparentemente o efeito da área não está tão intimamente relacionado com a diminuição da riqueza de espécies com o aumento da elevação (MCCAIN, 2005).

Um padrão de aumento da riqueza em áreas mais altas da elevação (inverso ao padrão geral) foi encontrado por Scott (1976) para a herpetofauna de florestas tropicais da América Central. Estas diferenças podem ocorrer em virtude de uma diminuição da produtividade, ao aumento da complexidade do habitat ou a um aumento da área disponível, devido a diferenças geomorfológicas regionais (ALMEIDA-NETO et al., 2006; XAVIER, 2016). Elas também refletem o fato de que o padrão de variação na riqueza de espécies em gradientes ambientais pode diferir entre táxons, e em um mesmo táxon pode diferir entre localidades (OWEN, 1990; RAHBK, 1995; ALMEIDA-NETO et al., 2006; SIQUEIRA; ROCHA, 2013).

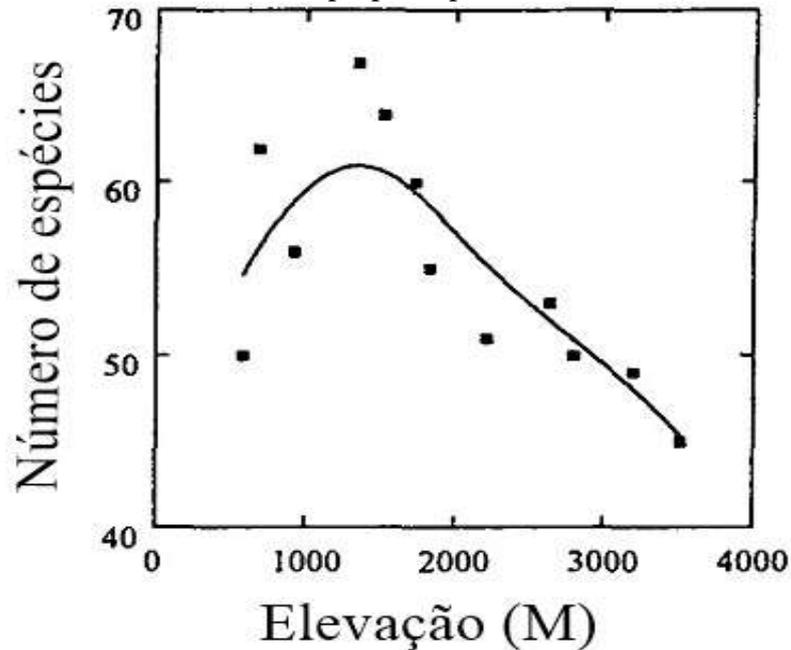
O padrão de distribuição altitudinal com um pico de abundância e riqueza de espécies em altitudes intermediárias (em formato de corcova) parece ser mais típico que os padrões anteriores (SIQUEIRA; ROCHA, 2013), e sua descrição resultou principalmente de estudos com aves terrestres tropicais propostos por Rahbek (1995) (Figura 2), e tem sido demonstrado para vários grupos taxonômicos (CAMPBELL, 1999; MCCAIN, 2005; ALMEIDA-NETO et al., 2006).

Apesar de os padrões de variação em assembleias ecológicas de ambientes elevacionais já estarem sendo investigados por pelo menos dois séculos e meio (GRINNEL; STORER, 1924; WHITTAKER, 1967; TERBORGH, 1977), foi somente nas duas últimas décadas que a generalidade desses padrões começou a ser estudada de forma detalhada (RAHBK, 2005; GRYTNES; MCCAIN, 2005; BORGES, 2011). A maior parte destes estudos vem sendo desenvolvidos em áreas tropicais, principalmente, devido ao fato de que gradientes altitudinais tropicais apresentam uma maior variação climática do que os localizados nas regiões temperadas (RAHBK, 1995; SIQUEIRA; ROCHA, 2013).

Trabalhos realizados em florestas tropicais apresentam estudos sobre variações altitudinais em comunidades de plantas (ALVES et al., 2010; SANTOS; COSTA, 2010;

CACERES et al., 2011), artrópodes (AGUIAR et al., 2006; ALMEIDA-NETO et al., 2006; NOGUEIRA et al., 2011), aves (STOTZ et al., 1996; GOERCK, 1999), mamíferos (BONVICINO et al., 1997; GEISE et al., 2004; CÁRCERES et al., 2011) e anfíbios (GIARETTA et al., 1999; GERMANO et al., 2003; VASCONCELOS et al., 2010).

Figura 2 – Padrão de distribuição de riqueza de espécies em formato de corcova proposto por Rahbek (1995)



Fonte: Adaptado de Rahbek 1995.

A maior parte destes estudos tem confirmado os padrões de variação altitudinal difundidos pela literatura (SIQUEIRA; ROCHA, 2013), demonstrando que a similaridade na composição de espécies entre diferentes altitudes pode ser menor nos trópicos (HUEY, 1978), e sugerido que barreiras altitudinais são mais eficientes em limitar a dispersão dos diferentes tipos de organismos nos trópicos (JANZEN, 1967).

De um modo geral, a variação altitudinal nos parâmetros de assembleias tropicais variam de acordo com questões históricas, biológicas, geográficas e climáticas (LOMOLINO, 2001), e alguns grupos de organismos, como os anfíbios podem ser ótimos modelos ecológicos para estudar tais variações (GOYANNES-ARAÚJO et al., 2015).

1. 2 Diversidade e distribuição espacial de anfíbios em montanhas

Os anfíbios formam um dos grupos mais bem representados entre os vertebrados, e apresentam por volta de 7.534 espécies distribuídas em diversas regiões do globo

(AMPHIBIAWEB, 2016). A região tropical, segundo Moraes et al., (2007) possui a maior diversidade de anfíbios do mundo (GERMANO et al., 2003; VASCONCELOS; ROSSAFERES, 2005).

Em geral, anfíbios são considerados um grupo de animais com alta sensibilidade aos fatores ambientais (DUELLMAN; TRUEB, 1986; SIQUEIRA; ROCHA, 2013), tais como clima, vegetação, micro-habitat, solo, geomorfologia e altitude (DAVIS et al., 1990; NGALASON; MKONYI, 2011).

Este grupo de animais tem sido considerado ótimo modelo biogeográfico para o estudo de variações altitudinais, dado que mudanças abióticas associadas a variações altitudinais afetam a diversidade e distribuição de espécies de anfíbios, mesmo entre curtas distâncias (WELLS, 2007). A altitude, quando em conjunto com outros fatores ambientais, é um parâmetro que pode ser utilizado frequentemente para examinar a distribuição e riqueza de espécies em diferentes habitats (OWEN, 1990).

Alterações nos parâmetros de assembleias de anfíbios em gradientes altitudinais têm sido examinadas em várias partes do mundo desde a década de 50 (FAUTH et al., 1989; BUCKLEY; JETZ, 2007; NGALASON; MKONYI, 2011; SIQUEIRA; ROCHA, 2013), inclusive nos trópicos (GIARETTA et al., 1999). Estes primeiros estudos, foram desenvolvidos em montanhas do México (MARTIN, 1958), Filipinas (BROWN; ALCALA, 1961) e Costa Rica (HEYER, 1967; SCOTT, 1976; FAUTH et al., 1989) e registraram um declínio na riqueza de espécies com a altitude, seguindo o padrão geral já registrado para outros táxons (CORTEZ-FERNANDEZ, 2006; HU et al., 2011).

De forma geral, a distribuição de anfíbios ao longo de um gradiente parece não apresentar uniformidade, e podem existir, segundo Rahbek (1995) e Ngalason e Mkonyi (2011), alguns pontos discretos (e ecotonais) nos quais as espécies de altitudes mais baixas são separadas daquelas encontradas nos topos elevacionais. Em virtude disso, padrões de distribuição que diferem da relação monotônica geral, já foram registrados para anfíbios (SIQUEIRA; ROCHA, 2013). Naniwadekar e Vasudevan (2007), por exemplo, detectaram um aumento da riqueza de anfíbios com a altitude ao utilizarem uma escala local e um padrão multimodal de aumento da riqueza (três picos de diversidade) em escala regional. Boa parte dos estudos, também tem registrado um pico de diversidade em altitudes intermediárias (SIQUEIRA; ROCHA, 2013).

A maior parte dos estudos que avaliam mudanças nos parâmetros de assembleias de anfíbios em gradientes altitudinais, tem sido realizada ao longo de grandes cadeias montanhosas de formato cônico (SIQUEIRA; ROCHA, 2013), e há poucos relatos de estudos

em elevações com máximos altitudinais em torno de 1000 m (HEYER, 1967; GERMANO et al., 2003), o que dificulta a extrapolação de padrões para áreas com pequena variação altitudinal, ou que apresentem feições geomorfológicas diferentes de um cone.

Para o Brasil, ainda são poucas as tentativas de entender como esses padrões interagem para modelar a estrutura de assembleias de anfíbios em gradientes (FU et al., 2006; GOYANNES-ARAÚJO et al., 2015), a maioria dos estudos são apenas descritivos (GIARETTA et al., 1997; 1999; SAWAYA, 1999; MORRISON, 2001; RAMIREZ et al., 2009), ou tratam de aspectos ligados à biologia reprodutiva (ARMSTRONG; CONTE, 2010), estando restritos à Floresta Atlântica do Sudeste Brasileiro (GIARETTA et al., 1997; 1999; GOYANNES-ARAÚJO et al., 2015), não existindo nenhum trabalho que verse sobre a influência das variações altitudinais sobre assembleias de anfíbios de regiões montanhosas do nordeste do Brasil.

1.3 Os Brejos de Altitude do Nordeste Brasileiro

A Caatinga, juntamente com o Cerrado e o Chaco, faz parte do grupo de formações abertas da diagonal seca sul americana, sendo o único bioma cuja extensão está localizada inteiramente dentro do território brasileiro (OLIVEIRA E DINIZ-FILHO 2010), possuindo cerca de 845.000 km², o que representa 11% do território nacional (AB'SÁBER, 2003).

Boa parte da paisagem da Caatinga apresenta áreas com predominância de vegetação savânica com fisionomias xerofítica, arbustiva, decídua e espinhosa (AB'SÁBER, 2003; PRADO, 2003). Tais características, no entanto, não prevalecem em todo o semiárido nordestino, visto que este apresenta variadas fitofisionomias, sendo rico em diferentes ecossistemas (BORGES-NOJOSA; CARAMASCHI, 2003).

Uma das fitofisionomias encontradas no nordeste brasileiro é o que Andrade e Lins (1964) e Andrade-Lima (1966; 1982) denominaram de “Brejos-de-Altitude (Figura 3). Estas áreas, configuram-se como remanescentes vegetacionais de uma floresta que foi provavelmente contínua ao longo da costa nordeste do Brasil, durante períodos paleoclimáticos mais úmidos (AULER; SMART, 2001; BORGES-NOJOSA; CARAMASCHI, 2003), formando corredores biológicos entre as Florestas Amazônica e Atlântica (AULER et al., 2004).

Figura 3: Enclaves úmidos e subúmidos do Nordeste Brasileiro.



Fonte: Adaptado de Souza e Oliveira 2006.

Estas “ilhas” de floresta úmida, segundo Cavalcante (2005), são encontradas sobre formações de rochas sedimentares e serras residuais cristalinas situadas acima de 700 m de altitude, em locais próximos à costa, e favorecidos por chuvas orográficas nas encostas à barlavento (ARAÚJO et al., 2007). Devido a alta umidade proveniente das chuvas orográficas e neblina, e ao histórico ecológico da região, estes enclaves úmidos apresentam uma diversidade biológica diferente daquela encontrada nas Caatingas do entorno (BORGES-NOJOSA; CARAMASCHI, 2003; BORGES-NOJOSA, 2007; LOEBMANN; HADDAD, 2010), com espécies filogeneticamente relacionadas às das Florestas tropicais brasileiras (LOURENÇO, 1988; NASCIMENTO; LIMA-VERDE, 1989; BORGES-NOJOSA; LIMA, 2001).

Segundo Souza e Oliveira (2006) são encontrados pelo menos 11 enclaves úmidos em todo o nordeste brasileiro. Outros autores, no entanto, apontam a existência de pelo menos 20 áreas de floresta úmida no Nordeste (CAVALCANTE, 2005). Embora haja divergência quanto ao número de enclaves, os autores têm concordado em delimitar o Planalto da Ibiapaba (Ceará) como limite norte e a Chapada Diamantina (Bahia) como limite sul destas áreas úmidas (CAVALCANTE, 2005; SOUZA; OLIVEIRA, 2006). Pelo menos sete áreas de

Brejos de Altitude são encontradas no Ceará (FIGUEIREDO; NUNES, 1996). Estas áreas representam apenas 3.71% da superfície do Estado, e nos últimos anos vêm sendo alvo de intensa degradação e substituição das matas por culturas agrícolas (LIMA; CASCON, 2008). Devido a sua importância conservacionista, as áreas de floresta úmida do Estado do Ceará foram consideradas pelo MMA (2007) e por Tabarelli e Silva (2003), como áreas prioritárias para a conservação.

Estudos com a herpetofauna dos relictos cearenses iniciaram na década de 80, quando Vanzolini (1981) apontou os Brejos de Altitude como ilhas de umidade e refúgio para espécies de répteis e anfíbios, e ganharam força ainda no final desta década com o registro de gêneros amazônicos de serpentes para as regiões da Ibiapaba e Baturité (NASCIMENTO; LIMA-VERDE, 1989), e com a publicação da primeira lista de anfíbios e répteis para o estado do Ceará por Lima-Verde e Cascon (1990).

Pelo menos quatro relictos cearenses têm hoje a sua herpetofauna conhecida, a saber: O Maciço de Baturité, a Chapada do Araripe, o Planalto da Ibiapaba e a Serra de Maranguape (BORGES-NOJOSA, 2007; LOEBMANN; HADDAD, 2010; RIBEIRO et al., 2012; LIMA, 2013). Estas regiões vêm sendo estudadas desde a década de 80, abrigam elevada biodiversidade (BORGES-NOJOSA; CARAMASCHI, 2003) e apresentam grande número de espécies endêmicas de anfíbios e répteis, tais como o lagarto *Leposoma baturitensis* Rodrigues e Borges, 1997, a serpente *Atractus ronnie* Passos, Fernandes e Borges-Nojosa, 2007 e os anfíbios *Adelophryne baturitensis* e *Adelophryne maranguapensis* Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994 (RIBEIRO et al., 2012; FERNANDES-FERREIRA et al., 2014).

Embora o número de estudos com a herpetofauna destes relictos tenha aumentado consideravelmente nos últimos anos, eles ainda abordam bem mais nomenclatura (descrição de novos táxons) e aspectos biogeográficos (ampliação de limites geográficos para algumas espécies). Nesta tese apresentamos novos dados herpetofaunísticos de dois Brejos de Altitude do Estado do Ceará (Planalto da Ibiapaba e Serra de Maranguape) e testamos como assembleias de anfíbios variam com a altitude em pequenas montanhas de formato cônico e de *platô*. Também testamos se a composição de espécies dos Brejos de Altitude apresenta similaridade com outros domínios florestados brasileiros, e apresentamos um modelo de distribuição potencial para uma espécie de anfíbio com distribuição disjunta entre áreas de Brejos do Ceará e a Floresta Amazônica.

1.4 Organização da tese

Os dados encontrados neste trabalho são provenientes do projeto “Beta-diversidade de Anfíbios e Lagartos em Gradiente Altitudinal no Nordeste Brasileiro: Implicações para a Conservação de Espécies Ameaçadas”, financiado pelo CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) (Processo PVE 401800/2013-0), e são fruto de uma parceria com o Centro de Investigação da Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO)- Universidade do Porto e o CNPQ. Além disso, representam a continuidade das pesquisas nos Brejos de Altitude do Ceará, que já vem sendo desenvolvidas pelos pesquisadores do Núcleo Regional de Ofiologia do Ceará (NUROF-UFC) há mais de 20 anos.

Esta tese teve como objetivos principais apresentar dados sobre variação da riqueza e diversidade de assembleias de anfíbios de gradientes altitudinais do Nordeste Brasileiro. Paralelamente, também foram desenvolvidos trabalhos que analisam a composição de espécies de anfíbios dos brejos nordestinos comparando-os com assembleias provenientes de diferentes fitofisionomias vegetais brasileiras.

O trabalho está dividido em cinco manuscritos, descritos abaixo, e as regras de formatação para cada um dos manuscritos estão de acordo com a revista de submissão e/ou aceite:

- a) manuscrito I: **Composição de espécies e padrões de variação altitudinal de uma assembleia de anfíbios do Nordeste Brasileiro** (A ser submetido para a revista *Acta Herpetologica*). Neste capítulo apresentamos inicialmente a lista de espécies de anfíbios da Serra de Maranguape e posteriormente discorremos sobre como os parâmetros da assembleia variam com a altitude, associando os dados encontrados às questões fitofisionômicas e climáticas da região;
- b) manuscrito II: **Herpetofauna of protected areas in the Caatinga: The Ubajara National Park, Ceará, Brazil** (Aceito na revista *Herpetology Notes*). Neste capítulo apresentamos a lista da herpetofauna do Parque Nacional de Ubajara, fazendo ligeiras comparações com a herpetofauna presente em outras áreas no Planalto da Ibiapaba, fora do PARNA e no Estado do Ceará. Este capítulo é resultado de uma parceria com a Universidade Federal do Rio Grande do Norte e faz parte do projeto “Representatividade da Herpetofauna em Unidades de Conservação da Caatinga: Diversidade, Filogeografia e

Relações com Biomas não Florestais Brasileiros” (Processo #552031/2011-9-CNPQ);

- c) manuscrito III: **Como anfíbios respondem a um gradiente de altitude do tipo platô em montanhas tropicais?** (A ser submetido para o The Herpetological Journal). Neste capítulo apresentamos as variações dos parâmetros das assembleias de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara. A área em questão apresenta feições topológicas em formato de *platô* em uma curta elevação. Procuramos responder neste capítulo como são distribuídas as assembleias em locais que não apresentam formato cônico;
- d) manuscrito IV: **What does the diversity of anurans have to say about former links between a relictual Neotropical forest and the Amazon and Atlantic Forests?** (Aceito na revista Peer J.). Neste capítulo utilizamos os anuros como modelo ecológico para investigar se os Brejos-de-Altitude nordestinos constituem áreas de transição entre os domínios florestados brasileiros;
- e) manuscrito V: **Expanding the known range of *Caecilia tentaculata* (Amphibia: Gymnophiona) to relict mountain forests in northeastern Brazil: linking Atlantic Forests to the Amazon?** (Publicado na revista Salamandra, 53(3): 429-434). Neste artigo, apresentamos a hipótese de possíveis ligações dos brejos de altitude com a Mata Amazônica e a Floresta Atlântica utilizando análises de DNA, modelagem ecológica e a atualização da ocorrência de um Gymnophiona umbrófilo, *Caecilia tentaculata*, apresentando também um possível link pretérito entre estas florestas úmidas neotropicais através do Nordeste do Brasil.

**2 MANUSCRITO I: COMPOSIÇÃO DE ESPÉCIES E PADRÕES DE VARIAÇÃO
ALTITUDINAL DE UMA ASSEMBLEIA DE ANFÍBIOS DO NORDESTE
BRASILEIRO †**

† *A ser submetido para a revista Acta Herpetologica*

Composição de espécies e padrões de variação altitudinal de uma assembleia de anfíbios do Nordeste Brasileiro

DÉBORAH PRACIANO DE CASTRO*

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia, Universidade Federal do Ceará – UFC, Campus do Pici, CEP 60455-760, Fortaleza, CE, Brasil. Telefone: +55 85 33669801

*Corresponding author. E-mail: deborahpraciano@gmail.com

Número de páginas:37

Número de figuras: 5

Número de tabelas: 4

Título Curto: Variação altitudinal em uma Assembleia de anfíbios.

1 **Composição de espécies e padrões de variação altitudinal de uma assembleia de anfíbios**
2 **do Nordeste Brasileiro**

3

4 DÉBORAH PRACIANO DE CASTRO^{1, 2}, DANIEL CASSIANO LIMA³, SONIA ZANINI
5 CECHIN⁴, MARIA JULIANA BORGES-LEITE ^{1,2}, JAMES HARRIS ⁵, DIVA MARIA
6 BORGES-NOJOSA^{1,2,5}

7 ¹*Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do*
8 *Ceará. Campus do Pici, Bloco 906, Fortaleza, Ceará, Brasil. CEP: 60455-760;*

9 ²*Núcleo Regional de Ofiologia, Universidade Federal do Ceará. Campus do Pici, Bloco 905,*
10 *Fortaleza, Ceará, Brasil. CEP:60455-760;*

11 ³*Faculdade de Educação de Itapipoca, Universidade Estadual do Ceará. Av. Monsenhor*
12 *Tabosa, s/n. Itapipoca, Ceará, Brasil. CEP:62500-000;*

13 ⁴*Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa*
14 *Maria. Av. Roraima, 1000. Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil, CEP:97105-900.*

15 ⁵*Centro de Investigação da Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO). Universidade do*
16 *Porto, Campus Agrário de Vairão, Rua Padre Armando Quintas, CEP 4485-661, Vairão,*
17 *Portugal.*

18 **Resumo.** Organismos respondem de maneiras diversas a gradientes espaciais. De um
19 modo geral a riqueza e diversidade de espécies correlacionam-se negativamente com a
20 altitude, mesmo em curtas distâncias. Aqui, avaliamos pela primeira vez a variação
21 altitudinal de uma assembleia de anfíbios para um gradiente de floresta relictual do
22 Nordeste Brasileiro, verificando como esta assembleia está distribuída ao longo do
23 gradiente, e procurando definir quais as áreas de maior riqueza e diversidade, bem como
24 os possíveis fatores que as determinam. Estabelecemos quatro cotas ao longo de
25 diferentes cotas altitudinais, e coletamos anfíbios através dos métodos de busca ativa e
26 passiva, utilizando pitfalls. Encontramos 29 espécies de anfíbios pertencentes a 18
27 gêneros distribuídos em nove famílias e duas ordens. A assembleia de anfíbios da Serra
28 de Maranguape é composta por espécies com ampla distribuição geográfica, incluindo
29 tanto formações abertas quanto florestais, espécies com distribuição associada a
30 formações abertas sul-americanas e espécies com distribuição restrita aos brejos de
31 altitude nordestinos. O padrão de distribuição altitudinal da riqueza para nosso estudo
32 assemelha-se a uma curva em formato de corcova e encontramos diferenças
33 significativas entre a abundância e a diversidade beta ao longo do gradiente.

34 **Palavras-Chave:** Brejos-de-Altitude, Gradiente Altitudinal, Comunidade, Distribuição
35 de Espécies.

36 INTRODUÇÃO

37 Organismos respondem diferentemente a gradientes temporais e espaciais que podem
38 limitar a sua distribuição (Siqueira e Rocha.,2013). Diante disso, muitas hipóteses tentam
39 explicar o modo como a composição e estrutura de assembleias apresentam mudanças ao
40 longo de um espaço geográfico comum (Stevens, 1992; Almeida-Neto et al., 2006).

41 Padrões de distribuição de espécies ao longo de gradientes ambientais têm sido
42 descritos para vários grupos taxonômicos, desde meados do século XIX, quando foram
43 propostos os primeiros modelos de explicação para distribuição de espécies em larga escala
44 geográfica (Terborgh.,1977; Rahbek.,1995; Navas.,2003; Almeida-Neto.,et al. 2006; Kumar
45 et al., 2009; Siqueira e Rocha.,2013).

46 A altitude é um dos fatores que afeta a distribuição, abundância e riqueza de espécies
47 (Rahbek., 1995; 1997). O padrão de variação nos atributos de assembleias altitudinais pode
48 diferir entre táxons e entre localidades (Almeida-Neto.,et al. 2006; Siqueira e Rocha., 2013),
49 mas geralmente nota-se um padrão de redução de riqueza de espécies, conforme aumenta a
50 altitude, independentemente do táxon abordado (Rahbek., 1995; Herzog., et al. 2005;
51 Levanoni., et al. 2011).

52 Anfíbios são ótimos modelos ecológicos para o estudo de variações na riqueza ao
53 longo de gradientes elevacionais (Hu et al., 2011). Estudos sobre distribuição de anfíbios em
54 gradientes altitudinais começaram a ser realizados nas décadas de 50 e 60 (Siqueira e Rocha.,
55 2013). A maior parte deles registrou um declínio na riqueza de espécies conforme aumentava
56 a altitude, em uma relação linear (Martin., 1958; Scott., 1976; Fauth et al., 1989; Hu et al.,
57 2011), o que de certa forma refletia o padrão encontrado para outros grupos taxonômicos
58 (Rahbek., 1995; Almeida-Neto., et al. 2006). O aumento no número de estudos envolvendo
59 assembleias de anfíbios demonstrou que outros padrões de distribuição também podem ser
60 encontrados, tais como o formato de corcova (Heyer., 1967; Fu et al., 2006), ou curvas em
61 padrão multimodal (Naniwadekar e Vasudevan.,2007).

62 A distribuição de anfíbios ao longo de um gradiente pode não ser uniforme, e parecem
63 existir algumas linhas discretas onde espécies de baixa altitude são separadas daquelas de alta
64 altitude (Rahbek., 1995). De um modo geral, padrões de distribuição de anfíbios refletem os
65 limites ambientais a que esses organismos são sujeitos, e assembleias podem ser estruturadas

66 pela distribuição de corpos d'água, vegetação, clima e ecótonos (Hofer., et al. 2004; Fu et al.,
67 2006; Vasconcelos et al., 2010).

68 No Brasil, apenas três estudos investigaram a distribuição altitudinal de assembleias
69 de anfíbios, e todos eles estão restritos à Floresta Atlântica do sudeste brasileiro (Giaretta et
70 al., 1997; 1999; Goyannes-Araújo et al., 2015). Este estudo é o primeiro a abordar a variação
71 altitudinal de uma assembleia de anfíbios para um gradiente de floresta relictual do Nordeste
72 Brasileiro. Nele verificamos como esta assembleia está distribuída ao longo do gradiente,
73 além de procurar definir quais as áreas de maior riqueza e diversidade, bem como os possíveis
74 fatores que as determinam.

75

76 MATERIAL E MÉTODOS

77 *Área de estudo*

78 A serra de Maranguape (Figura 1) é um maciço residual pré-litorâneo localizado na
79 Região Metropolitana de Fortaleza entre as divisas dos municípios de Maranguape,
80 Maracanaú e Caucaia, a 30 km do litoral do Ceará. A serra está disposta no sentido NE-SW,
81 em uma área aproximada de 22,5 km de comprimento e 13 km de largura, e tem como ponto
82 culminante o Pico da Rajada, com 920 m de altitude (Arruda., 2001).

83 O regime climático da serra de Maranguape apresenta duas estações distintas, sendo
84 uma menos chuvosa, e outra claramente chuvosa, que dependendo do ano, pode se estender de
85 dezembro a maio, com médias chuvosas anuais superiores a 1300 mm e a temperatura média
86 entre 23° e 26° C (Ceará., 2002).

87 O gradiente encontrado na Serra de Maranguape é caracterizado por drástica mudança
88 da vegetação, com substituição de paisagem de formação aberta por florestal, e redução da
89 área em direção ao topo da elevação. Três tipos básicos vegetacionais são encontrados na
90 região: Floresta Subperenifólia Tropical Plúvio-Nebular (Matas Úmidas), Floresta

91 Subcaducifólia Tropical Pluvial (Mata Seca) e Floresta Caducifólia Espinhosa (Caatinga
92 Arbórea). Ambas são marcadas por componentes lenhosos de porte alto, intercalados por
93 arbustos e trepadeiras (Fernandes., 1998).

94

95 *Amostragem dos dados*

96 Para o estudo da distribuição de espécies e estruturação da assembleia de anfíbios,
97 realizamos 15 campanhas com duração de quatro dias cada, entre os meses de abril de 2010 e
98 setembro de 2011. Duas coletas adicionais foram realizadas nos meses de setembro/outubro
99 de 2014 e maio de 2015 com duração de 20 dias cada. Definimos quatro pontos de
100 amostragem em diferentes cotas altitudinais (200m, 400 m, 600m, 800m), situadas no interior
101 da mata ao longo da Serra de Maranguape (Figura 1; Tabela 1), onde realizamos buscas ativas
102 em diferentes pontos, e instalamos duas linhas de pitfalls em cada uma das cotas altitudinais
103 indicadas na tabela 1.

104 Os pitfalls eram compostos por quatro baldes de 30 litros, dispostos em formato de
105 “Y”, e continham um balde central e três baldes nas extremidades interligados por cercas-guia
106 de plástico de 50 cm de altura e 5 m de comprimento (Corn., 1994; Cechine Martins., 2000).
107 Revistamos cada pitfall uma vez a cada 24 horas, durante todos os dias de amostragem.

108 As buscas ativas foram delimitadas por tempo seguindo Crump e Scott Jr., (1994),
109 realizadas durante os períodos diurno (2h/visita entre 6:00 e 12:00 h) e noturno (1h/visita
110 entre 19:00 e 22:00 h), sendo possível realizar as atividades em duas áreas a cada turno. Os
111 animais foram procurados na serapilheira, buracos, rochas, margens e interior de corpos
112 d’água, vegetação e epífitas.

113 Pelo menos um exemplar de cada espécie foi coletado e adicionado à Coleção de
114 Herpetologia da Universidade Federal do Ceará (CHUFC) como material testemunho, de
115 acordo com as licenças das agências responsáveis (DCL SISBIO #22909-1; DPC SISBIO

116 #39073-4j). Os espécimes coletados foram eutanasiados com lidocaína injetável, e fixados em
117 solução de formol a 10% e preservados em solução de etanol a 70%. A taxonomia das
118 espécies seguiu Segalla *et al.* (2014).

119

120 *Análises estatísticas*

121 *Riqueza e composição de espécies*

122 Para avaliarmos a eficiência da amostragem, construímos uma curva de acumulação de
123 espécies para anfíbios considerando a abundância individual das espécies (Gotelli e Colwell.,
124 2011). As amostras foram dispostas em ordem aleatória pelo método Mao Tao, dado que esse
125 método elimina efeitos da sequência de amostragem na taxa de acumulação de espécies.
126 Utilizamos o estimador ACE para estimar a riqueza de anfíbios usando para isto o programa
127 EstimateS com 1000 aleatorizações(versão 9.1.0) (Colwell., 2013).

128 Calculamos a abundância relativa (AR) para cada uma das espécies encontradas na
129 área de estudo através da fórmula:

130

$$AR = \frac{N_{esp}}{N_t} \times 100$$

131 *Onde:*

132 **N_{esp}** corresponde ao número de indivíduos de cada espécie encontrado e **N_t** ao número total
133 de indivíduos encontrados no período de amostragem (Pinto-Coelho., 2000).

134

135 *Diversidade alfa, beta e variação altitudinal*

136 Para avaliarmos a diversidade alfa da área de estudo, seguimos três diferentes técnicas
137 de estimativa: rarefação, extrapolação e interpolação. Na rarefação, segundo Colwell *et al.*

138 (2004), são geradas curvas que permitem a comparação entre a riqueza esperada nos
139 diferentes conjuntos de amostras para um número uniforme de ocorrências. Paciência (2008)
140 define este número como o menor valor que permita comparar a riqueza entre todas as
141 amostras. Utilizamos o estimador ACE para estimar a riqueza por extrapolação. O estimador
142 ACE utiliza os dados de abundância e riqueza da área amostrada para prever o número
143 provável de espécies ocorrentes, e é considerado um bom índice por não sofrer influência de
144 espécies dominantes (Colwell., 2004). Tanto a rarefação, quanto a riqueza estimada foram
145 obtidas no software R (R Development Core Team.,2012), com auxílio do pacote Vegan
146 (Oksanen et al., 2013). A interpolação é uma técnica de amostragem que tem sido
147 amplamente utilizada em estudos de variação altitudinal de assembleias (Stevens 1992;
148 Grytnes e Vetaas.,2002). Na interpolação assumimos que uma espécie ocorre em todas as
149 altitudes que estejam entre o seu limite máximo e mínimo de distribuição (Almeida-Neto et
150 al., 2006; Goyannes-Araújo et al., 2015) partindo do pressuposto de que comunidades
151 biológicas são muitas vezes subamostradas (Magurran., 2004), enquanto variações altitudinais
152 são contínuas (Grytnes e Vetaas., 2002).

153 Para compararmos a diversidade beta entre as diferentes altitudes realizamos duas
154 análises e utilizamos o algoritmo Bray-Curtis para ambas. Este algoritmo leva em
155 consideração dados de riqueza e abundância, para analisar a dominância e raridade das
156 espécies de uma assembleia (Krebs., 2009). Realizamos primeiramente uma análise de
157 similaridade utilizando a função ANOSIM do software PAST versão 3.0 (Hammer et al.,
158 2001) com 10000 permutações. Esta função parte do pressuposto que se temos dois grupos
159 pré-estabelecidos significativamente distintos, as diferenças entre os grupos são maiores que
160 dentro dos grupos (Clarke e Warwick.,1994). Posteriormente, realizamos uma análise de
161 agrupamento pelo método de média não ponderada (UPGMA) no programa R (R
162 Development Core Team.,2012), com auxílio do pacote Vegan (Oksanen et al., 2013). A

163 representatividade das matrizes de similaridade nos dendrogramas foi verificada pela
164 determinação do coeficiente de correlação cofenético (r) com corte de 60%.

165 Verificamos a dissimilaridade entre os grupos formados na UPGMA e as espécies que
166 mais contribuíram para esta diferenciação, através de uma análise SIMPER (*Similarity*
167 *Permutation*) (Legendre e Legendre.,2012). O valor de dissimilaridade foi considerado alto
168 quando ultrapassou 70%, e listamos aqui somente as espécies que apresentaram maior
169 contribuição relativa na dissimilaridade, até o valor de 90% de contribuição total ser atingido.
170 Também realizamos esta análise no software PAST versão 3. 0 (Hammer et al., 2001) com
171 10000 permutações.

172 Para testarmos variações nas médias de abundância entre as quatro áreas amostradas
173 utilizamos uma análise de variância de Kruskal-Wallis, com nível de significância alfa igual a
174 5%, seguido por um teste Post Hoc de comparações múltiplas (Zar., 1999). O teste de
175 Kruskal-Wallis realiza comparações de amostras independentes e o teste Post Hoc faz
176 comparações múltiplas entre as amostras, agrupando-as de acordo com suas semelhanças
177 (Zar., 1999). Realizamos estas análises utilizando o software R (R Development Core
178 Team.,2011) e o pacote *agricolae* (Mendiburu e Simon.,2015).

179 RESULTADOS

180

181 *Riqueza e composição de espécies*

182 Encontramos 29 espécies de anfíbios pertencentes a 18 gêneros distribuídos em nove
183 famílias e duas ordens (Tabela 2). As famílias Hylidae e Leptodactylidae foram as mais
184 representativas com 34.4% (n= 10) e 31% (n=9), respectivamente. A distribuição geográfica
185 das espécies que ocorrem na assembleia de anfíbios da Serra de Maranguape é composta por

186 três grupos principais: espécies com ampla distribuição geográfica, incluindo tanto formações
187 abertas quanto florestais (Domínios Atlântico e Amazônico) (n=13; 44.8%); espécies com
188 distribuição associada a formações abertas sul-americanas (n= 10; 37.9%); e espécies com
189 distribuição restrita aos brejos de altitude nordestinos (n=6; 20.6%) (Tabela 2).

190 A curva de acumulação de espécies para todas as cotas de altitude amostradas na
191 Serra de Maranguape apresenta uma forte tendência à estabilização em torno de 2.600
192 indivíduos amostrados (Figura 2), e o estimador de riqueza prevê o acréscimo de somente
193 uma espécie à assembleia (ACE= 30 ± 0.0).

194 Registramos 3237 indivíduos durante o período de estudo (Tabela 2). A espécie
195 *Adelophryne maranguapensis* Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994 teve uma abundância
196 relativa de 34.22% (n=1108), que somado aos registros de *Pristimantis gr. ramagii* (n= 425;
197 13.12%) e *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 (n= 395; 12.20%), corresponderam a mais da
198 metade dos anfíbios encontrados em nosso estudo (59.54%) (Figura 3).

199

200 *Diversidade alfa, beta e variação altitudinal*

201 As cotas de altitude apresentaram valores distintos de riqueza ao longo do gradiente
202 (Tabela 3). A análise da curva de rarefação, quando comparada considerando o número
203 padronizado de 50 indivíduos retirados ao acaso em cada área, demonstrou uma tendência ao
204 aumento do número de espécies com a altitude, com um leve decréscimo na faixa dos 800
205 metros, mesmo padrão encontrado para a riqueza interpolada (Figura 4; Tabela 3). Quando
206 consideramos o conjunto total dos indivíduos encontrados pra estimar a riqueza através do
207 ACE, encontramos o padrão de aumento da riqueza com a altitude em uma relação linear. A
208 riqueza observada, no entanto, não seguiu nenhum desses padrões, e observamos maiores
209 valores de riqueza nas faixas dos 200 e 600 metros, com um pequeno decréscimo nas faixas
210 imediatas a elas. A cota de 600 metros apresentou o maior número de espécies exclusivas

211 (n=8; 27.5%) (Tabela 2), seguida pela cota de 200 metros (n=3; 10.3%). Somente três
212 espécies se distribuíram por todo o gradiente: *Rhinella jimi* (Stevaux, 2002), *P. cuvieri* e
213 *Pristimantis* gr. *ramagii*

214 Observamos diferença na diversidade beta entre as cotas de altitude (ANOSIM- R= 1;
215 p-valor= 0.009), e a análise de agrupamento evidenciou uma tendência de segregação entre as
216 áreas situadas em altas (600- 800 m) e baixas altitudes (200-400 m) (Figura 5). Realizamos
217 uma análise de dissimilaridade (SIMPER) entre estes dois grupos, e encontramos uma
218 porcentagem de 92.88% de dissimilaridade entre eles (Tabela 4). Ao todo nove espécies
219 contribuíram para que existisse a diferenciação entre os dois grupos, tratando-se das espécies
220 mais abundantes da assembleia. A espécie que mais contribuiu com a diferenciação entre os
221 dois grupos foi *A. maranguapensis*, com 33.74%.

222 O teste de Kruskal-Wallis demonstrou que a abundância de anfíbios diferiu
223 significativamente entre as cotas de altitude (KW= 12.016; df=3; p-valor= 0.0073). Os
224 resultados do Post Hoc de comparações múltiplas mostraram que a abundância diferiu
225 significativamente somente entre os pares de cotas 200-600 metros (KW= -17.466; df=3; p-
226 valor= 0.02); 400-600 metros (KW= -27.893; df=3; p-valor= 0.0006) e 600-800 metros (KW=
227 19.016; df=3; p-valor= 0.018).

228

229 DISCUSSÃO

230

231 *Riqueza e composição de espécies*

232 A curva do coletor e o estimador de riqueza demonstram que o número de espécies
233 encontrados, pode corresponder à riqueza real, e que a área foi de uma maneira geral bem
234 amostrada.

235 Registramos 29 espécies de anfíbios para a Serra de Maranguape, e acrescentamos 10
236 novas espécies à lista elaborada por Lima (1999), tais como *Caecilia tentaculata* Linnaeus,
237 1758 (Borges-Nojosa et al., 2017). O número de espécies que encontramos é semelhante ao
238 registrado em outras três áreas de Brejos-de-Altitude do Estado do Ceará: Ubajara (32
239 espécies) (Botero et al., 2014; CASTRO et al. *In prep.*), Chapada do Araripe (31 espécies)
240 (Ribeiro et al., 2012) e Baturité (30 espécies) (Borges-Nojosa.,2007), e superior ao número de
241 espécies encontrados em áreas costeiras: Caucaia (20 espécies) (Borges-Nojosa et al., 2010); e
242 São Gonçalo do Amarante (23 espécies) (Borges-Leite et al., 2014) e áreas de Caatinga *stricto*
243 *sensu*: Itaipoca (19 espécies) (Castro et al., *In prep.*); Serra das Almas (22 espécies) (Borges-
244 Nojosa e Cascon.,2005); Vale do Jaguaribe (19 espécies) (Santana et al., 2015).

245 A distribuição geográfica das espécies encontradas em nosso trabalho também é
246 bastante semelhante à de outras áreas relictuais do Estado do Ceará, sendo uma miscelânea de
247 espécies que ocorrem tanto em ambientes abertos como florestados, em conjunto com
248 espécies que são restritas aos Brejos (Borges-Nojosa e Caramaschi.,2003; Loebmann e
249 Haddad.,2010; Castro et al.,*In prep.*). Duas espécies, no entanto, tem seu registro para o
250 Estado do Ceará restrito à Serra de Maranguape: *A. maranguapensis*, e *Proceratophrys*
251 *renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920).

252 Três espécies apresentaram mais de 50% dos registros individuais em nosso estudo.
253 Duas merecem atenção especial, por serem restritas a áreas de Brejos-de-Altitude do Estado
254 do Ceará. *A. maranguapensis* é endêmica da Serra de Maranguape, tem hábitos
255 principalmente diurnos, e é a única espécie da assembleia presente na lista brasileira de
256 espécies ameaçadas de extinção e da IUCN (Borges-Nojosa ., 2008). Os principais desafios
257 para sua conservação estão relacionados à supressão das florestas para a instalação de grandes
258 plantações (Lima e Cascon.,2008). A descoberta recente do uso de bromélias para a colocação
259 de ovos com desenvolvimento direto (Lima et al., 2011) revelou que a extração de plantas

260 ornamentais, atividade comum no local (Lima e Cascon.,2008) aumenta os desafios para a
261 conservação desta espécie.

262 *Pristimantis* gr. *ramagii*, a segunda espécie mais abundante, também apresenta
263 desenvolvimento direto, e ocorre em simpatria com *A. maranguapensis*, podendo
264 eventualmente ser encontrada em bromélias. Entretanto há uma clara diferenciação no uso de
265 recursos e separação quanto ao nicho ecológico, uma vez que a atividade de *Pristimantis* gr.
266 *ramagii*, é essencialmente noturna, e os ovos têm sido encontrados sob densas camadas de
267 briófitas (D. C. Lima, obs. Pessoal).

268 A dominância destas espécies em registros individuais na Serra de Maranguape sugere
269 forte influência umbrófila na composição de anfíbios da serra, e reflete um padrão encontrado
270 na Mata Atlântica, no qual a quantidade de espécies de anfíbios e sua abundância estão
271 condicionadas à disponibilidade de sítios reprodutivos (Izecksohn e Carvalho-E-Silva., 2001).
272 O predomínio de populações de espécies com desenvolvimento direto reflete as condições
273 geradas pelas altas umidades, e densidade da serapilheira no ambiente florestal, como ocorre
274 em outros locais na Mata Atlântica (Haddad e Prado., 2005; Rocha et al., 2007; Pontes e
275 Rocha., 2011).

276 Trabalhos anteriores como os de Vanzolini (1981), Rodrigues (1990) e Borges-Nojosa
277 e Caramaschi (2003) constataram que os Brejos-de-Altitude Nordestinos apresentam
278 composição faunística diferente, com combinações, quantidades e riqueza de espécies
279 diferenciadas, devendo cada um deles ser considerados como elementos únicos (Vanzolini.,
280 1981). Os dados de riqueza e composição que encontramos em nosso estudo sugerem que
281 apesar da aparente semelhança com outros brejos, a Serra de Maranguape configura-se como
282 área com composição exclusiva e de extrema importância biológica, sendo necessária a
283 adoção de práticas sustentáveis que visem à preservação dos diversos ambientes da serra.

284

285 *Diversidade alfa, beta e variação altitudinal*

286 Os métodos que utilizamos para estimar a diversidade alfa demonstram tendências de
287 direcionamento da riqueza diferentes. A rarefação indicou a possibilidade de um aumento da
288 riqueza com a altitude, com um decréscimo na faixa de 800 metros. Já o estimador de riqueza
289 ACE sugere que a riqueza de espécies de anfíbios da Serra de Maranguape, poderá aumentar
290 com o incremento de altitude, sem diminuição na faixa superior. Quando levamos em conta a
291 riqueza interpolada notamos, assim como na rarefação, uma tendência de aumento da riqueza
292 com a altitude, com um decréscimo na faixa de 800 metros. O procedimento de interpolação é
293 amplamente utilizado em estudos de padrões de riqueza em gradientes altitudinais (Almeida-
294 Neto et al., 2006; McCain., 2004). Este método admite que espécies apresentam variações
295 contínuas ao longo de um gradiente, e que elas podem ocorrer em qualquer lugar dentro do
296 seus limites de distribuição (Grytnes e Vetaas.,2002).

297 Acreditamos que a riqueza interpolada pode corresponder à riqueza real da Serra de
298 Maranguape. Assim, o padrão de distribuição da riqueza para nosso estudo assemelha-se a
299 uma curva em formato de corcova, semelhantemente ao encontrado para aves andinas por
300 Rahbek (1997) e para anfíbios da Mata Atlântica por Mariotto (2014). O padrão que
301 encontramos, no entanto, difere da maior parte dos estudos, que reconhecem a existência de
302 uma diminuição da riqueza de espécies com a altitude (Terborgh., 1977; Stevens., 1992;
303 Rahbek., 1995; Almeida-Neto et al., 2006; Qian et al., 2007).

304 Os resultados que encontramos podem estar relacionados à existência de Matas
305 Úmidas (Floresta Subperenifólia Tropical Plúvio-Nebular), nas áreas mais altas da Serra, e
306 também ao aumento da umidade e sítios reprodutivos nestes locais (Vasconcelos et al., 2010).
307 Neste caso, a variação da diversidade pode estar intimamente relacionada a fatores históricos
308 e estruturais da fitofisionomia (Martin., 1958; Heyer., 1967; Fu et al., 2006).

309 Assembleias de anfíbios de ambientes elevacionais podem ter sua riqueza e
310 diversidade influenciada por vários aspectos. A declividade do terreno pode influenciar
311 negativamente assembleias de anfíbios (Goyannes-Araújo et al., 2015). Contrariamente, a
312 presença de corpos de água (Rahbek., 1995; Haddad e Prado.,2005) e vegetação (Hu et al.,
313 2011), podem afetá-las positivamente. Em nosso trabalho, as áreas com menor número de
314 espécies são as que apresentam maior declividade. Além disso, tais áreas apresentam
315 plantações de bananeiras relativamente próximas a ela, o que pode influenciar negativamente
316 a fauna de anfíbios, devido à perda de microhabitats (Lima e Cascon., 2008).

317 A área situada na faixa de 600 metros apresentou o maior número de espécies em
318 todos os métodos de estimação. Tal área detém o maior número de espécies exclusivas, e foi
319 limite superior e inferior para as demais espécies, o que pode enquadrá-la como um ecótono.
320 Áreas ecotonais são zonas de transição entre dois sistemas ecológicos contíguos, apresentando
321 organismos de cada uma das comunidades sobrepostas, e organismos que são restritos ao
322 ecótono (Holland., 1988; Risser., 1995). Heyer (1967) sugere que são estas áreas ecotonais, as
323 principais responsáveis pelo aumento do número de espécies de anfíbios em gradientes
324 altitudinais.

325 Encontramos somente três espécies que estavam distribuídas amplamente por todo o
326 gradiente elevacional. Uma boa parte das espécies foi especialista, habitando somente uma
327 cota de altitude. Este resultado assemelha-se ao encontrado por Navas (2006), e por Bernal e
328 Lynch (2008) para comunidades de anfíbios, e pode demonstrar que este é um padrão válido
329 mesmo para gradientes curtos de altitude.

330 A diversidade beta diferiu significativamente entre as cotas, e a análise de
331 agrupamento mostrou uma alta dissimilaridade entre alta e baixa altitude, influenciada
332 principalmente por espécies muito abundantes. Provavelmente, a taxa de substituição de
333 espécies (*turnover*) encontrada em nosso estudo, esteja relacionada à fitofisionomia e

334 variáveis climáticas (Scott.,1976; Hofer et al., 1999). As espécies que encontramos nas áreas
335 de baixada são espécies características de ambientes abertos com vegetação típica de
336 Caatinga, já boa parte das espécies situadas a partir de 600 metros apresenta forte caráter
337 umbrófilo.

338 Em nosso trabalho, a abundância diferiu significativamente entre as cotas de altitude, e
339 houve um pico de abundância nas cotas superiores. O incremento da altitude pode acarretar
340 um aumento da abundância de anfíbios, e este padrão já foi encontrado por muitos autores, em
341 diferentes regiões do planeta (Giaretta et al., 1999; Cortez-Fernandez., 2006; Siqueira e
342 Rocha.,2013). Scott (1976) ao estudar assembleias de anfíbios de montanhas da Costa Rica,
343 atribuiu a maior abundância de anuros em áreas mais altas, a um aumento na heterogeneidade
344 do habitat. Áreas mais heterogêneas poderiam oferecer uma ampla quantidade de refúgios
345 contra predadores, o que poderia ser uma explicação razoável para a variação de abundância
346 ao longo do gradiente (Siqueira e Rocha.,2013). Além disso, áreas mais heterogêneas
347 apresentam uma maior quantidade de locais que podem vir a ser usados como sítios
348 reprodutivos, o que pode influenciar positivamente a presença e a abundância de espécies
349 (Haddad e Prado., 2005; Vasconcelos et al., 2010).

350 De um modo geral, nossos resultados parecem sugerir que a riqueza na Serra de
351 Maranguape, está fortemente associada ao padrão fitofisionômico e climático da região.

352

353

AGRADECIMENTOS

354 À Universidade Federal do Ceará e Universidade Federal de Santa Maria pela estrutura e
355 suporte desta pesquisa. Ao CNPQ pelo financiamento do projeto “Beta-diversidade de
356 Anfíbios e Lagartos em Gradiente Altitudinal no Nordeste Brasileiro: Implicações para a
357 Conservação de Espécies Ameaçadas” (Processo PVE 401800/2013-0). O presente trabalho
358 foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior -

359 Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Ao ICMBIO (Instituto Chico Mendes de
360 Conservação da Biodiversidade) pelas licenças de coleta concedidas. J. Kilder pela
361 hospitalidade durante os trabalhos de campo.

362

363 REFERÊNCIAS

364 Almeida-Neto, M.; Machado, G.; Pinto-Da-Rocha, R.; Giaretta, A. A. (2006): Harvestman
365 (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational
366 gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *J. Biogeogr.***33**:361-
367 375.

368 Arruda, L. V. (2001): Serra de Maranguape-CE: Ecodinâmica da paisagem e implicações
369 socioambientais. Fortaleza. 162 p. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento e Meio
370 Ambiente), Universidade Federal do Ceará.

371 Bernal, M. H.; Lynch, J. D. (2008): Review and analysis of altitudinal distribution of the
372 Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*. **1826**:1-25.

373 Borges-Leite, M. J.; Rodrigues, J. F. M.; Borges-Nojosa, D. M. (2014): Herpetofauna of a
374 coastal region of northeastern Brazil. *Herpetol. Notes*. **7**:405-413.

375 Borges-Nojosa, D. M. (2007): Diversidade de Anfíbios e Répteis da Serra de Baturité, Ceará.
376 *In*: Oliveira, T. S.; Araújo, F. S. (Eds.). *Diversidade e Conservação da Biota na Serra*
377 *de Baturité, Ceará*. Fortaleza: Edições UFC. 225-247p.

378 Borges-Nojosa, D. M. (2008): *Adelophryne maranguapensis* Hoogmoed, Borges e Cascon,
379 1994. *In*: Machado, A. B. M.; Drummond, G. M.; Paglia, A. P. (Eds.). *Livro Vermelho*
380 *da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente;
381 Fundação Biodiversitas.

- 382 Borges-Nojosa, D. M.; Caramaschi, U. (2003): Composição e análise comparativa da
383 diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata)
384 dos Brejos Nordestinos. In: Leal, I.; Silva, J. M. C.; Tabarelli, M. (Eds.). Ecologia e
385 Conservação da Caatinga. Recife: UFPE, 489-540pp.
- 386 Borges-Nojosa, D. M.; Cascon, P.(2005): Herpetofauna da Área Reserva da Serra das Almas,
387 Ceará. In: Araújo, F. S.; Rodal, M. J. N.; Barbosa, M. R. V. (Eds.). Análise das
388 Variações da Biodiversidade do Bioma Caatinga. Brasília: Ministério do Meio
389 Ambiente. 243-258pp.
- 390 Borges-Nojosa, D. M.; Prado, F. M. V.; Borges-Leite, M. J.; Gurgel-Filho, N. M.; Bacalini, P.
391 (2010): Avaliação do impacto do manejo florestal sustentável na herpetofauna de duas
392 áreas de caatinga nos municípios de Caucaia e Pacajus no Estado do Ceará. In:
393 Gariglio, M. A.; Sampaio, E. V. S. B.; Cestario, L. A.; Kageyama, P. Y. (Eds.). Uso
394 Sustentável e Conservação dos Recursos Florestais da Caatinga. Brasília: Serviço
395 Florestal Brasileiro. 315-330pp.
- 396 Borges-Nojosa, D. M.; Castro, D. P.; Lima, D. C.; Bezerra, C. H.; Maciel, A.O.; Harris, D. J.
397 (2017). Expanding the known of *Caecilia tentaculata* (Amphibia: Gymnophiona) to
398 relict mountain forests in northeastern Brazil: linking Atlantic Forests to the Amazon?
399 Salamandra. **53**: 429-434.
- 400 Botero, J. I. S.; Garcez, D. S.; Cascon, P.; Lima, S. M. Q.; Brito, L. B. M.; Roberto, J. I.
401 (2014): Anfíbios e Peixes do Parque Nacional de Ubajara e Entorno. Fortaleza:
402 LABOMAR. 128pp.
- 403 Ceará(2002):. Superintendência Estadual do Meio Ambiente (SEMACE). Zoneamento
404 ambiental e plano de manejo da Área de Proteção Ambiental (APA) da Serra de
405 Maranguape (CE). Fortaleza, CE.

- 406 Cechin, S. Z.; Martins, M. (2000): Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em
407 amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Rev Braz Zool.* **17**: 729-740.
- 408 Clarke, K. R.; Warwick, R. M. (1994): *Change in Marine Communities*. Plymouth Marine
409 Laboratory, 144pp.
- 410 Colwell, R. K. (2004): User's guide to EstimateS statistical. Estimation of species richness
411 and shared species from samples. Version 7.0.0. Copyright 1994-2004. Disponível em
412 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Acessado em: 22/10/2015.
- 413 Colwell, R. K. (2013): EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species
414 from samples. Version 9.1.0. Disponível em: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>.
415 Acesso em: 20/09/2014.
- 416 Colwell, R. K.; Mao, C. X.; Chang, J. (2004): Interpolating, extrapolating, and comparing
417 incidence based species accumulation curves. *Ecology*. **85**: 2717-2727.
- 418 Corn, P. S. (1994): Straight-line drift fences and pitfall traps. In: Heyer, W. R.; Donnely, M.
419 A.; Mcdiarmid, R. W.; Hayek, L. A. C.; Foster, M. S (Eds.). *Measuring and*
420 *Monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Washington:
421 Smithsonian Institution Press. 109-117.
- 422 Cortez-Fernandez, C. (2006): Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los
423 anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrada Cotapata. *Ecol*
424 *Bolivia*. **41**:46-64.
- 425 Crump, M. L.; Scott Jr. (1994): Visual encounter surveys. *In*: Heyer, W. R. et al. (Ed.)
426 *Monitoring and measuring biological diversity: Standard methods for amphibians*.
427 Londres: Smithsonian Institution Press.
- 428 Fauth, J. E.; Crother, B. I.; Slowinski, J. B. (1989): Elevational patterns of species richness,
429 evenness and abundance of the Costa Rican leaf-litter Herpetofauna. *Biotropica*. **21**:
430 178-185.

- 431 Fernandes, A. (1998): Fitogeografia brasileira. Fortaleza: Multigraf.
- 432 Fu, C.; Hua, X.; Li, J.; Chang, Z.; Pu, Z.; Chen, J. (2006): Elevational patterns of frog species
433 richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric
434 constraints, area and climate effects. *Ecography*. **29**:919-927.
- 435 Giaretta, A. A.; Facure, K. G.; Sawaya, R. J.; Meyer, J. H. D.; Chemin, N. (1999): Diversity
436 and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: Seasonal and
437 altitudinal changes. *Biotropica*. **31**: 669-674.
- 438 Giaretta, A. A.; Sawaya, R. J.; Machado, G.; Araújo, M.S.; Facure, K.G.; Medeiros, H. F.;
439 Nunes, R. (1997): Diversity and abundance of litter frogs an altitudinal sites at Serra do
440 Japi, Southeastern Brazil. *Rev Braz Zool*. **14**: 341-346.
- 441 Gotelli, N. J.; Colwell, R. K. (2011): Estimating species richness. *In*: Magurran, A. E.; McGill,
442 B. J. (Ed.). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. New
443 York, Oxford University Press, 368pp.
- 444 Goyannes-Araújo, P.; Siqueira, C.C.; Laia, R.C.; Almeida-Santos, M.; Guedes, D. M.; Rocha,
445 C.F.D. (2015): Anuran species distribution along an elevational gradient and seasonal
446 comparisons of leaf litter frogs in an Atlantic Rainforest area of southeastern Brazil.
447 *Herpetol J*. **25**: 75-81.
- 448 Grytnes, J. A.; Vetaas, O. R. (2002): Species richness and altitude: A comparison between
449 null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal
450 gradient Nepal. *Am Nat*. **159**: 294-304.
- 451 Haddad, C. F. B.; Prado, C. P. A. (2005): Reproductive modes in frogs and their unexpected
452 diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioSci*. **55**: 207-217.
- 453 Hammer, Ø.; Harper, D. A. T.; Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics Software
454 Package for Education and Data Analysis. *Palaeont Elect*. **4**:1-9.

- 455 Herzog, S. K.; Kessler, M.; Back, K. (2005): The elevational gradient in Andean bird species
456 richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau.
457 *Ecography*.**28**:209-222.
- 458 Heyer, W. R. (1967): A Herpetofaunal Study of an Ecological Transect Through the
459 Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia*.**2**: 259-271.
- 460 Hofer, U., Bersier, L. F.; Borcard, D.(1999): Spatial organization of a Herpetofauna on an
461 elevational gradient revealed by null model tests. *Ecology*. **80**: 976-988.
- 462 Hofer, U.; Bersier, L. F.; Borcard, D. (2004): Relating niche and spatial overlap at the
463 community level. *Oikos*.**106**:366-373.
- 464 Holland, M. M (1988): SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries report
465 of a SCOPE/MAB workshop on ecótonos. *Biol Intern Special Issue*.**17**: 47-106.
- 466 Hu, J.; Xie, F.; Li, C.; Jiang, J. (2011):Elevational patterns of species richness, range and
467 body size for spiny frogs. *Plos One*.**6**: e19817.
- 468 Izecksohn, E.; Carvalho-E-Silva, S. P. (2001): Anfíbios do Município do Rio de Janeiro. Rio
469 de Janeiro. EdUFRJ.
- 470 Krebs, C. J. (2009): *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. 6th
471 ed. Benjamin Cummings, San Francisco.655 pp.
- 472 Kumar, A.; Longino, J. T.; Colwell, R. K.; O'donnell, S. (2009): Elevational patterns of
473 diversity and abundance of eusocial paper wasps (Vespidae) in Costa Rica. *Biotropica*
474 **41**: 338-346.
- 475 Legendre, P.; Legendre, L. (2012): *Numerical Ecology*. Oxford, UK, Elsevier.
- 476 Levanoni, O.; Levin, N.; Pe'er, G.; Turbé, A.; Kark, S. (2011): Can we predict butterfly
477 diversity along an elevation gradient from space? *Ecography*.**34**: 372-383.

- 478 Lima, D. C. (1999): Aspectos sistemáticos, zoogeográficos e ecológicos da Herpetofauna da
479 Serra de Maranguape, Estado do Ceará. (Monografia de Graduação). Universidade
480 Federal do Ceará.
- 481 Lima, D. C.; Cascon, P. (2008) Aspectos socioambientais e legais da bananicultura na APA
482 da Serra de Maranguape, Estado do Ceará. REDE.2: 64-79.
- 483 Lima, D. C.; Borges-Nojosa, D. M.; Cascon, P.; Cechin, S. Z. (2011): The reproductive mode
484 of *Adelophryne maranguapensis* Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994, (Anura,
485 Eleutherodactylidae) an endemic and threatened species from Atlantic Forest remnants
486 in northern Brazil. North-West J Zool.7:92-97.
- 487 Loebmann, D.; Haddad, C. F. B. (2010):Amphibians and reptiles from a highly diverse área
488 of the Caatinga domain: composition and conservation implications. Biota Neotrop.
489 10: 227-256.
- 490 Magurran, A.E (2004): Measuring Biological Diversity. Oxford: Blackwell Publishing.
491 261pp.
- 492 Mariotto, L. B. (2014): Anfíbios de um gradiente altitudinal em Mata Atlântica. Curitiba.
493 (Dissertação de Mestrado). Universidade Federal do Paraná. 180pp.
- 494 Martin, P. S. (1958): A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias Region,
495 Tamaulipas, Mexico. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of
496 Michigan, Ann Arbor, MI. 102p.
- 497 Mccain, C. M. (2004): The mid-domain effect applied to elevational gradients: species
498 richness of small mammals in Costa Rica. J Biogeo.31: 19-31.
- 499 Mendiburu, F.; Simon, R. (2015): Agricolae- Ten years of an open source statistical tool for
500 experiments in breeding, agriculture and biology. Peer J PrePrints.3: e1748.
- 501 Naniwadekar, R.; Vasudevan, K. (2007): Patterns in diversity of anurans along an elevational
502 gradient in the Western Ghats, South India. J Biogeo.34:842-853.

- 503 Navas, C. A. (2003): Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with
504 physiological ecology and evolutionary physiology. *Comp Biochem Phys A***133**:469-
505 485.
- 506 Navas, C. A. (2006): Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations:
507 Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integr Comp*
508 *Biol.* **46**: 82-91.
- 509 Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'hara, R. B.; Simpson, G. L.;
510 Solymos, P.; Stevens, M. H. H.; Wagner, H (2010): *Vegan: Community Ecology*
511 *Package*. R Package version 1.17-6. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- 512 Paciencia, M. L. B. (2008): Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata
513 Atlântica do Estado do Paraná, Brasil. São Paulo. (Tese de Doutorado). Universidade
514 de São Paulo. 230pp.
- 515 Pinto-Coelho, R. (2000): *Fundamentos em Ecologia*. Porto Alegre: Artmed.
- 516 Pontes, J. A.; Rocha, C. F. D. (2011): Os anfíbios da serapilheira da Mata Atlântica brasileira:
517 Estado atual do conhecimento. *Oecol Australis.* **15**: 750-761.
- 518 Qian, H.; Wang, X.; Wang, S.; Li, Y. (2007): Environmental determinants of amphibian and
519 reptile species richness in China. *Ecography.***30**: 471-482.
- 520 R Development Core Team .(2012): *R: A language and environment for Statistical*
521 *computing*. R foundation for Statistical Computing, Vienna,
522 Austria.<http://www.Rproject.org/>
- 523 Rahbek, C. (1995): The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?
524 *Ecography.***18**: 200-205.
- 525 Rahbek, C. (1997): The relationship among area, elevation, and regional species richness in
526 neotropical birds. *Am nat***149**: 875-902.

- 527 Ribeiro, S. C.; Roberto, I. J.; Sales, D. L.; Ávila, R. W.; Almeida, W. O. 2012. Amphibians
528 and Reptiles from the Araripe bioregion, northeastern Brazil. *Salamandra*. **48**: 133-146.
- 529 Risser, P. G. 1995. The Status of the science examining ecotones. *BioSci*. **45**: 318-325.
- 530 Rocha, C.F.D.; Vrcibradic, D.; Kiefer, M.C.; Almeida-Gomes, M.; Borges
531 Jr., V.N.T.; Carneiro, P.C.F.; Marra, R.V.; Almeida-Santos, P.; Siqueira, C.C.;
532 Goyannes-Araújo, P.; Fernandes, C.G.A.; Rubião, E.C.N. & Van Sluys, M. (2007): A
533 survey of the leaf-litter frog assembly from an Atlantic Forest area (Reserva Ecológica
534 de Guapiaçu) in Rio de Janeiro State, Brazil, with an estimate of frog densities. *T*
535 *Zool*. **20**: 99-108.
- 536 Rodrigues, M. T. (1990): Os lagartos da Floresta Atlântica brasileira: distribuição atual e
537 pretérita e suas implicações para estudos futuros. Estrutura, manejo e função. *In*:
538 Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileiros. 2. Anais. São Paulo.
539 Academia de Ciências do Estado de São Paulo. 404-410pp.
- 540 Santana, D. J.; Mângia, S.; Silveira-Filho, R. R.; Barros, L. C. S.; Andrade, I.; Napoli, M. F.;
541 Juncá, F.; Garda, A. A. (2015): Anurans from the Middle Jaguaribe River Region,
542 Ceará State, Northeastern Brazil. *B Neotrop*. **15**: 1-8.
- 543 Scott, Jr., N. J. (1976): The abundance and diversity of the Herpetofauna of tropical forest
544 litter. *Biotropica*. **8**: 41-58.
- 545 Segalla, M. V.; Caramaschi, U.; Cruz, C. A. G.; Grant, T.; Haddad, C. F. B.; Langone, J. A.;
546 Garcia, P. C. A. (2014): Brazilian Amphibians: List of Species. *Herpetol Braz*. **3**: 37-
547 48.
- 548 Siqueira, C. C.; Rocha, C.F.D. (2013): Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre
549 a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros. *Oecol Australis*. **17**:
550 282-302.

- 551 Stevens, G. C. (1992): The elevational gradient in altitudinal range: an extension of
552 Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am nat.* **140**: 893-911.
- 553 Terborgh, J. (1977): Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*.**58**:
554 1007-1019.
- 555 Vanzolini, P. E.(1981): A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation
556 of reptiles in tropical geographic isolates. *Pap Avulsos Zool.***34**: 189-204.
- 557 Vasconcelos, T. S.; Santos, T.G.; Haddad, C.F.B.; Rossa-Feres, D. C. (2010): Climatic
558 variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of
559 reproductive modes in Brazil. *J Trop Ecology*.**26**: 423-432.
- 560 Zar, J. H.(1999): *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River: Prentice Hall.

561 Tabela 1: Características gerais das unidades amostrais usadas no presente trabalho.

Cota (m)	Fisionomia e Características da vegetação	Coordenadas geográficas das cotas de altitude.
200	Floresta Caducifólia Espinhosa (Caatinga Arbórea); Vegetação típica de Caatinga, presença de muitas Cactaceae e plantas dotadas de espinhos e acúleos. A mata nativa foi parcialmente substituída por bananeiras em áreas próximas a habitações.	03°54'04.4"S 38°42'03.0"W
400	Floresta Subperenifólia Tropical Plúvio Nebular (Mata Seca); Nesta área ocorrem pequenas manchas de vegetação nativa de alto porte e pequena quantidade de bromélias. A maior parte da vegetação foi substituída por bananeiras que permeiam todos os corpos de água do local.	03°54'02.3"S 38°42'41.3"W
600	Floresta Tropical Plúvio Nebular (Mata Úmida); A vegetação é claramente modificada, e embora ocorram epífitas, as bromélias são raras. A mata nativa foi parcialmente substituída por frutíferas exóticas (jaqueiras e bananeiras), principais formadores da serapilheira.	03°54'40.0"S 038°43'09.1"W
800	Floresta Tropical Plúvio Nebular (Mata Úmida); Apresenta densa serapilheira, originária de diversas espécies arbóreas com alturas superiores a 20 m. É marcante a presença de diversas espécies de briófitas e pteridófitas, e também de palmeiras <i>Geonoma sp.</i> É também marcante a ocorrência de bromélias, sendo <i>Guzmania lingulata</i> a espécie de maior ocorrência.	03°53'46.7"S 38°43'18.1"W

562 Tabela 2: Abundância das espécies de anfíbios ao longo do gradiente de altitude da Serra de Maranguape, Ceará, Brasil. DG= Distribuição
 563 Geográfica: AD- Ampla distribuição em ambientes abertos e florestados; AA- Distribuição nas Formações Abertas Sul-Americanas; RB-
 564 Restritas aos Brejos-de-Altitude.

Táxon		Distribuição	Elevação (m)				Abundância
Família	Espécie	Geográfica	200	400	600	800	por espécie
ANURA							
Bufonidae	<i>Rhinella granulosa</i> (Spix, 1824)	AD	1	0	0	0	1
	<i>Rhinella jimi</i> (Stevaux, 2002)	AD	3	1	7	9	20
Craugastoridae	<i>Pristimantis</i> gr. <i>ramagii</i>	RB	2	3	88	332	425
Eleutherodactylid ae	<i>Adelophryne maranguapensis</i> Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994	RB	0	0	58	1050	1108
Hylidae	<i>Corythomantis greeningi</i> Boulenger, 1896	AA	0	0	0	6	6
	<i>Dendropsophus</i> aff. <i>deciens</i>	RB	0	0	182	20	202
	<i>Dendropsophus</i> gr. <i>microcephalus</i> (Cope, 1886)	AD	0	0	265	0	265
	<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	AD	0	0	314	1	315
	<i>Dendropsophus soaresi</i> (Caramaschi & Jim, 1983)	AA	0	0	5	0	5
	<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	AD	0	0	11	2	13
	<i>Phyllomedusa nordestina</i> Caramaschi, 2006	AA	0	0	103	0	103
	<i>Scinax nebulosus</i> (Spix, 1824)	AD	0	0	1	0	1

	<i>Scinax x-signatus</i> (Spix, 1824)	AD	0	0	6	0	6
	<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus, 1758)	AA	1	0	49	97	147
Leptodactylidae	<i>Adenomera</i> cf. <i>andreae</i>	RB	44	15	0	0	59
	<i>Leptodactylus macrosternum</i> Miranda-Ribeiro, 1926	AD	0	0	6	0	6
	<i>Leptodactylus mystaceus</i> (Spix, 1824)	AD	10	0	1	0	11
	<i>Leptodactylus syphax</i> Bokermann, 1969	AA	0	0	13	0	13
	<i>Leptodactylus troglodytes</i> A. Lutz, 1926	AA	3	0	1	0	4
	<i>Leptodactylus vastus</i> A. Lutz, 1930	AD	2	0	13	3	18
	<i>Physalaemus albifrons</i> (Spix, 1824)	AA	2	1	0	0	3
	<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826	AD	186	28	179	2	395
	<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)	AA	0	3	0	0	3
Microhylidae	<i>Dermatonotus muelleri</i> (Boettger, 1885)	AA	6	0	0	0	6
	<i>Elachistocleis</i> cf. <i>piauiensis</i>	AA	66	0	0	0	66
Odontophrynidae	<i>Proceratophrys cristiceps</i> (Müller, 1884 “1883”)	AA	18	3	0	0	21
	<i>Proceratophrys renalis</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)	RB	0	0	1	7	8
GYMNOPHIONA							
Caeciliidae	<i>Caecilia tentaculata</i> Linnaeus, 1758	AD	0	0	3	0	3
Siphonopidae	<i>Siphonops</i> aff. <i>paulensis</i>	RB	0	4	0	0	4
ABUNDÂNCIA TOTAL POR COTA DE ALTITUDE			344	58	1.306	1.529	3.237
NÚMERO DE ESPÉCIES OBSERVADAS POR COTA DE ALTITUDE			13	8	20	11	---

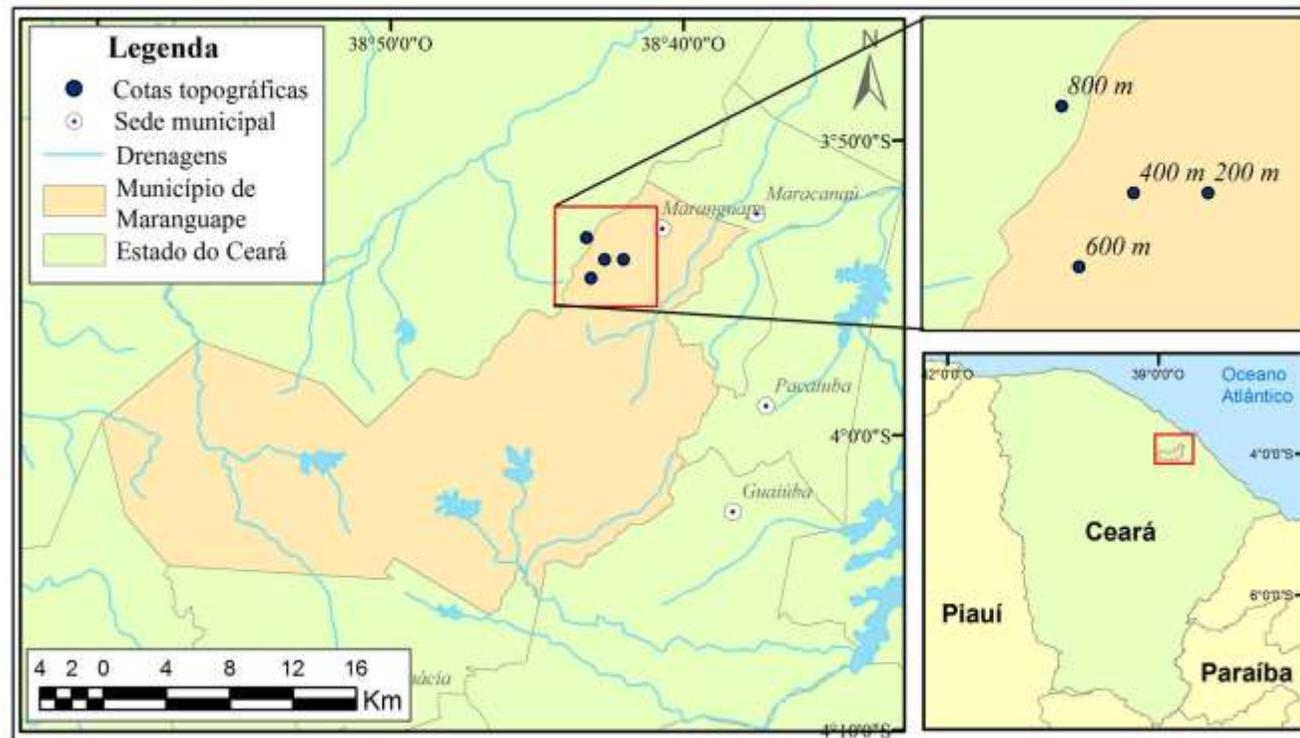
565 Tabela 3: Riqueza de espécies para quatro cotas de altitude ao longo da Serra de Maranguape.
 566 A riqueza interpolada é a riqueza em cada cota de altitude, sob a premissa de que as espécies
 567 apresentam uma distribuição contínua. A estimativa por rarefação representa o número de
 568 espécies esperado para 50 registros de indivíduos em cada uma das cotas de altitude.

Riqueza de espécies					
Cota (m)	Riqueza observada	Riqueza interpolada	Estimativa por rarefação	ACE	Número de espécies exclusivas
200	13	13	7	15	3 (10.3%)
400	8	12	8	23	1 (3.4%)
600	20	20	10	26	8 (27.5%)
800	11	11	4	28	1 (3.4%)

569 Tabela 4: Dissimilaridade média entre os grupos encontrados na análise de UPGMA para a
 570 Serra de Maranguape, tendo em conta a contribuição das espécies presentes na Assembleia.
 571 Apresentamos aqui apenas as espécies que apresentaram maior contribuição relativa na
 572 dissimilaridade, até o valor de 90% de contribuição total ser atingido. O valor de
 573 dissimilaridade foi considerado alto, dado que a dissimilaridade média global ultrapassou os
 574 70%.

Baixa altitude (200-400 m) X Alta altitude (600- 800 m)			
Dissimilaridade média global: 92.88			
Espécie	Dissimilaridade média	Contribuição (%)	Cumulativo (%)
<i>Adelophryne maranguapensis</i>	31,34	33,74	33,74
<i>Pristimantis gr. ramagii</i>	12,86	13,85	47,59
<i>Dendropsophus minutus</i>	10,75	11,57	59,16
<i>Dendropsophus gr. microcephalus</i>	8,648	9,311	68,47
<i>Dendropsophus aff. decipiens</i>	6,639	7,148	75,62
<i>Physalaemus cuvieri</i>	6,287	6,768	82,39
<i>Trachycephalus typhonius</i>	4,724	5,086	87,48
<i>Phyllomedusa nordestina</i>	3,458	3,723	91,2
<i>Elachistocleis piauiensis</i>	1,922	2,07	93,27

575



576

577 Figura 1: Mapa representando os pontos de cada cota de altitude amostrada na Serra de Maranguape, Estado do Ceará, Nordeste brasileiro. As

578 coordenadas geográficas para cada um dos pontos são dadas na tabela 1

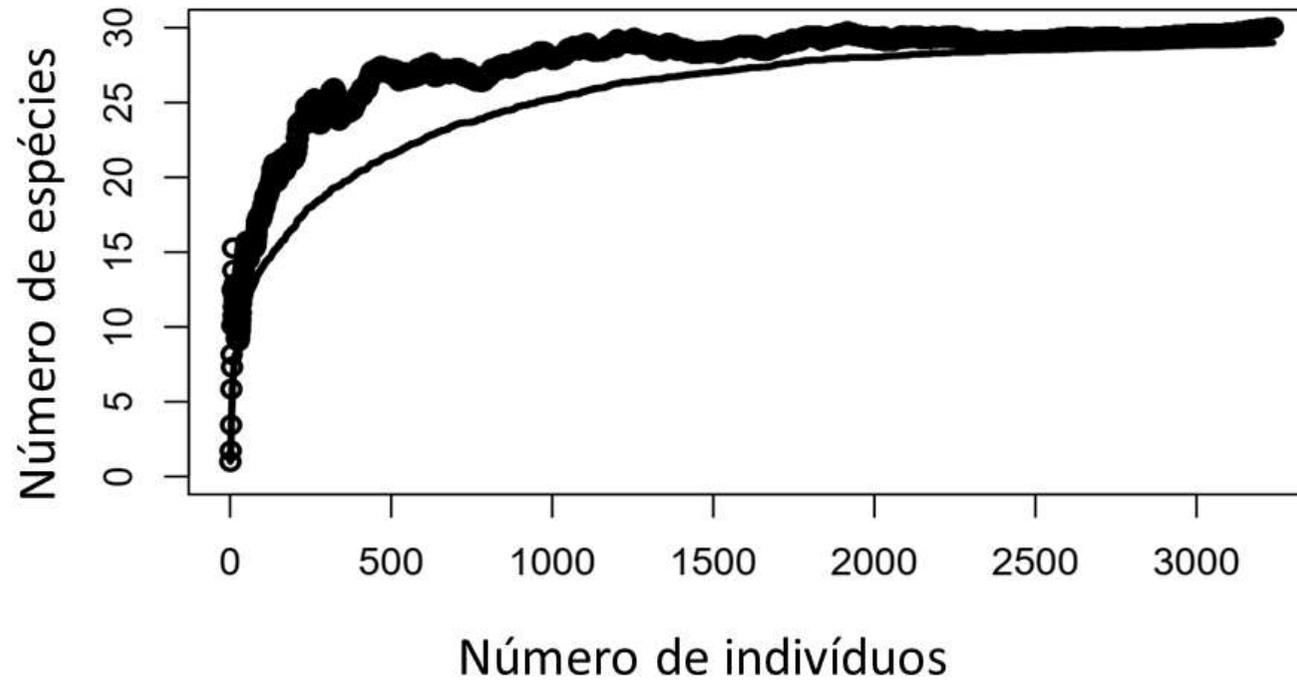


Figura 2: Curva de acumulação de espécies para os anfíbios da Serra de Maranguape, Nordeste do Brasil (período de amostragem: Abril de 2010 a Setembro de 2011; Setembro-Outubro- 2014 e Maio-2015). Linha escura representa a curva de acumulação, e os pontos representam o estimador de riqueza baseado em ACE.

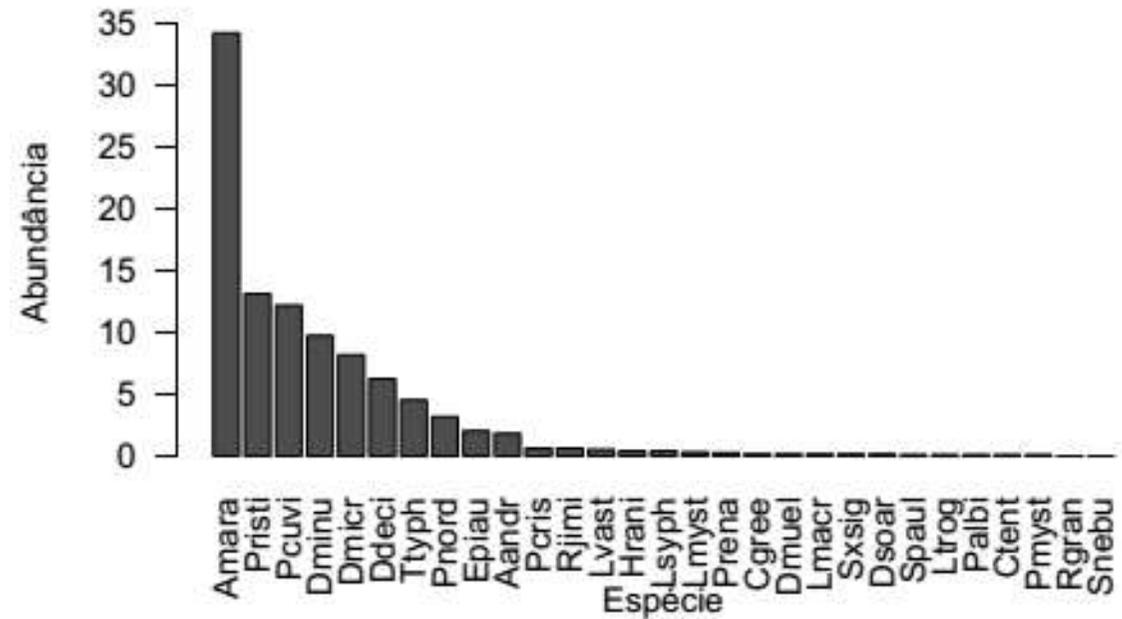


Figura 3: Abundância relativa das espécies de anfíbios encontradas na Serra de Maranguape. A Abundância relativa foi calculada pela fórmula $AR = (N_{esp} / N_T) \times 100$, em que N_{esp} corresponde ao número de indivíduos de cada espécie encontrado e N_T ao número total de indivíduos encontrados em todo o período de amostragem. A abundância relativa é expressa aqui em porcentagem (%).

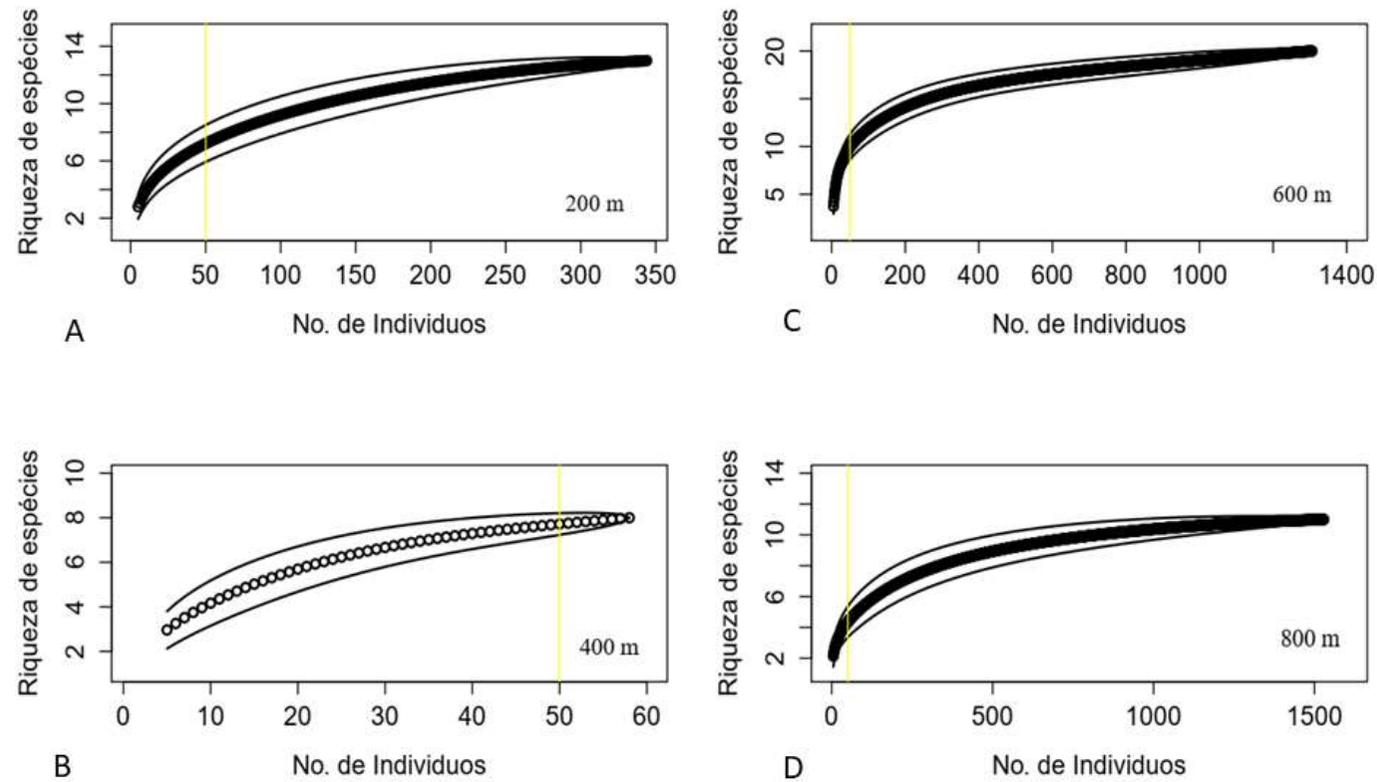


Figura 4: Curva de rarefação (Mao Tau) para as espécies de anfíbios da Serra de Maranguape (A=200 m; B= 400 m; C= 600 m; D= 800 m). O ponto de comparação (menor valor possível para comparar a riqueza entre todas as amostras) é 50 indivíduos (linhas amarelas).

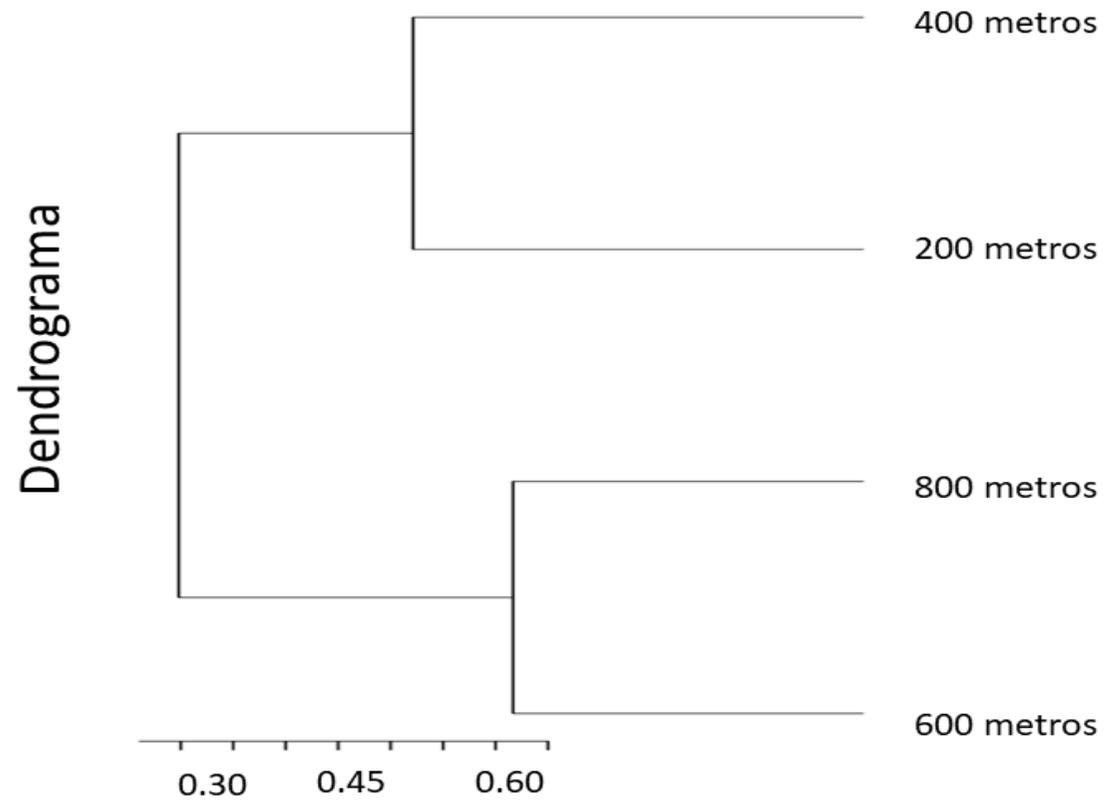


Figura 5: Estimativas de similaridade (análise de cluster) da composição de anfíbios entre as diferentes cotas de altitude da Serra de Maranguape, Estado do Ceará, Brasil. O coeficiente de correlação cofenético apresentou valor de 0.67, o que indica que os resultados encontrados no dendogramas apresentam boa representatividade.

**3 MANUSCRITO II: HERPETOFAUNA OF PROTECTED AREAS IN THE
CAATINGA VI: THE UBAJARA NATIONAL PARK, CEARÁ, BRAZIL [§]**

[§] *Aceito na revista Herpetology Notes*

**Herpetofauna of protected areas in the Caatinga VI:
the Ubajara National Park, Ceará, Brazil**

Déborah P. de Castro^{1,2,3*}, Sarah Mângia^{4,5}, Felipe de M. Magalhães⁴, David L. Röhr⁶, Felipe Camurugi⁴, Ricardo R. da Silveira-Filho^{4,7}, Margarida M. X. da Silva^{1,3}, John A. Andrade-Oliveira¹, Tiago A. de Sousa¹, Frederico G. Rodrigues França⁸, D. James Harris⁹, Adrian A. Garda^{4,6}, Diva M. Borges-Nojosa^{1,3,9}

1) Núcleo Regional de Ofiologia, Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Bloco 905, Fortaleza, Ceará 60455-760, Brazil

2) Current address: Faculdade de Educação de Itapipoca, Universidade Estadual do Ceará, Av. Monsenhor Tabosa, Itapipoca, Ceará, 62500-000, Brazil

3) Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará- UFC, Departamento de Biologia, Campus do Pici, Fortaleza, Ceará 60440-900, Brazil.

4) Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal da Paraíba- UFPB, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Cidade Universitária, João Pessoa, Paraíba 58000-000, Brazil

5) Current address: Mapinguari – Laboratório de sistemática, biogeografia e história natural de anfíbios e répteis, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, 79070-900, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil

6) Departamento de Botânica e Zoologia, Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Campus Universitário, Lagoa Nova, Natal, Rio Grande do Norte 59072-970, Brazil

7) Current address: LECOT – Laboratório de Ecologia de Transições, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado do Mato Grosso, 78690-000, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brazil

8) Centro de Ciências Aplicadas e Educação, Universidade Federal da Paraíba, Campus IV – Litoral Norte, Rua da Mangueira, Rio Tinto, Paraíba 58297-000, Brazil

9) Centro de Investigação da Biodiversidade e Recursos Genéticos, Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, Rua Padre Armando Quintas, Vairão, Vila do Conde, 4485-661, Portugal.

* Corresponding author. E-mail: deborahpraciano@gmail.com

Abstract. We present a list of amphibians and reptiles collected in Ubajara National Park, Ceará, Brazil, from April 2014–May 2015. The local herpetofauna was sampled using active searches and pitfall traps, divided into four altitudinal bands along the park. We recorded a total of 70 species, including 25 frogs, one caecilian, one amphisbaenian, two turtles, 18 lizards, and 23 snakes. The species accumulation curve reached an asymptote for amphibians, but reptiles remain underestimated. Our work is the result of a standardized study on the herpetofauna of protected areas in north-eastern Brazil. The results presented here contribute to the knowledge on the richness of protected areas in the Caatinga and can serve as a basis for future studies of populations, ecology, distribution, and environmental impact on herpetofaunal assemblages.

Keywords. Amphibians, Brejos de Altitude, Caatinga, Inventory, Northeastern Brazil, Reptiles.

Introduction

The Caatinga domain was initially considered a homogeneous landscape poor in biodiversity (Vanzolini, 1963). It is characterized by deciduous xerophytic and thorny vegetation such as cactus, shrubs, and small trees, and by a severe water deficit caused by intense and unpredictable dry seasons (Cole, 1960; Ab'Saber, 1998). However, these current environmental conditions were not permanent in the past, since the Caatinga passed through wetter climates associated with humid vegetation during the Pleistocene (Auler et al., 2004). Around 210,000 years ago, regular cycles of moister climate allowed the replacement of part of the semi-arid vegetation of the Caatinga by forests, while expansions of the Caatinga occurred during colder and drier climates (Wang et al., 2004). Currently, rainforest enclaves (called *Brejos de Altitude* in northeastern Brazil) occur in isolated areas surrounded by semi-arid Caatinga vegetation (Ab'Sáber 1977). Such remnants persist on the slopes and top of higher-altitude areas such as the Baturité, Borborema, Ibiapaba, and Araripe plateaus in northeastern Brazil.

Due to the milder climatic conditions, these relictual moist forests have a high human population density and support high levels of agricultural production (Andrade & Lins, 1964), which has reduced native vegetation to small patches at different successional stages, inserted in areas of anthropic use (Sales et al., 1998; Araújo et al., 2007). The loss and fragmentation of habitats can affect the fauna, which remains isolated in small vegetation fragments where population sizes are significantly reduced (Borges-Nojosa, 2007). In this sense, strict protection areas are an essential environmental management tool, to safeguard regions that are characterized both for their scenic beauty and the diversity of animal and plant species (Bastos, 2011). Nevertheless, only a small part of the humid mountains of north-eastern Brazil is adequately protected within strict protection areas. In Ceará State, of the nine protected

areas, only the Ubajara National Park, located in Ibiapaba Plateau, has a more rigorous level of protection (ICMBIO, 2014).

The Ibiapaba Plateau region has been the subject of some studies on reptile and amphibian assemblages in recent years (Loebmann & Haddad, 2010; Botero et al., 2014). In the herpetofaunal list from the Ibiapaba Plateau Complex, Loebmann & Haddad (2010) included fieldwork in the National Park of Ubajara, but they did not discriminate which species were found within the Park as opposed to elsewhere. Botero et al. (2014) included only amphibians of Ubajara National Park and neighbouring regions. In this study we provide a complete species list of both amphibians and reptiles for the Ubajara National Park.

Material and Methods

Study site.—Our study was conducted in the Ubajara National Park ($-3.840250^{\circ}\text{S}$, $-40.894889^{\circ}\text{W}$). The park comprises 6,288 ha and is located in the north-western portion of Ceará State on the Ibiapaba Plateau, and its perimeter crosses three municipalities, Ubajara, Tianguá, and Frecheirinha (ICMBIO, 2014; Fig. 1). Because of the proximity to the coast, rainfall is high and reaches 1400 mm annually, and average temperature ranges from 22–26°C. The region presents two distinct seasons, with most rainfall concentrated in the first six months of the year (Bezerra et al., 1997; FUNCEME, 2014). The vegetation is heterogeneous across the park. Humid forests are found at higher elevations and replaced at lower elevations by semi-deciduous tropical rainforest in sloping areas, and by an arboreal Caatinga (Thorny Deciduous Forest) in the lower areas (Souza, 1997; Figueiredo, 1997).

Data collection.—Our fieldwork lasted 84 days and was divided into four periods within 2014 and 2015, including 03–17 April (15 days), 08 May–07 June 2014 (30 days), 02–21 December 2014 (19 days), and 14 April–02 May 2015 (20 days). We installed two lines of

pitfalls traps, a total of 40, in four different elevational bands along the park (200, 400, 600, and 800 m; Fig. 2). Each pitfall array was composed of two 30l and two 60l buried buckets, arranged in a Y-formation with buckets interconnected by 5 m long plastic fences, 50 cm high (Corn, 1994; Cechin & Martins, 2000). We used buckets of different sizes to determine whether a difference in animal capture by species size or composition occurred. Stations were positioned 200 m from each other, and pitfall traps were inspected daily. We also conducted active searches with four observers, 4 h per day. Four observers actively searched for specimens by day (0900–1100 h or 1500–1700 h) and at night (1900–2100 h), in different vegetation types, preferentially at potential amphibian breeding sites.

Pitfall traps remained open during all study days, and we performed 1344 hours of active searches. Voucher specimens were euthanised with intravenous lidocaine, fixed in 10% formalin, and preserved in 70% ethanol. The number of specimens collected was under the permits of the responsible agencies (DPC SISBIO # 39073-4). Voucher material was deposited in the Coleção de Herpetologia da Universidade Federal do Ceará (CHUFC) and in the Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB-UFPB). Taxonomy follows Segalla et al., (2014) for amphibians and Costa & Bérnils (2018) for reptiles.

To evaluate sampling efficiency, we constructed species accumulation curves separately for amphibians, lizards, and the entire group of reptiles, considering individual species abundance (Gotelli & Colwell, 2001). The samples were arranged in random order by the Mao Tao method since this eliminates the effects of sampling sequence in the species accumulation curve. We used the ACE to estimate the richness of amphibians and reptiles. Species accumulation curves and richness estimates were constructed in EstimateS (version 9.1.0; Colwell, 2011).

Results and Discussion

General comments.—We recorded a total of 70 species in the study area, including 25 frogs, one caecilian, one amphisbaenian, two turtles, 18 lizards, and 23 snakes (Table 1; Figs. 3–9). In our list, some taxa present uncertainties in terms of their identification, due to some taxonomic issues (e.g., *Pristimantis* cf. *ramagii*, *Liotyphlops* cf. *ternetzi*), which may indicate the need of more detailed taxonomic revisions of the local fauna. One species was recorded for the first time, *Colobosauroides carvalhoi* in the state of Ceará.

Amphibians.—Among amphibians, Hylidae was the family with the highest richness (12 species, 46.2% of the total number of species; Table 1), followed by Leptodactylidae (eight species, 30.7%) and Bufonidae (two species, 7.7%). Other families included Craugastoridae, Eleutherodactylidae, Odontophrynidae, and Siphonopidae, with one species each. The pattern where Hylidae and Leptodactylidae are the most diverse families in local assemblages is typical in tropical regions (Vasconcelos & Rossa-Feres, 2005; Silva et al., 2008), and the predominance of hylids in forested environments has already been observed in studies from Caatinga and other domains (Arzabe, 1999; Bertolucci et al., 2007).

Previous inventories of amphibians conducted in Ubajara National Park and neighbouring areas showed similar numbers of species. Botero et al. (2014) recorded 29 species of amphibians, six of which were not found in the present study, including *Dendropsophus soaresi* (Caramaschi & Jim, 1983), *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799), *Physalaemus albifrons* (Spix, 1824), *Pleurodema diplolister* (Peters, 1870), *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885), and *Odontophrynus carvalhoi* Savage & Cei, 1965. From the 26 species of amphibians found in the present study, *Dendropsophus rubicundulus* (Reinhardt & Lütken, 1862 “1861”) had never been recorded in the area. Although Loebmann & Haddad (2010) listed this species for the Ibiapaba Plateau, the authors did not specify whether the species was recorded inside the Ubajara National Park.

The number of amphibian species found in our study represents 45.6% of the 57 amphibians registered by Roberto & Loebmann (2016) for Ceará State. The number of species found is a subsample of that known to the Ibiapaba Plateau (38 species; Loebmann & Haddad, 2010), and smaller than other relictual areas of Ceará State: Baturité (30 species; Borges-Nojosa, 2007), Chapada do Araripe (31 species; Ribeiro et al., 2012) and Maranguape (26 species; Castro, 2016). The number of species is however higher than recorded for other areas of Caatinga *stricto sensu*, including Serra das Almas (22 species; Borges-Nojosa & Cascon, 2005), Vale do Jaguaribe (19 species; Santana et al., 2015), Itapipoca (19 species; Castro et al., 2018) and also coastal regions, including Caucaia (20 species; Borges-Nojosa et al., 2010) and São Gonçalo do Amarante (23 species; Borges-Leite et al., 2014). None of the amphibian species recorded in this study is listed in the Brazilian List of Threatened Species or IUCN Red List (Brasil, 2014; IUCN, 2014).

Two-thirds of the species captured during this study (65.3%; Table 1) are widely distributed in the Caatinga and occur in more than one ecological domain (e.g., *Rhinella granulosa*, *Dendropsophus minutus*, *Hypsiboas raniceps*, and *Leptodactylus vastus*). A predominance of these species has been observed in other studies of amphibian assemblages in the Caatinga (e.g., Arzabe, 1999; Ribeiro et al., 2012; Borges-Leite et al., 2014; Santana et al., 2015). Four species present distributions restricted to the relictual moist forests of the Ceará State, namely *Adelophryne baturitensis*, *Adenomera* aff. *andreae*, *Pristimantis* cf. *ramagii*, and *Siphonops* aff. *paulensis* (Roberto & Loebmann, 2016).

Reptiles.—We recorded a total of 44 species of reptiles in 36 genera and 21 families (Table 1). The number of reptiles found in Ubajara National Park represents 34.9% of the 126 species of reptiles registered by Roberto & Loebmann (2016) for Ceará State. This number is a subsample of that found in all the Ibiapaba Plateau (84 species; Loebmann & Haddad, 2010), and also lower than other relictual environments of Ceará State, including Baturité (58

species; Borges-Nojosa, 2007) and Araripe Plateau (78 species; Ribeiro et al., 2012). However, species richness was similar to areas of Caatinga *stricto sensu* in Ceará State, including Serra das Almas (37 species; Borges-Nojosa & Cascon, 2005), as well as in coastal regions, including Caucaia (30 species; Borges-Nojosa et al., 2010) and São Gonçalo do Amarante (37 species; Borges-Leite et al., 2014).

Most reptile species in Ubajara National Park (56.8%; Table 1) are widely distributed (e.g., *Amphisbaena alba*, *Hemidactylus agrius*, *Iguana iguana*, *Boa constrictor*), whereas 15 species (34%; Table 1) depend on forested environments with relictual distributions (e.g., *Norops fuscoauratus*, *Sibon nebulatus*). We observed species that occur in the Atlantic Forest, Amazon, and Cerrado, and which are also found in the Caatinga's relictual moist forests, such as *Colobosaura modesta*, *Copeoglossum nigropunctatum*, *Enyalius bibronii* and *Stenolepis ridleyi* (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003; Borges-Nojosa & Cascon, 2005). None of the species listed herein are listed in the Brazilian List of Threatened Species or IUCN Red List (Brasil 2014; IUCN 2014).

We collected 23 snake species belonging to six families. Colubridae was the most diverse, with 16 species (69.5% of the total number), followed by Viperidae and Elapidae (two species each, 8.6%). Other families include Anomalepididae, Boidae, and Typhlopidae with one species each (Table 1). A large number of colubrid snakes have also been reported in several studies in the Caatinga domain (Loebmann & Haddad, 2010; Souza et al., 2010; Pantoja & Fraga, 2012; Garda et al., 2013; Cavalcanti et al., 2014).

Among lizards, Gymnophthalmidae had the highest species richness (five species, 27.7% of the total), followed by Teiidae (three, 16.6%) and Gekkonidae and Tropiduidae (two species each, 11.1%). Other families include Dactyloidae, Iguanidae, Leiosauridae, Mabuyidae, Phyllodactylidae, and Sphaerodactylidae, with one species each. The pattern of higher numbers of lizard species recorded for Gymnophthalmidae and Teiidae is common in

South America's forested environments (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003; Ilha & Dixo, 2010; Prudente et al., 2013; Oliveira et al., 2014). A large number of species found here have a disjunct distribution, also occurring in other Brazilian forested environments (e.g., *Colobosaura modesta*, *Copeoglossum nigropunctatum*, *Stenolepis ridleyii*; Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003).

Overall diversity.—The species accumulation curve for amphibians appears to stabilize around 1000 individuals sampled, and the estimator showed that the number of captured species may correspond to the real richness and that the area was well sampled (Fig. 10). The species accumulation curve for lizards demonstrates a tendency to stabilize, and the estimator indicates the probable addition of only one species to the assemblage (Fig. 10).

In contrast, the species accumulation curve for reptiles appears not to have stabilized yet, and the estimator suggests that addition of at least 12 species to the assemblage (Figure 10) is likely. Magurran (2004) drew attention to the fact that in tropical regions species accumulation curves rarely stabilize, and Zuchim et al. (2007) suggested that even studies with small sample sizes where curves have not stabilized may nevertheless represent the diversity of an assemblage.

The Ibiapaba Plateau region where Ubajara National Park is located was classified as an area of extreme biological importance by Tabarelli & Silva (2003). Our work is the result of a standardized study on the herpetofauna of the north-eastern Brazilian protected areas (Garda et al., 2013; Cavalcanti et al., 2014; Pedrosa et al., 2014; Magalhães et al., 2015). The results presented here contribute to the knowledge on the richness of Caatinga Protected areas, and serve as a basis for future studies of populations, ecology, distribution, and environmental impacts on assemblages of herpetofauna in these areas.

Acknowledgements. We thank the staff of Ubajara National Park for logistic support. CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) provided funding in

the form of Ph.D. scholarships to DPC, RRSF and SM- Finance Code 001. This work was only possible because of funding from CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) / ICMBIO (Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade) to AAG under the topic *Representatividade da Herpetofauna em Unidades de Conservação da Caatinga: Diversidade, Filogeografia e Relações com Biomas não Florestais Brasileiros* (Processo #552031/2011-9), and from CNPQ to DMBN under the topic *Beta-diversidade de Anfíbios e Lagartos em Gradiente Altitudinal no Nordeste Brasileiro: Implicações para a Conservação de Espécies Ameaçadas* (Processo PVE 401800/2013-0). We thank Castiele H. Bezerra, Lucas M. Silva, Igor J. Roberto, and Ingrid Andrade for yielding some of the photographs used in this paper.

References

- Ab'Sáber, A.N. (1977): Potencialidades Paisagísticas Brasileiras, Universidade de São Paulo, Instituto de Geografia, Brazil.
- Ab'Saber, A.N. (1998): Participação das depressões periféricas e superfícies aplainadas na compartimentação do Planalto Brasileiro. *Revista do Instituto Geológico, São Paulo* **19**:51–69.
- Andrade, G.O., Lins, R.C. (1964): Introdução ao estudo dos “Brejos” pernambucanos. *Arquivos do Instituto de Ciências e Tecnologia* **2**: 21–34.
- Araújo, F.S, Gomes, V.S, Silveira, A.P, Figueiredo, M.A, Oliveira, R.S, Bruno, M.M.A, Lima-Verde, L.W, Silva, E.F, Otutumi, A.T, Ribeiro, K.A (2007): Efeito da variação topoclimática e estrutura da vegetação da Serra de Baturité, Ceará. *In: Oliveira, T.S, Araújo, F.S (Eds.). Diversidade e Conservação da Biota na Serra de Baturité, Ceará. Fortaleza: Edições UFC. 75-162pp.*

- Arzabe, C (1999): Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. – *Revista Brasileira de Zoologia* **3**: 851-864.
- Auler, A.S., X. Wang, R.L. Edwards, H. Cheng, P.S. Cristalli, P.L. Smart, D.A. Richards. (2004): Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science*. 19:693–701.
- Bastos, F.H (2011): Serra de Baturité: Uma visão Integrada das Questões Ambientais. – Fortaleza, Expressão Gráfica e Editora. 248pp.
- Bertolucci, J, Brassaloti, R.A, Ribeiro J.R, Faria, M.V.N.V, Sawakuchi, H.O (2007): Composição de espécies e similaridades entre taxocenoses de anuros de áreas florestais do Sudeste do Brasil. *Scientia Agricola* **64**: 364-374.
- Bezerra, E.C, Bezerra, J.E.G, Mendes, M.F.S (1997): Precipitações.- *In: IPLANCE (Ed.) Atlas do Ceará*. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza. 23pp.
- Borges-Leite, M.J, Rodrigues, J.F.M, Borges-Nojosa, D.M (2014): Herpetofauna of a coastal region of northeastern Brazil. *Herpetology Notes* **7**: 405-413.
- Borges-Nojosa, D.M (2007): Diversidade de Anfíbios e Répteis da Serra de Baturité, Ceará. - *In: Oliveira, T.S, Araújo, F.S (Eds.). Diversidade e Conservação da Biotas na Serra de Baturité, Ceará, Fortaleza, Edições UFC, 225-247pp.*
- Borges-Nojosa, D.M, Caramaschi, U (2003): Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos Brejos Nordestinos. *In: Leal, I, Silva, J.M.C, Tabarelli, M (Eds.). Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife, UFPE, 489-540pp.
- Borges-Nojosa, D.M, Cascon, P (2005): Herpetofauna da Área Reserva da Serra das Almas, Ceará. - *In: Araújo, F.S, Rodal, M.J.N, Barbosa, M.R.V (Eds.). Análise das Variações*

da Biodiversidade do Bioma Caatinga. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 243-258pp.

Borges-Nojosa, D.M, Prado, F.M.V, Borges-Leite, M.J, Gurgel-Filho, N.M, Bacalini, P (2010): Avaliação do impacto do manejo florestal sustentável na herpetofauna de duas áreas de caatinga nos municípios de Caucaia e Pacajus no Estado do Ceará. *In:* Gariglio, M.A, Sampaio, E.V.S.B, Cestario, L.A, Kageyama, P.Y (Eds.). *Uso Sustentável e Conservação dos Recursos Florestais da Caatinga*, Brasília, Serviço Florestal Brasileiro. 315-330pp.

Botero, J.I.S, Garcez, D.S, Cascon, P, Lima, S.M.Q, Brito, L.B.M, Roberto, J.I (2014): Anfíbios e Peixes do Parque Nacional de Ubajara e Entorno, Fortaleza, LABOMAR. 128pp.

Brasil. Ministério Do Meio Ambiente. Instituto Chico Mendes De Conservação Da Biodiversidade. (2014): Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção. *Diário Oficial da União*. 245: 121-126.

Castro, D. P, Rodrigues, J.F.M, Lima, D.C, Borges-Nojosa, D.M. (2018): Composition and diversity of anurans from rock outcrops in the Caatinga Biome, Brazil. *Herpetology Notes*. **11**: 189-195.

Cavalcanti, L.B.Q, Costa, T.B, Colli, G.R, Costa, G.C, Franca, F.G, Mesquita, D.O, Palmeira, C.N.S, Pelegrin, N, Soares, A.H.B, Tucker, D. Garda, A.A (2014). Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park. *Check List* **10**:18-27.

Cechin, S.Z, Martins, M (2000): Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **17**: 729-740.

Cole, M.M. (1960): Cerrado, caatinga and pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. *Geographical Journal* 126:168–179.

- Colwell, R.K (2011): EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.1.0. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Corn, P.S (1994): Straight-line drift fences and pitfall traps. - *In*: Heyer, W.R, Donnely, M.A, McDiarmid, R.W, Hayek, L.A.C, Foster, M.S (Eds.). Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Washington: Smithsonian Institution Press, 109-117.
- Costa, H.C, Bérnils, R.S (2018): Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies Herpetologia Brasileira **8**: 11-48.
- Figueiredo, M.A (1997): Unidades Fitoecológicas. *In*: IPLANCE (Ed.). Atlas do Estado do Ceará. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza. 28-29pp.
- Funceme (2014): Gráficos de chuvas dos postos pluviométricos. Available in: www.funceme.br/areas/monitoramento/grafico-de-chuvas-dos-postos-pluviometricos.
Access in: 01th march 2014.
- Garda, A.A, Costa, T.B, Santos-Silva, C.R, Mesquita, D.O, Faria, R.G, Conceição, B.M, Silva, I.R.S, Ferreira, A.S, Rocha, S.M, Palmeira, C.N.S, Ferrari, S.F, Torquato, S (2013): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). Check List (São Paulo. Online) **9**: 405-414.
- Gotelli, N.J, Colwell, R.K (2001): Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. Ecological Letters **4**: 379-391.
- ICMBIO (2014): Plano de Manejo: Parque Nacional de Ubajara. Available in: <http://www.icmbio.gov.br/parnaubajara/planos-de-manejo>. Access in: 30th June 2015.
- Ilha, P, Dixo, M (2010): Anurans and lizards, Rio Preto da Eva, Amazonas, Brazil. CheckList **6**: 17-21.

- IUCN- International Union For Conservation Of Nature. (2014): IUCN Red List of Threatened Species. - Available at: <http://www.iucn.org/> Last accessed on 15 May 2015.
- Loebmann, D, Haddad, C.F.B (2010): Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. *Biota Neotropica* **10**: 227-256.
- Magalhães, F.M, Laranjeiras, D.O, Costa, T.B, Juncá, F.A, Mesquita, D.O, Röhr, D.L, Silva, W.P, Vieira, G.H.C, Garda, A.A (2015): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga IV: Chapada Diamantina National Park, Bahia, Brazil. *Herpetology Notes* **8**: 243-261.
- Magurran, A.E (2004): *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing. 261pp.
- Oliveira, D.P, Souza S.M, Frazão, L, Almeida, A.P, Hrbek, T (2014): Lizards from central Jatapú River, Amazonas, Brazil. *CheckList* **10**: 46-53.
- Pantoja, D.L, Fraga, R, (2012): Herpetofauna of the Reserva Extrativista do Rio Gregório, Juruá Basin, southwest Amazonia, Brazil. *CheckList* **8**: 360-374.
- Pedrosa, I.M.M.C, Costa, T.B, Faria, R.G, Franca, F.G.R, Laranjeiras, D.O, Pereira, T.C.S.O, Palmeira, C.N.S, Torquato, S, Vieira, G.H.C, Mott, T, Garda, A.A (2014): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica* **14**: 1-12.
- Prudente, A.L.C, Magalhães, F, Menks, A, Sarmiento, J.F.M (2013): Checklist of lizards of the Juruti, state of Pará, Brazil. *Check List* **9**: 42-50.
- Ribeiro, S.C, Roberto, I.J, Sales, D.L, Ávila, R.W, Almeida, W.O (2012): Amphibians and Reptiles from the Araripe bioregion, northeastern Brazil. – *Salamandra* **48**: 133-146.

- Roberto, I.J, Loebmann, D (2016): Composition, distribution patterns, and conservation priority areas for the Herpetofauna of the state of Ceará, northeastern Brazil. *Salamandra* **52**: 134-152.
- Sales, M.F, Mayo, S, Rodal, M.J.N (1998): Plantas Vasculares das Florestas Serranas de Pernambuco: um checklist da flora ameaçada dos Brejos de Altitude. Recife: UFRPE. 130pp.
- Santana, D.J, Mângia, S, Silveira-Filho, R.R, Barros, L.C.S, Andrade, I, Napoli, M.F, Juncá, F, Garda, A.A (2015): Anurans from the Middle Jaguaribe River region, Ceará State, Northeastern Brazil. *Biota Neotropica* **15**: 1-8.
- Segalla, M.V, Caramaschi, U, Cruz, C.A.G, Grant, T, Haddad, C.F.B, Langone, J.Á, Garcia, P.C.A (2014): Brazilian Amphibians: List of Species. *Herpetologia Brasileira* **3**: 37-48.
- Silva, H.R, Carvalho, A.L,G, Bittencourt-Silva, G.B (2008) Frogs of Marambaia: a naturally isolated restinga and Atlantic Florest remant of southeastern Brazil. *Biota Neotropica* **8**: 167-174.
- Souza, M.J.N. (1997): Geomorfologia. - *In*: IPLANCE (Ed). Atlas do Ceará. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza. 18-19pp.
- Souza, F.L, Uetanabaro, M, Landgraf-Filho, P, Piatti, L, Prado, C.P.A (2010): Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *CheckList* **6**: 470-475.
- Tabarelli, M., Silva, J.M.C. (2003): Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. *In*: Leal, I.R., Silva, J.M.C., Tabarelli, M. Ecologia e Conservação da Caatinga. EDUFPE, 806p.
- Vanzolini, P.E. (1963): Problemas faunísticos do Cerrado. *In*: *Simpósio Sobre o Cerrado* (ed. M.G. Ferri), pp. 267–280. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Vasconcelos, T.S, Rossa-Feres, D.C (2005): Spatial and temporal distribution, and diversity of anurans (Amphibia, Anura) in Nova Itapirema, Northeastern São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, **5**.
- Wang, X.F., A.S. Auler, R.L Edwards, H. Cheng, P.S. Cristalli, P.L. Smart, D.A. Richards, C.C. Shen. 2004. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature*. 432:740e743.

Table 1. List of amphibians and reptiles recorded at Ubajara National Park, Ceará State, north-eastern Brazil. The Geographic Distribution column differentiates species by habitat types, including Caatinga (RC), forest (FL), those in more than on biome (WB); species with unknown distribution (UD) * new records of species not registered in previous studies.

**Alien species

Family	Species	Geographic Distribution
Frogs (n = 25)		
Bufonidae	<i>Rhinella granulosa</i> (Spix, 1824)	WB
	<i>Rhinella jimi</i> (Stevaux, 2002)	WB
Craugastoridae	<i>Pristimantis</i> sp. (cf. <i>ramagii</i>)	FL
Eleutherodactylidae	<i>Adelophryne baturitensis</i> Hoogmoed et al., 1994	FL
Hylidae	<i>Corythomantis greeningi</i> Boulenger, 1896	RC
	<i>Dendropsophus minusculus</i> (Rivero, 1971)	UD
	<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)	WB
	<i>Dendropsophus nanus</i> (Boulenger, 1889)	WB
	<i>Dendropsophus rubicundulus</i> (Reinhardt & Lütken, 1862)	WB
	<i>Hypsiboas multifasciatus</i> (Günther, 1859)	WB
	<i>Hypsiboas raniceps</i> Cope, 1862	WB
	<i>Phyllomedusa nordestina</i> Caramaschi, 2006	RC
	<i>Scinax nebulosus</i> (Spix, 1824)	WB
	<i>Scinax</i> cf. <i>ruber</i>	UD
	<i>Scinax x-signatus</i> (Spix, 1824)	WB
	<i>Trachycephalus typhonius</i> (Linnaeus, 1758)	WB
	Leptodactylidae	<i>Adenomera</i> cf. <i>andreae</i>
<i>Leptodactylus macrosternum</i> Miranda Ribeiro, 1926		WB
<i>Leptodactylus mystaceus</i> (Spix, 1824)		WB
<i>Leptodactylus</i> cf. <i>siphax</i>		UD
<i>Leptodactylus troglodytes</i> A. Lutz, 1926		WB
<i>Leptodactylus vastus</i> A. Lutz, 1930		WB
<i>Physalaemus cuvieri</i> Fitzinger, 1826		WB
Odontophrynidae	<i>Pseudopaludicola mystacalis</i> (Cope, 1887)	WB
	<i>Proceratophrys cristiceps</i> (Muller, 1883)	WB
Caecilians (n=1)		
Siphonopidae	<i>Siphonops</i> aff. <i>paulensis</i>	FL
Amphisbaenian (n=1)		

Amphisbaenidae	<i>Amphisbaena alba</i> Linnaeus, 1758	WB
Lizards (n = 18)		
Dactyloidae	<i>Norops fuscoauratus</i> d'Orbigny, 1837	FL
Gekkonidae	<i>Hemidactylus agrius</i> Vanzolini, 1978	WB
	<i>Hemidactylus mabouia</i> (Moreau de Jonnès, 1818)**	WB
Gymnophthalmidae	<i>Colobosaura modesta</i> (Reinhardt & Lütken, 1862)	FL
	<i>Colobosauroides cearensis</i> Cunha, Lima-Verde & Lima, 1991	RC; FL
	<i>Colobosauroides carvalhoi</i> Soares & Caramaschi, 1998	WB
	<i>Micrablepharus maximiliani</i> (Reinhardt & Lütken, 1862)	WB
	<i>Stenolepis ridleyi</i> Boulenger, 1887	FL
Iguanidae	<i>Iguana iguana</i> (Linnaeus, 1758)	WB
Leiosauridae	<i>Enyalius bibronii</i> Boulenger, 1885	FL
Phyllodactylidae	<i>Phyllopezus pollicaris</i> (Spix, 1825)	RC
Sphaerodactylidae	<i>Coleodactylus meridionalis</i> (Boulenger, 1888)	FL
Scincidae	<i>Copeoglossum nigropunctatum</i> (Spix, 1825)	FL
Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i> (Linnaeus, 1758)	WB
	<i>Ameivula ocellifera</i> (Spix, 1825)	WB
	<i>Salvator merianae</i> (Duméril & Bibron, 1839)	WB
Tropiduridae	<i>Tropidurus hispidus</i> (Spix, 1825)	WB
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> (Spix, 1825)	RC
Snakes (n=23)		
Anomalepididae	<i>Liotyphlops cf. ternetzii</i>	FL
Boidae	<i>Boa constrictor</i> Linnaeus, 1758	WB
	<i>Chironius flavolineatus</i> (Boettger, 1885)	WB
	<i>Drymarchon corais</i> Boie, 1827	WB
	<i>Spilotes pullatus</i> (Linnaeus, 1758)	WB
	<i>Tantilla melanocephala</i> (Linnaeus, 1758)	WB
	<i>Erythrolamprus reginae</i> (Wagler & Spix, 1824)	FL
	<i>Erythrolamprus</i> sp.	UD
Colubridae	<i>Lygophis dilepis</i> Cope, 1862	WB
	<i>Oxyrhopus guibei</i> Hoge & Romano, 1978	FL
	<i>Oxyrhopus trigeminus</i> Duméril et al., 1854	WB
	<i>Philodryas nattereri</i> Steindachner, 1870	WB
	<i>Philodryas olfersii</i> (Liechtenstein, 1823)	WB
	<i>Pseudoboa nigra</i> (Duméril et al., 1854)	WB
	<i>Sibon nebulatus</i> (Linnaeus, 1758)	FL
	<i>Taeniophallus affinis</i> (Günther, 1858)	FL
	<i>Taeniophallus occipitalis</i> (Jan, 1863)	WB

	<i>Xenopholis undulatus</i> (Jensen, 1900)	FL
Elapidae	<i>Micrurus</i> aff. <i>Ibiboboca</i>	WB
	<i>Micrurus lemniscatus</i> (Linnaeus, 1758)	WB
Typhlopidae	<i>Amerotyphlops brongersmianus</i> Vanzolini, 1976	FL
Viperidae	<i>Bothrops</i> cf. <i>atrox</i>	FL
	<i>Bothrops erythromelas</i> Amaral, 1923	WB
Turtles (n=2)		
Chelidae	<i>Mesoclemmys tuberculata</i> (Lüderwaldt, 1926)	WB
Testudinidae	<i>Chelonoidis carbonaria</i> (Spix, 1824)	WB

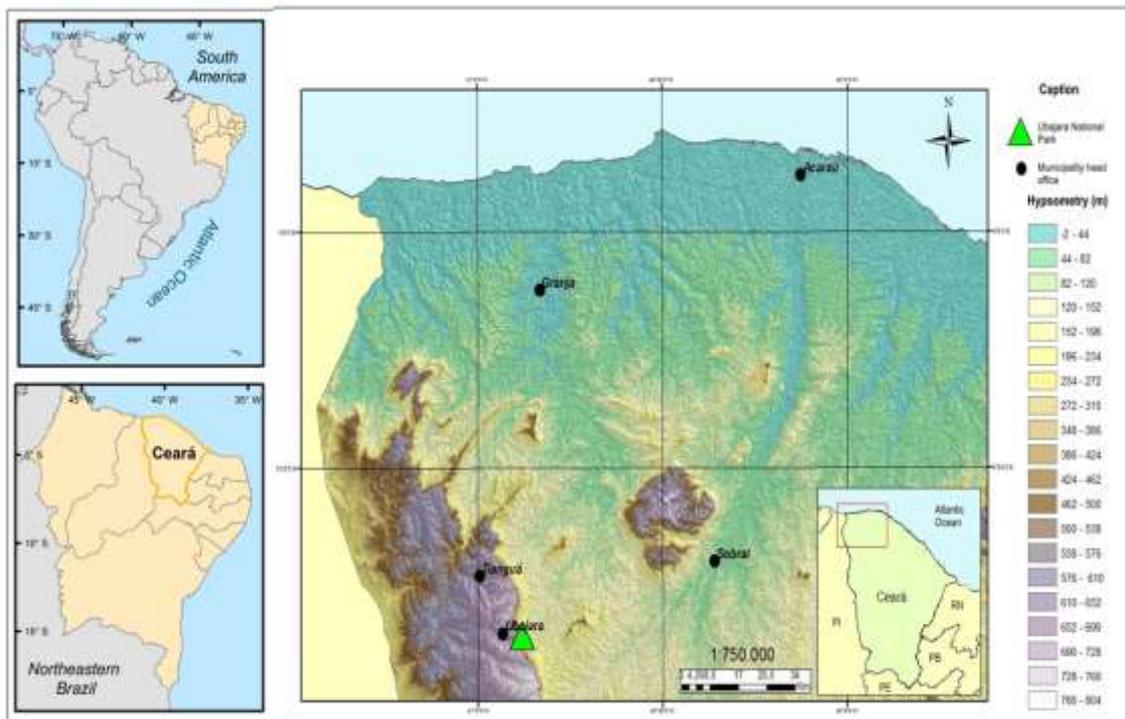


Figure 1. Location of Ubajara National Park, Ceará State, Brazil (green triangle).



Figure 2. Habitat at four different elevational sampling points in Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. Elevations are 200 m (A), 400 m (B), 600 m (C), and 800 m (D). Photographs by Castro, D.P.

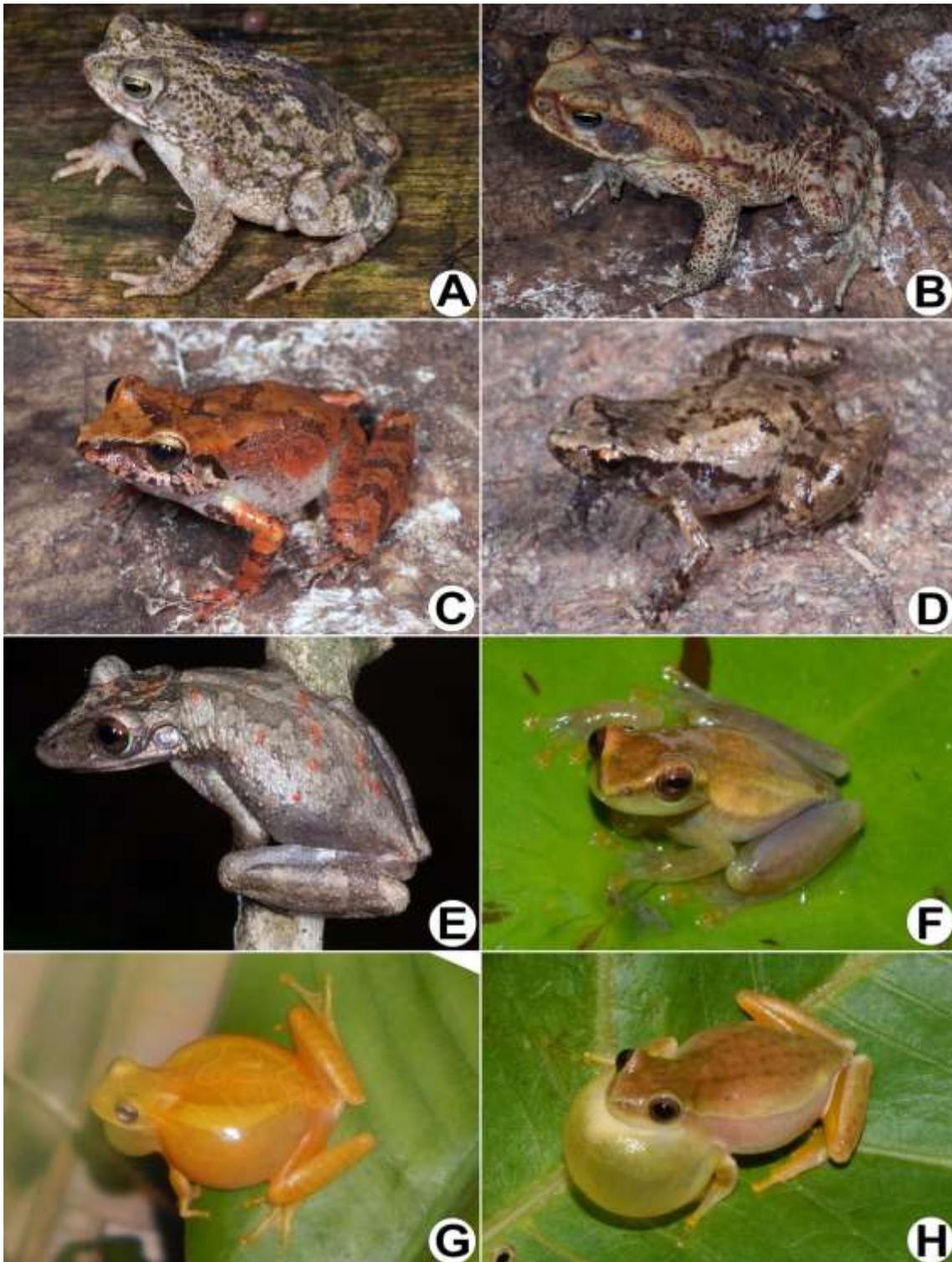


Figure 3. Representative frogs from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Rhinella granulosa*. (B) *R. jimi*. (C) *Pristimantis* cf. *ramagii*. (D) *Adelophryne baturitensis*. (E) *Corythomantis greeningi* (F) *Dendropsophus minusculus*. (G) *D. minutus*. (H) *D. nanus*. Photographs by Castro, D.P., Garda, A.A., Magalhães, F.M., da Silveira-Filho, R.R., Mângia, S., and Silva, L.M.

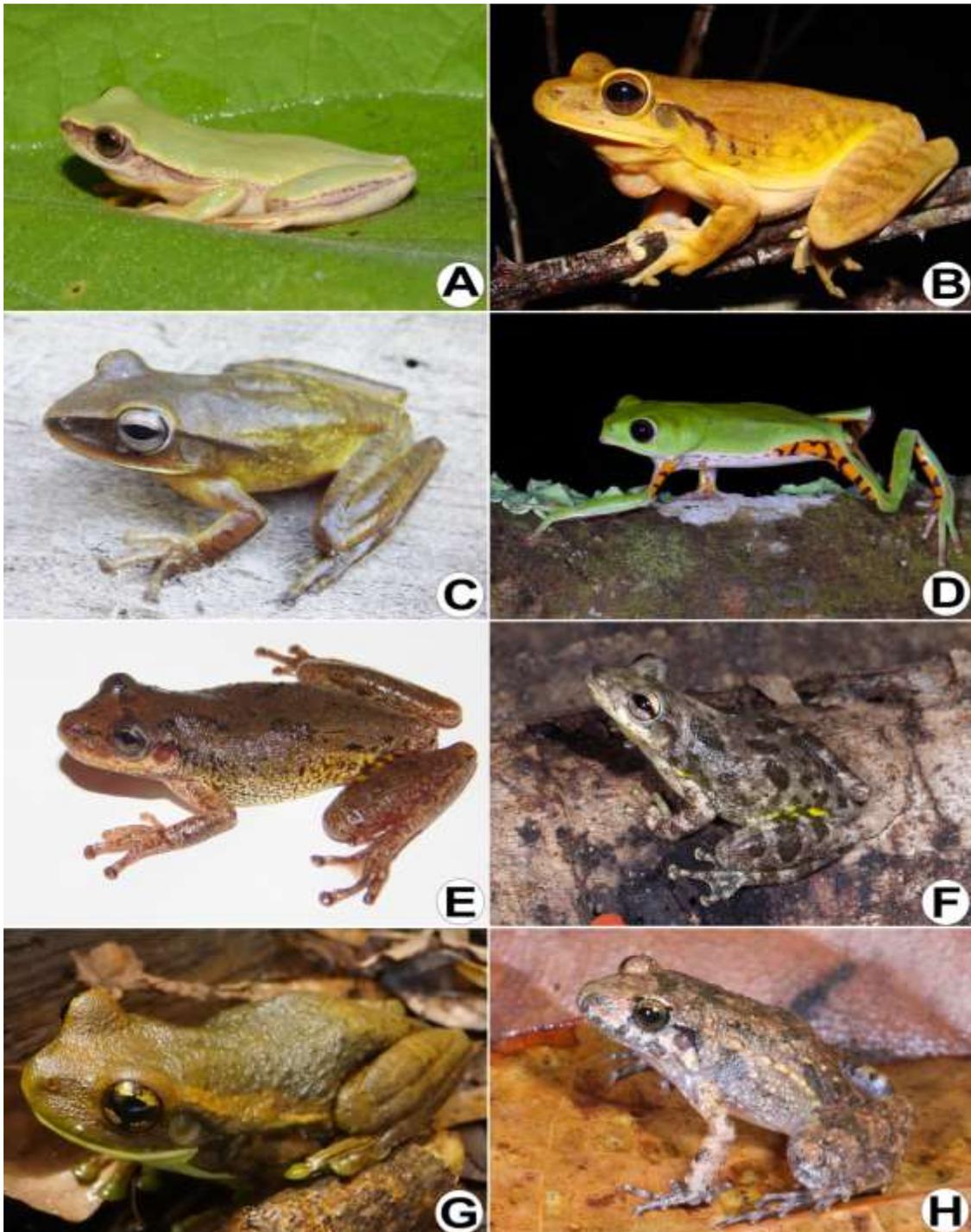


Figure 4. Additional frogs from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Dendropsophus rubincundulus*. (B) *Hypsiboas raniceps*. (C) *H. multifasciatus*. (D) *Phyllomedusa nordestina*. (E) *Scinax* cf. *ruber*. (F) *S. x-signatus*. (G) *Trachycephalus typhoni*. (H) *Adenomera* cf. *andreae*. Photos Castro, D.P., Garda, A.A., Magalhães, F.M., da Silveira-Filho, R.R., Mângia, S., and Silva, L.M.

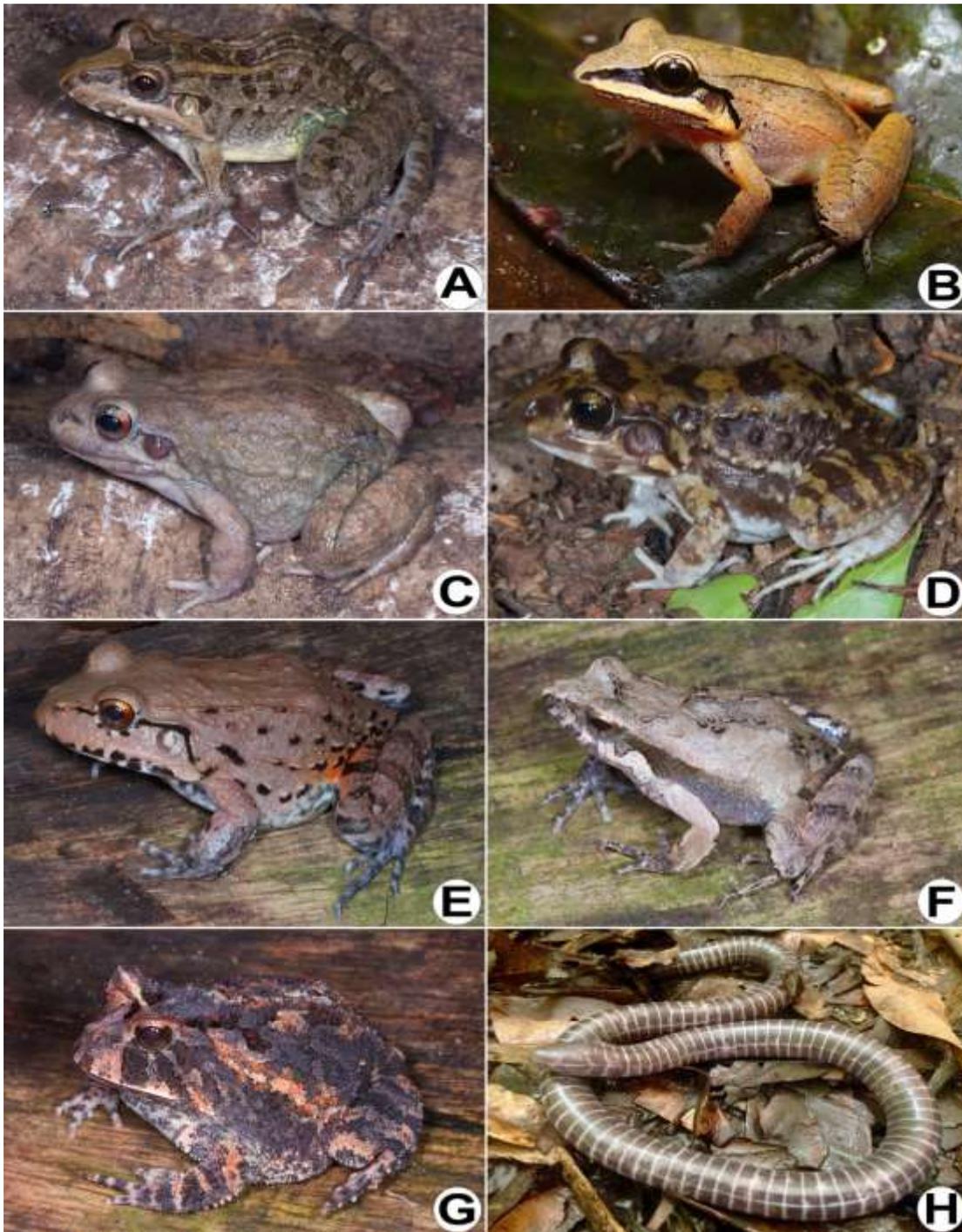


Figure 5. The third series of representative frogs and one caecilian from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Leptodactylus macrosternum*. (B) *L. mystaceus*. (C) *Leptodactylus* cf. *siphax*. (D) *L. troglodytes*. (E) *L. vastus*. (F) *Physalaemus cuvieri*. (G) *Proceratophrys cristiceps*. (H) *Siphonops* aff. *paulensis*. Photographs by Garda, A.A., Magalhães, F.M., and da Silveira-Filho, R.R.

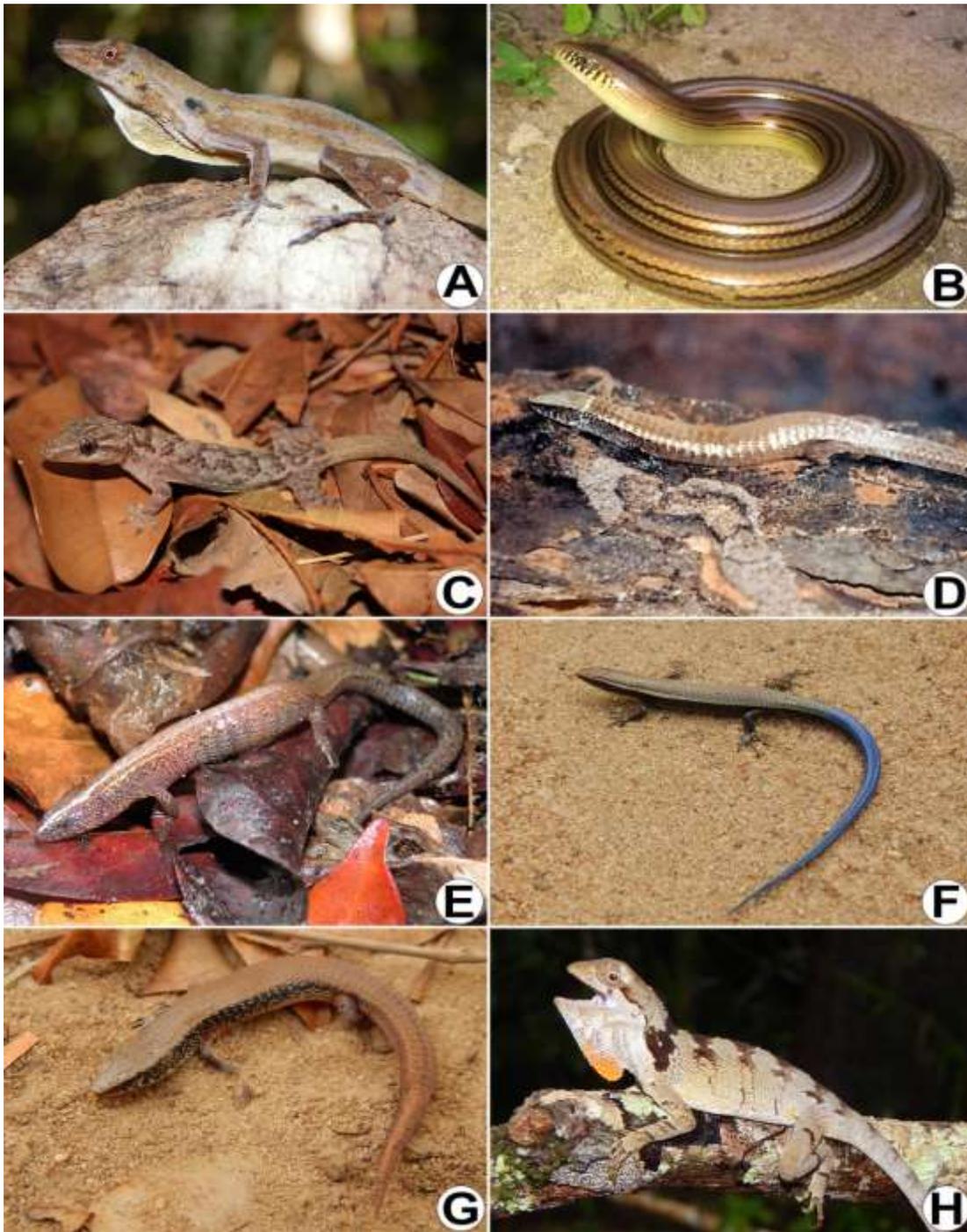


Figure 6. Representative lizards recorded in Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Norops fuscoauratus*. (B) *Ophiodes striatus*. (C) *Hemidactylus agrius*. (D) *Colobosaura modesta* (E) *Colobosauroides cearensis*. (F) *Micrablepharus maximiliani*. (G) *Stenolepis ridleyi*. (H) *Enyalius bibronii*. Photographs by Andrade-Oliveira, J.A., Borges-Nojosa, D.M., Castro, D.P., Bezerra, C.H., and Roberto, I.J.

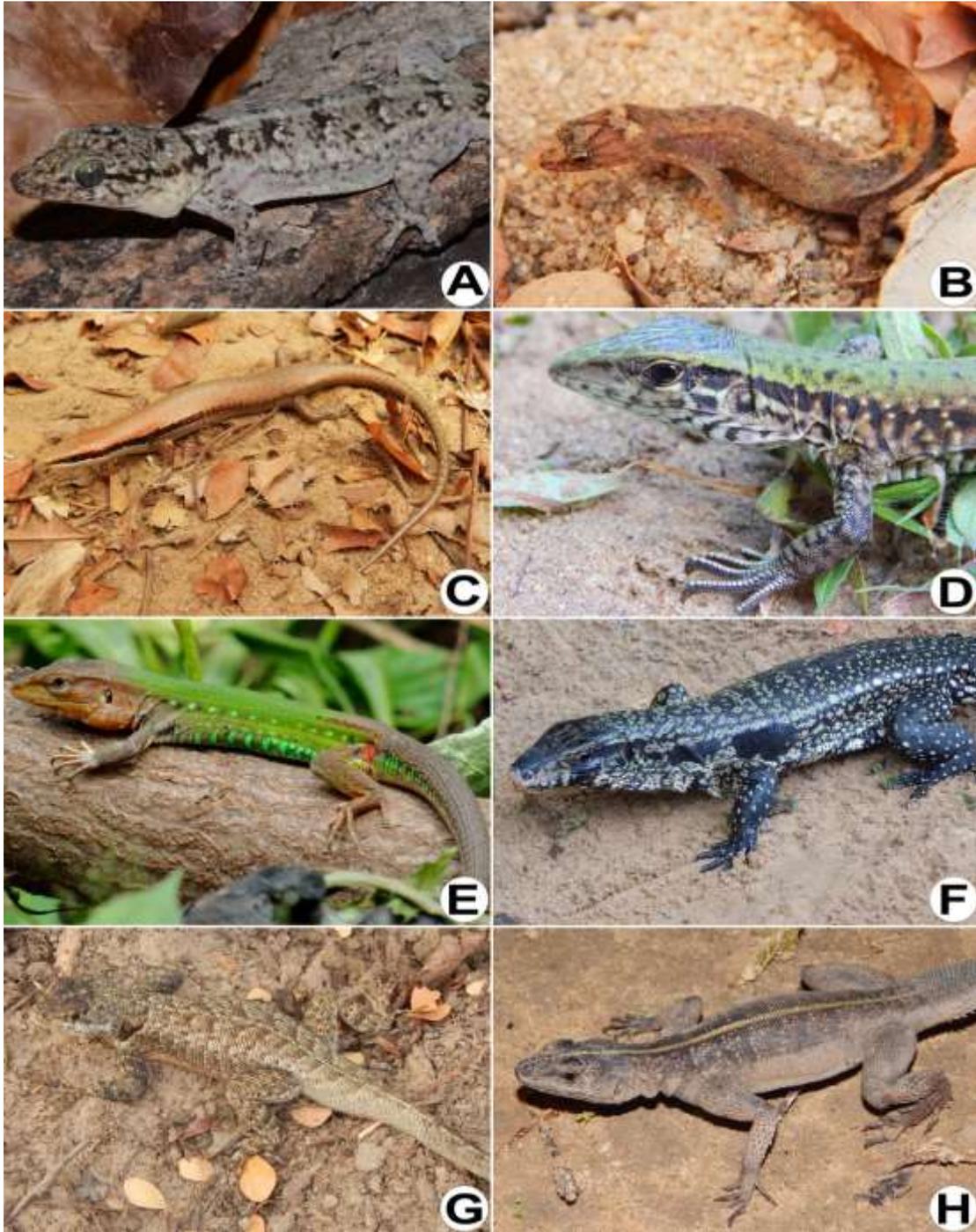


Figure 7. Additional lizards from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Phyllopezus pollicaris*. (B) *Coleodactylus meridionalis*. (C) *Copeoglossum nigropunctatum*. (D) *Ameiva ameiva*. (E) *Ameivula ocellifera*. (F) *Salvator merianae*. (G) *Tropidurus hispidus*. (H) *Tropidurus semitaeniatus*. Photographs by Castro, D.P., da Silveira-Filho, R.R., Bezerra, C.H., and Andrade, I.



Figure 8. A selection of snakes from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Boa constrictor*. (B) *Tantilla melanocephala*. (C) *Erythrolamprus reginae*. (D) *Oxyrhopus guibei*. (E) *Pseudoboa nigra*. (F) *Sibon nebulatus*. (G) *Taeniophalus occipitalis*. (H) *Xenopholis undulatus*. Photographs by Castro, D.P., Garda, A.A., da Silveira-Filho, R.R., Magalhães, F.M., Mângia, S., and Bezerra, C.H.

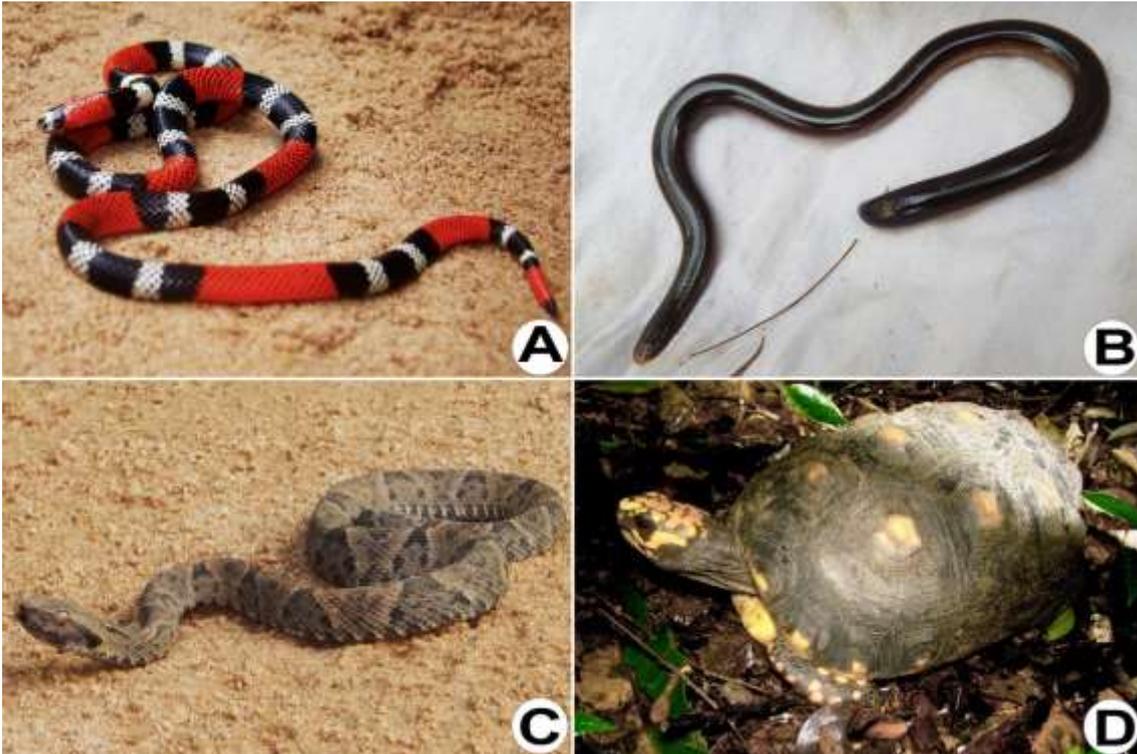


Figure 9: Three additional snakes and one turtle from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil. (A) *Micrurus* aff. *ibiboboca*. (B) *Amerotyphlops brongersmianus*. (C) *Bothrops* cf. *atrox*. (D) *Chelonoidis carbonaria*. Photographs by Castro, D.P., da Silveira-Filho, R.R., Magalhães, F.M., and Bezerra, C.H.

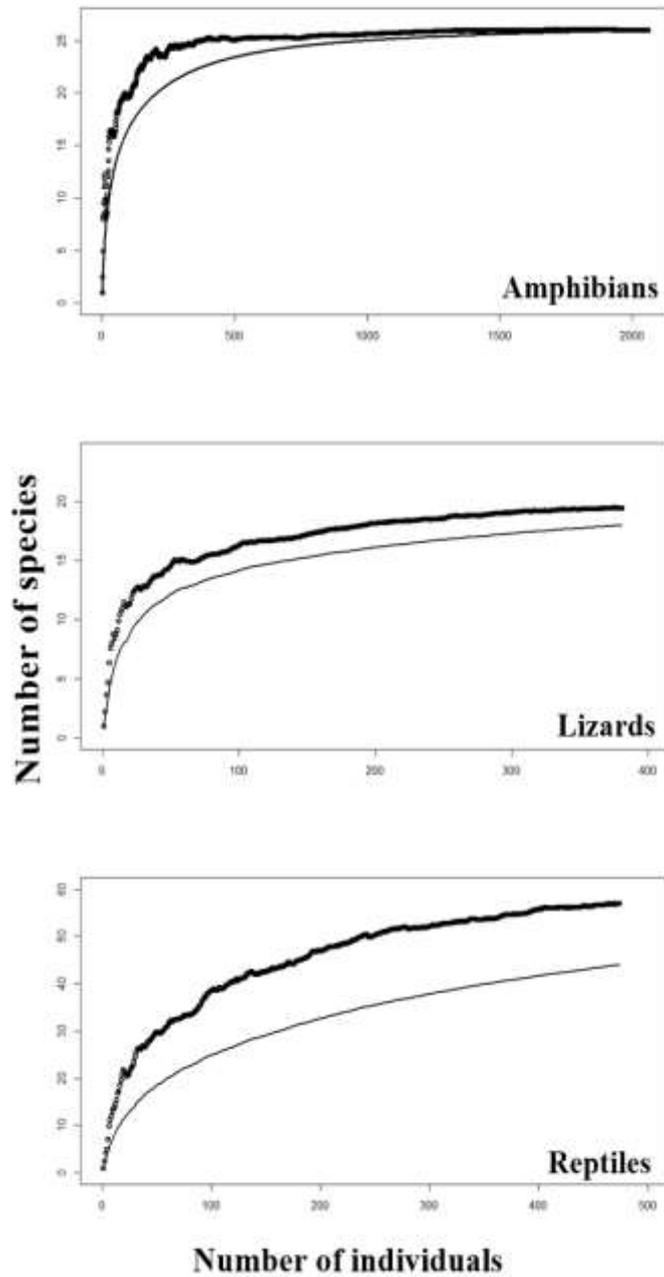


Figure 10. Species accumulation curves for amphibians, lizards, and reptiles from Ubajara National Park, Ceará State, northeast Brazil (sampling period April 2014–May 2015). The dark line represents the accumulation curve, and the points represent the richness estimator based on ACE (Abundance-based Coverage Estimator).

4 MANUSCRITO III: COMO ANFÍBIOS RESPONDEM A UM GRADIENTE DE ALTITUDE DO TIPO PLATÔ EM MONTANHAS TROPICAIS? *

* *A ser submetido para o The Herpetological Journal*

Como anfíbios respondem a um gradiente de altitude do tipo platô em montanhas tropicais?

Déborah Praciano de Castro^{1, 2*}; Daniel Cassiano Lima³; Maria Juliana Borges-Leite^{1, 2}; James Harris⁴ e Diva Maria Borges-Nojosa^{1, 2}

1 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal do Ceará. Campus do Pici, Bloco 906, CEP 60.455-760, Fortaleza-CE, Brazil.

2 Núcleo Regional de Ofiologia, Universidade Federal do Ceará (NUROF-UFC) Campus do Pici, Bloco 905, CEP 60.455-760, Fortaleza - CE, Brazil.

3 Faculdade de Educação de Itapipoca, Universidade Estadual do Ceará. Av. Monsenhor Tabosa, s/n. Itapipoca, Ceará, Brasil. CEP:62500-000.

4 Centro de Investigação da Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO). Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, Rua Padre Armando Quintas, CEP 4485-661, Vairão, Portugal.

* Corresponding author: Déborah Praciano de Castro; E-mail: deborahpraciano@gmail.com

Título Curto: Distribuição de anfíbios em montanhas curtas.

RESUMO

A influência dos gradientes de altitude sobre a distribuição espacial das espécies têm sido um dos padrões mais estudados em ecologia. Nosso estudo é um dos primeiros a analisar a distribuição de espécies de anfíbios, para um gradiente altitudinal do nordeste brasileiro, que tem formato de *platô*. Verificamos como a assembleia de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara-Ce está distribuída ao longo do gradiente, e procuramos definir quais as áreas de maior riqueza e diversidade, bem como os possíveis fatores que as determinam. Estabelecemos quatro cotas ao longo da elevação, e coletamos anfíbios através dos métodos de busca ativa e pitfalls. Encontramos 25 espécies de anfíbios e um padrão de aumento da riqueza com a altitude, e decréscimo da abundância. A maior parte das espécies apresentou ampla distribuição na elevação (52%) e nove espécies foram exclusivas da cota mais alta da elevação (800 m). A assembleia apresentou padrão de coocorrência estruturado com a altitude, e as áreas nas porções intermediárias do domínio foram mais similares entre si. Nossos resultados parecem sugerir que em curtos gradientes de altitude do tipo *platô*, as assembleias de anfíbios terão sua distribuição influenciada positivamente pela topografia e fitofisionomia, eles também parecem confirmar que o padrão de variação na riqueza de espécies em gradientes ambientais pode diferir dentro de um mesmo táxon em localidades diferentes.

Palavras-Chave: Brejos-de-Altitude, Elevação, Assembleias Ecológicas, Distribuição de Espécies.

INTRODUÇÃO

A procura de explicações para os padrões de distribuição da riqueza e diversidade de espécies têm sido um objetivo de estudo de longo prazo, tanto para biogeógrafos quanto para ecólogos (Goyannes-Araújo et al., 2015). Descrever tais padrões constitui um dos principais passos para entender quais são os processos que regulam a riqueza e diversidade de espécies em escala regional e local (Almeida-Neto et al., 2006). Eles também podem explicar porque determinadas áreas geográficas apresentam um maior número de espécies do que outras (Macarthur, 1972; Grytnes & McCain, 2008; Diniz-Filho et al., 2009).

A influência dos gradientes de altitude sobre a distribuição espacial das espécies têm sido um dos padrões mais estudados em ecologia (Almeida-Neto et al., 2006; Acharya et al., 2011; Goyannes-Araújo et al., 2015). Diante disso, muitas hipóteses tentam explicar porque a composição e estrutura de assembleias apresentam mudanças ao longo de uma mesma montanha (Stevens, 1989; Almeida-Neto et al., 1986).

O principal referencial teórico a explicar a distribuição altitudinal de espécies, é a “*hipótese do gradiente altitudinal*”. Tal hipótese apresenta como pressuposto básico, a alegação que a riqueza e a abundância de espécies tendem a diminuir com o aumento da altitude, em uma relação monotônica (Neff & Simpson, 1993; Kumar et al., 2009; Ribeiro et al., 2009). Esta hipótese foi difundida como sendo um padrão geral em ecologia e biogeografia, no entanto, outros padrões de distribuição têm sido descritos para assembleias altitudinais, tais como o Efeito do Domínio Médio e Efeito Rapoport (Brown & Gibson, 1983).

O Efeito do Domínio Médio (*Mid-Domains Effect*) foi inicialmente proposto para gradientes latitudinais, sendo posteriormente utilizado para explicar padrões de distribuição de espécies em elevações. Esta hipótese sugere um aumento da riqueza de espécies em altitudes intermediárias e uma redução com o aumento da altitude (Rahbek, 1995; Nunes & Santos,

2011). Em contrapartida, o Efeito Rapoport afirma existir uma relação positiva entre o tamanho do intervalo amostrado e o ponto médio de extensão das espécies, se houver uma variação drástica das condições climáticas (Almeida-Neto et al., 2006).

Demonstrações de relações entre riqueza e altitude já foram documentadas para muitos grupos de organismos, tais como: plantas (Hirao & Cudo, 2004; Acharya et al., 2011), moluscos terrestres (Nunes & Santos, 2011), aves (Romdal & Rahbek, 2009), mamíferos (Geise et al., 2004), répteis (Carothers et al., 1996) e anfíbios (Giaretta, 1999; Giordano et al., 2007; Ramirez et al., 2009; Goyannes-Araújo et al., 2015).

Anfíbios são ótimos modelos ecológicos para o estudo de variações na riqueza ao longo de gradientes elevacionais (Ngarson & Myikoni, 2011). A distribuição de anfíbios ao longo de um gradiente pode não ser uniforme, e parecem existir algumas linhas discretas onde espécies de baixa altitude são separadas daquelas de alta altitude (Rahbek, 1995). Além disso, muitas características abióticas associadas à mudanças altitudinais podem afetar assembleias de anfíbios, que apresentam alta dissimilaridade, mesmo em curtas distâncias, ao longo de uma mesma montanha (Vasudevan et al., 2006; Wells, 2007; Ramirez et al., 2009).

Anfíbios também são altamente dependentes da qualidade ambiental, e fatores físicos como chuva, heterogeneidade e estrutura da vegetação, e temperatura podem influenciar assembleias, bem mais do que fatores bióticos, como competição e predação (Wells, 2007; Vasconcelos et al., 2009). Mudanças nos caracteres físicos do habitat são comuns em gradientes altitudinais, dado que a estrutura florestal será influenciada pela temperatura, umidade, lixiviação do solo e baixa produtividade da serapilheira, à medida que ocorre o acréscimo da altitude (Martins, 2010).

Assim, assembleias de anfíbios podem ter sua riqueza influenciada significativamente pela altitude (Huston, 1994). Mudanças altitudinais podem ainda afetar outros componentes direta ou indiretamente relacionados à assembleias de anfíbios (Siqueira & Rocha, 2013), tais

como, os modos reprodutivos (Vasconcelos et al., 2010), a abundância/densidade (Germano et al., 2003; Cortez-Fernandez, 2006) e o tamanho dos indivíduos (Giaretta et al., 1999).

No Brasil, ainda são poucas as tentativas de entender como esses padrões interagem para modelar a estrutura de assembleias de anfíbios em gradientes (Fu et al., 2006; Goyannes-Araújo et al., 2015), a maioria dos estudos são apenas descritivos (Giaretta et al., 1997; Giaretta, 1999; Sawaya, 1999; Morrison, 2001; Ramirez et al., 2009), ou tratam de aspectos ligados à biologia reprodutiva (Armstrong & Conte, 2010), estando restritos à Floresta Atlântica do sudeste brasileiro (Giaretta et al., 1997, 1999 e Goyannes-Araújo et al., 2015). Este estudo é um dos primeiros a analisar a distribuição de espécies de anfíbios, para um curto gradiente altitudinal do nordeste brasileiro.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As áreas amostradas estão localizadas no Parque Nacional de Ubajara (PARNA Ubajara) (03°50'24.9"S/ 040°54'41.6"W), uma área de 6.288 ha, localizada na porção noroeste do Estado do Ceará, nordeste brasileiro (ICMBIO, 2016).

A vegetação da região apresenta diferentes formações ao longo do gradiente. Na parte superior e da platô ela é do tipo Floresta Subperenifólia Tropical Plúvio-Nebular (Mata Úmida). Na encosta, a mata úmida é substituída gradativamente pela mata seca (Floresta Subcaducifólia Tropical Pluvial) e mais abaixo pela Caatinga arbórea (Floresta Caducifólia Espinhosa) (Souza, 1997; Figueiredo, 1997). As altitudes variam de 150 m até cerca de 900 m nas áreas localizadas no platô do Planalto da Ibiapaba (Bezerra et al., 1997).

Devido à proximidade com o litoral, a região apresenta um alto índice de chuvas em comparação com a caatinga que a rodeia, em torno de 1400 mm anuais. A taxa média de temperatura varia entre 22 e 26°C, o que é considerado baixo para áreas inseridas no semiárido. O regime climático, no entanto, segue o padrão evidente no Domínio Morfoclimático das Caatingas, e apresenta duas estações distintas: chuvosa, concentradas nos seis primeiros meses do ano e seca no seis meses finais (Bezerra et al., 1997).

Amostragem dos dados

Nossos esforços de campo totalizaram 65 dias, divididos em dois períodos chuvosos: Abril-Junho/2015 (45 dias); e Abril-Maio/2015 (20 dias). As coletas ocorreram no período chuvoso, visto que este é o período de atividade dos anfíbios que habitam regiões inseridas no semiárido brasileiro (Arzabe, 1999).

A amostragem foi realizada utilizando buscas ativas limitadas por tempo (Crump & Scott, 1994) e armadilhas de interceptação e queda (pitfalls) (Corn, 1994; Cechin & Martins, 2000). Amostramos quatro cotas altitudinais 200, 400, 600 e 800 metros acima do nível do mar, com esforço igual de amostragem em cada um dos sítios.

Para as buscas ativas limitadas por tempo, quatro coletores inspecionaram cada altitude durante 130 horas (2h/dia/elevação), totalizando um esforço amostral de 2080 horas. Instalamos 40 armadilhas de interceptação e queda (pitfalls) para estimarmos a riqueza e abundância dos anfíbios, para cada cota altitudinal instalamos duas filas de cinco estações de armadilhas de interceptação e queda (*pitfalls*) em Y, cada um com quatro baldes (30 litros e 60 litros) interligados por cercas-guia de lona plástica de 5 X 0.5 m de comprimento e altura (Corn, 1994; Cechin & Martins, 2000).

Todos os animais encontrados pelos dois métodos de amostragem foram capturados e identificados. Após estes procedimentos, foram libertados. Espécimes testemunho foram depositados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal do Ceará (CHUFC), e sua

coleta ocorreu de acordo com as licenças expedidas pelas agências responsáveis (DPC SISBIO #39073-4).

Análises estatísticas

Para efeito de análise da riqueza de espécies, assumimos neste trabalho, que uma espécie ocorre em todas as altitudes que estejam entre o seu limite máximo e mínimo de distribuição (Almeida-Neto et al., 2006; Goyannes-Araújo et al., 2015). Este procedimento é comum em estudos sobre distribuição de riqueza em gradientes altitudinais (Stevens, 1992; Almeida-Neto et al., 2006), e parte do pressuposto de que comunidades biológicas são muitas vezes subamostradas (Magurran, 2006), enquanto variações altitudinais são contínuas (Grytnes & Vetaas, 2002).

Para analisarmos a qualidade da amostragem, construímos curvas de rarefação de espécies para cada uma das cotas altitudinais amostradas neste estudo e para os dados agrupados. Também estimamos a riqueza de espécies para cada uma das cotas altitudinais, através do estimador Jackknife 1, visto que este é considerado como uma medida precisa para estimação da riqueza em comunidades tropicais (Magurran, 2003). Geramos as curvas de rarefação e estimamos a riqueza das assembleias no programa R (Development Core Team, 2013), utilizando o pacote Vegan (Oksanen et al., 2013), com 10000 aleatorizações.

Calculamos a abundância relativa (AR) para cada uma das espécies encontradas na área de estudo utilizando a fórmula:

$$AR = \frac{N_{esp}}{N_t} \times 100$$

Onde:

N_{esp} corresponde ao número de indivíduos de cada espécie encontrado e N_t ao número total de indivíduos encontrados no período de amostragem (Pinto-Coelho, 2000).

Também testamos se ocorriam variações nas médias de abundância das espécies entre as diferentes cotas altitudinais, e para isto, utilizamos uma análise de variância de Kruskal-Wallis, com nível de significância alfa igual a 5%, seguido por um teste Post Hoc de comparações múltiplas (Zar, 1999). O teste de Kruskal-Wallis foi escolhido para realizar as comparações de amostras independentes e o teste Post Hoc para fazer comparações entre as amostras, agrupando-as de acordo com suas semelhanças (Zar, 1999). As análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team, 2011) e o pacote *agricolae* (Mendiburu & Simon, 2015).

Realizamos uma análise de co-ocorrência, utilizando o programa EcoSim (Gotelli & Entsminger, 2001), de modo a verificarmos a existência de padrões não aleatórios na distribuição de espécies da comunidade. Também avaliamos se as áreas apresentavam a estrutura de tabuleiro de xadrez (*checkerboard* Diamond, 1975), e utilizamos para isto o índice C-score e o algoritmo SIM2 (Stone & Roberts, 1990). O índice C-score mede o número médio de unidades de tabuleiro de xadrez entre os pares de espécies, enquanto o algoritmo SIM2 mantém fixa a soma das linhas, ou seja, o número de ocorrência de cada espécie na comunidade nula é semelhante ao da comunidade real (Gotelli, 2000). Este algoritmo é um modelo simples de uma comunidade, em que as espécies colonizam novas áreas de forma independente umas das outras. A junção do índice C-score com o algoritmo SIM2 apresenta pouca probabilidade de incorrer em um erro do tipo I.

Para compararmos a similaridade entre as altitudes, utilizamos o algoritmo Bray-Curtis, que considera tanto os dados de riqueza, quanto de abundância para analisar a dominância e raridade dentro de uma assembleia (Krebs, 1999). Realizamos esta análise utilizando a função ANOSIM do software PAST versão 3.0 (Hammer et al., 2001) com 1000 permutações. Essa função parte do pressuposto que se temos dois grupos pré-estabelecidos significativamente distintos, as diferenças entre os grupos são maiores que dentro dos grupos

(Clarke & Warwick, 1994). A posteriori, realizamos uma análise de agrupamento pelo método de média não ponderada (UPGMA) no programa R (R Development Core Team 2011), com auxílio do pacote Vegan (Oksanen et al., 2013).

Verificamos a dissimilaridade das assembleias de anfíbios de cada cota altitudinal, e as espécies que contribuíram mais para essa diferenciação, através de uma análise SIMPER (*Similarity Permutation*) (Legendre & Legendre, 1998). Consideramos aqui uma contribuição cumulativa de 90%.

Definimos a dominância da assembleia por meio de curvas de distribuição da abundância para cada uma das altitudes amostradas (Whittaker, 1965; Krebs, 1999), e ajustamos a cinco modelos de distribuição: Log-normal, Zipf, Zipf-Mandelbrot (Modelos estatísticos), Série Geométrica e Broken-Stick (Modelos biológicos) (Magurran, 2006). Para gerar as curvas de cada modelo de distribuição de espécies, utilizamos o método de máxima verossimilhança. Os modelos de distribuição de espécies foram gerados no software R (R Development Core Team, 2011), utilizando a função *Radfit*, do pacote Vegan (Oksanen et al., 2013). A seleção do modelo com melhor ajuste aos dados foi feita através do Critério de Akaike (AIC), que considera os modelos com menor valor de AIC, como os que apresentam melhor ajuste aos dados analisados (Johnson & Omland, 2004).

RESULTADOS

Através das nossas coletas encontramos 1849 indivíduos, pertencentes a 25 espécies, 15 gêneros, sete famílias e duas ordens. As famílias com maior número de espécies foram Hylidae (11 espécies) e Leptodactylidae (Oito espécies) (Tabela 1).

A curva de rarefação para os dados de todas as altitudes amostradas atingiu a assíntota em torno de 500 indivíduos amostrados, o que indica que a área foi bem amostrada (Figura 1).

Nossa estimativa de riqueza, demonstrada pelo estimador Jacknife 1, foi relativamente próxima da riqueza observada para a área situada na porção mais baixa da elevação (200 m), e maior que a riqueza obtida para as demais altitudes (Tabela 1). Encontramos um maior número de espécies na cota de 800 metros de altitude (n= 23), seguido pela cota de 200 metros (n=15). No entanto, os estimadores de riqueza demonstram a existência de um possível aumento da riqueza gradativo conforme subisse a altitude (Tabela 1; Figura 2).

Do total de espécies 32% (n=8) se distribui amplamente ao longo do gradiente altitudinal, quando consideramos a riqueza interpolada, a porcentagem de espécies que se distribui amplamente pelo gradiente sobe para 52% (n=13). Nove espécies foram exclusivas de uma única cota de altitude (36%), estando todas elas, restritas a cota de 800 m (Tabela 1). Quando avaliamos a assembleia total de espécies, percebemos que foi dominada por *Adenomera cf. andreae* (n= 660; 35.69%), em conjunto com *Physalaemus cuvieri* (n= 328; 17.73%) que juntas compreenderam 53.42% de todos os indivíduos registrados neste estudo (Figura 3). *Adenomera cf. andreae* apresentou maior dominância nas altitudes mais baixas do domínio, enquanto *P. cuvieri* foi mais abundante nas partes mais altas (Tabela 1).

O teste de Kruskal-Wallis demonstrou que a abundância de anfíbios diferiu significativamente entre as cotas de altitude (KW= 11.24; df=3; p-valor= 0.01049). Os resultados do Post Hoc de comparações múltiplas mostraram que a abundância diferiu significativamente somente entre os pares de cotas 400-800 metros (KW= -19.42; df=3; p-valor= 0.01) e 600-800 metros (KW= -25.00; df=3; p-valor= 0.0014).

A análise de co-ocorrência indicou que a assembleia de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara está estruturada de acordo com a altitude ($C\text{-score}_{obs.} = 0,233$; $C\text{-score}_{sim} = 0,176 \pm 0,0002$; $P = 0.01$). A estrutura de assembleias de anfíbios do PARNA Ubajara diferiu significativamente segundo o ANOSIM (p= 0.0094) e a análise de agrupamento demonstrou

que as áreas situadas nas porções intermediárias da elevação (400 e 600 m) são mais similares entre si (Figura 4).

A análise de dissimilaridade (SIMPER) corroborou o padrão encontrado no agrupamento por similaridade, e demonstrou que o par de cotas 400-600 m é o menos dissimilar (60.52%), enquanto os pares de cotas 200-600 m (70.52%) e 200-800 m (78.44%) são os mais dissimilares (Tabela 2). Ao todo 19 espécies, das 25 que encontramos neste estudo, contribuíram para a dissimilaridade na composição de espécies entre as quatro cotas de altitude do Parque Nacional de Ubajara.

Todas as curvas de distribuição de abundância se ajustaram ao modelo Log-normal, exceto, a curva da cota de 400 m que se adequou ao modelo Preemption (Figura 5).

DISCUSSÃO

Encontramos maiores valores de riqueza para as áreas situadas nos extremos do domínio, com um pico nos 800 m, e os resultados encontrados nas análises de rarefação parecem demonstrar um aumento da riqueza com o incremento da altitude. Nosso resultado é semelhante ao encontrado por Scott (1976) para a herpetofauna de florestas tropicais e por Naniwadekar & Vasudevan (2007) para uma assembleia de anfíbios da Índia. O padrão de aumento da riqueza com a altitude difere da maior parte dos estudos sobre variação altitudinal em assembleias, que sugerem um declínio da riqueza específica com a altitude (Terborgh, 1977; Stevens, 1992; Rahbek, 1995; Almeida-Neto et al., 2006; Qian et al., 2007), ou um pico de maior riqueza de espécies em altitudes intermediárias (Janzen, 1973; Rahbek, 2005).

O efeito da área tem sido relatado como uma das principais explicações para a relação entre a riqueza de espécies e a altitude (Stevens, 1992; Almeida-Neto et al., 2006), isto porque, há uma diminuição de área superficial do ambiente local em montanhas com formato cônico (Navas, 2006). Acreditamos que o padrão encontrado em nosso trabalho, possa estar relacionado à estrutura geomorfológica da área de estudo, uma formação do tipo platô, com

formato próximo ao de um trapézio, em que a área do topo da elevação não sofre decréscimo à medida que ocorrem incrementos na altitude (Sousa-Filho & Sales, 2009). Além de fatores relacionados ao tamanho de área, são relatadas associações positivas entre a distribuição de espécies de anfíbios e a estrutura vegetacional (Heyer, 1967; Vilela et al., 2011). As áreas de alta altitude em nosso trabalho são ocupadas por uma Floresta Subperenifólia Tropical Plúvio-Nebular (Mata úmida), caracterizada por apresentar maior heterogeneidade ambiental que a Caatinga arbórea (Floresta Caducifólia Espinhosa), que ocupa as áreas de baixada (Souza, 1997; Figueiredo, 1997). Conseqüentemente, áreas com maior altitude, podem apresentar um maior número de microhabitats e sítios reprodutivos, acarretando um aumento no número de espécies (Vasconcelos et al., 2010).

Metade das espécies que encontramos apresentou ampla distribuição no gradiente. Nosso resultado difere do encontrado por Castro et al., (*in prep.*) para outro gradiente altitudinal do nordeste brasileiro, em uma área com formação divergente da Platô da Ibiapaba, e sugere novamente que a geomorfologia da elevação pode influenciar a distribuição das espécies de anfíbios, visto que pode dificultar a sua dispersão entre as diferentes altitudes do domínio (Lomolino, 2001).

Fatores físicos como temperatura, umidade e precipitação também apresentam efeitos significativos sobre a distribuição espacial das espécies ao longo do gradiente altitudinal (Siqueira & Rocha, 2013). Estes fatores podem estar associados ao maior número de espécies exclusivas na cota dos 800 m, área onde as condições ambientais são mais amenas e com maior disponibilidade de corpos hídricos do que as áreas de baixada (Figueiredo, 1997). Fato notável aqui é a alta abundância de *Pristimantis* gr. *ramagii* na área de 800 m e a presença de *Adelophryne baturitensis* Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994 na mesma cota. Estas espécies apresentam desenvolvimento direto, e conseqüentemente apresentam sucesso de ocupação nas

áreas de altas altitudes, mesmo quando distantes de corpos hídricos (Siqueira et al., 2011; Siqueira & Rocha, 2013).

Em nosso trabalho, a abundância diferiu significativamente entre as cotas de altitude, mostrou-se maior na área mais baixa (200 m), e seguiu diminuindo com a altitude. Nosso resultado é semelhante ao encontrado por Fauth *et al.*, (1989) para a herpetofauna da Costa Rica e por Lemckert & Mahony (2010) para anfíbios da Austrália. No entanto, difere do encontrado por Castro et al. (*in prep.*) para gradiente de altitude na Serra de Maranguape, e por inúmeros outros autores, que têm encontrado uma relação positiva entre aumento da altitude e maior abundância de anfíbios (Giaretta et al., 1999; Germano et al., 2003; Cortez-Fernandez, 2006).

A análise de co-ocorrência indicou um padrão estruturado para a assembleia, na forma de tabuleiro de xadrez (*cf.* Diamond, 1975), o que pode indicar que tanto a altitude, quanto as diferentes fitofisionomias presentes na elevação podem influenciar a distribuição das espécies de anfíbios de acordo com as suas histórias de vida (Naniwadekar & Vasudevan, 2007). A diversidade Beta diferiu entre as cotas de estudo, e a análise de agrupamento demonstrou que as assembleias situadas nas porções intermediárias do domínio são mais similares entre si. A taxa de substituição de espécies (*turnover*) encontradas em nosso estudo assemelha-se ao encontrado por Castro *et al.*, (*In prep.*) estando relacionada à fitofisionomia e variáveis climáticas e topográficas (Scott, 1976; Hofer et al., 1999). As áreas situadas em torno de 400 e 600 m podem ser descritas como ecótonos, por situarem-se entre dois sistemas ecológicos adjacentes, reunindo similaridades de ambos (Holland, 1988; Risser, 1995), além disso, tais áreas apresentam o maior índice de declividade da elevação, o que pode favorecer a existência de uma comunidade de anuros similar que não consegue vencer as barreiras de dispersão para os demais habitats (Lomolino, 2001; Goyannes-Araújo et al., 2015).

Todas as curvas de distribuição de abundância que encontramos se ajustaram ao modelo Log-normal, exceto, a curva da cota de 400 m que se adequou ao modelo Preemption. Em assembleias ecológicas os organismos não possuem a mesma abundância (Magurran, 2006). E normalmente, a abundância de uma espécie reflete a variação e o arranjo de condições e recursos que são disponíveis para a população, bem como a influência de interações (Fávero et al., 2015). Assembleias com distribuição log-normal, apresentam muitas espécies com níveis intermediários de abundância e poucas espécies raras e comuns (Magurran, 2006). A maior uniformidade na abundância, predita pelo modelo log-normal é encontrada quando muitos fatores influenciam a ecologia de uma assembleia, e este modelo tem sido registrado para a maioria dos estudos de assembleias ecológicas (Santost et al., 2008). Assembleias ajustadas ao modelo de *niche-preemption* ao contrário, são descritas como menos uniformes (Magurran, 2006), onde os recursos são exauridos por espécies colonizadoras iniciais (muito abundantes), tornando-se a área pouco favorável para as espécies pouco abundantes, que se tornam cada vez mais raras (Tokeshi, 1996).

De um modo geral, nossos resultados parecem sugerir que em curtos gradientes de altitude do tipo *platô*, as assembleias de anfíbios terão sua distribuição influenciada positivamente pela topografia e fitofisionomia, demonstrando uma tendência ao aumento da riqueza com a altitude, e sendo amplamente distribuídas pela elevação. Nossos resultados parecem confirmar que o padrão de variação na riqueza de espécies em gradientes ambientais pode diferir dentro de um mesmo táxon em localidades diferentes (Rahbek, 1995; Almeida-Neto et al., 2006). Acreditamos que isso pode ser válido mesmo para localidades situadas em latitudes semelhantes, visto que os principais resultados que encontramos diferem dos resultados encontrados por Castro *et al.*, (*In prep.*) para a Serra de Maranguape, outro Brejo-de-Altitude do estado do Ceará. Esperamos que o aumento dos estudos relacionados a

gradientes altitudinais no Brasil, possa colaborar em novas descobertas quanto aos processos envolvidos na distribuição de anfíbios mesmo que em curtas extensões elevacionais.

REFERÊNCIAS

- Acharya, K. P.; Vetaas, O. R. & Birks, H. J. B. (2011): Orchid species richness along Himalayan elevational gradients. *Journal of Biogeography*. 38: 1821-1833.
- Almeida-Neto, M.; Machado, G.; Pinto-Da-Rocha, R. & Giaretta, A. A. (2006): Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*. 33: 361-375.
- Armstrong, C. G. & Conte, C. E. (2010): Taxocenose de anuros (Amphibia: Anura) em uma área de Floresta Ombrófila Densa no Sul do Brasil. *Biota Neotropica*. 10 (1): 39-46.
- Arzabe, C. (1999): Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia*. 16(3): 851-864.
- Bernal, M. H & Lynch, J. D. (2008): Review and Analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*. 1826: 1-25.
- Bezerra, E. C.; Bezerra, J. E. G. & Mendes, M. F. S. (1997): Precipitações. *In: IPLANCE (Ed.) Atlas do Ceará*. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza. 23pp.
- Brown, J. H. & Gibson, A. C. (1983): *Biogeography*. Mosby, St. Louis, Mo.
- Carothers, J. H.; Jaksic, F. M. & Marquet, P. A. (1996): A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. *Revista Chilena de Historia Natural*. 69: 301-307.
- Cechin, S. Z. & Martins, M. (2000): Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 17 (3): 729-740.

- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. (1994): Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Bourne Press, Bournemouth, UK, 128pp.
- Corn, P. S. (1994): Straight-line drift fences and pitfall traps. In: Heyer, W. R.; Donnely, M. A.; Mcdiarmid, R. W.; Hayek, L. A. C. & Foster, M. S (Eds.). Measuring and Monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Washington: Smithsonian Institution Press. 109-117.
- Cortez-Fernandez, C. (2006): Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrada Cotapata. *Ecologia en Bolivia*. 41:46-64.
- Crump, M. L. & Scott Jr. (1994): Visual encounter surveys. In: Heyer, W. R. et al. (Ed.) Monitoring and measuring biological diversity: Standard methods for amphibians. Londres: Smithsonian Institution Press.
- Diamond, J. M. (1975): Assembly of species communities. *In*: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). Ecology and evolution in communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Diniz-Filho, J. A. F.; Terribile, L. C.; Oliveira, G. & Rangel, T. F. L. V. B. (2009): Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade*. 5 (12): 5-16.
- Fauth, J. E; Crother, B. I & Slowinski, J. B. (1989): Elevational patterns of species richness, evenness and abundance of the Costa Rica leaf-litter Herpetofauna. *Biotropica*. 21:178-185.
- Fávero, A. A; Costa, M. D. P; Figueira, M; Andriollo, D. D & Longhi, S. J. (2015): Distribuição de abundância de espécies da comunidade arbórea do topo de um morro na floresta estacional subtropical. *Ciência Rural*. 45(5): 806-813.

- Figueiredo, M. A. (1997): Unidades Fitoecológicas. In: IPLANCE (Ed.). Atlas do Ceará. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza. 28-29p.
- Fu, C.; Hua, X.; Li, J.; Chang, Z.; Pu, Z. & Chen, J. (2006): Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*. 29:919-927.
- Geise, L.; Pereira, L. G.; Bossi, D. E. & Bergallo, H. G. (2004): Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 64: 599-612.
- Germano, J. M.; Sander, J. M.; Henderson, R.W. & Powell, R. (2003): Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles. *Caribbean Journal of Science*. 39: 68-76.
- Giaretta, A. A.(1999): Diversidade e densidade de anuros de serapilheira num gradiente altitudinal na Mata Atlântica Costeira. Tese, Universidade Estadual de Campinas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Dr. João Vasconcellos Neto.
- Giaretta, A. A.; Facure, K. G.; Sawaya, R. J.; Meyer, J. H. D. & Chemin, N. (1999): Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: Seasonal and altitudinal changes. *Biotropica*. 31: 669-674.
- Giaretta, A. A.; Sawaya, R. J.; Machado, G.; Araújo, M.S.; Facure, K.G.; Medeiros, H. F. & Nunes, R. (1997): Diversity and abundance of litter frogs an altitudinal sites at Serra do Japi, Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 14(2): 341-346.
- Giordano, A. R.; Ridenhour, B. J. &Storfer, A. (2007):The influence of altitude and topography on genetic structure in the long-toed salamander (*Ambystoma macrodactylum*). *Molecular Ecology*. 16: 1625-1637.

- Gotelli, N. J. (2000): Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*. 81: 2606-2621.
- Gotelli, N.J.& Entsminger, G. L. (2001): Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's tour. *Oecologia*. 129: 281-291.
- Goyannes-Araújo, P.; Siqueira, C.C.; Laia, R.C.; Almeida-Santos, M.; Guedes, D. M. & Rocha, C.F.D. (2015): Anuran species distribution along an elevational gradient and seasonal comparisons of leaf litter frogs in an Atlantic Rainforest area of southeastern Brazil. *Herpetological Journal*. 25: 75-81.
- Grytnes, J. A. & McCain, C. M. (2008): Elevational trends in biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity*, 2 (in press).
- Grytnes, J. A. & Vetaas, O. R. (2002): Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient Nepal. *The American Naturalist*. 159: 294-304.
- Hammer, Ø; Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4:1-9.
- Heyer, W. R. (1967): A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia*. 1967: 259-271.
- Hirao, A. S & Cudo, G. (2004): Landscape genetics of alpine-snowbed plants: comparisons along Geographic and snowmelt gradients. *Heredity*. 93: 290-298.
- Hofer, U; Bersier, L. F & Borcard, D. (1999): Spatial organization of a Herpetofauna on an elevational gradient revealed by null model tests. *Ecology*. 80: 976-988.
- Holland, M. M. (1988): SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries report of a SCOPE/MAB workshop on ecótonos. *Biological International Special Issue*. 17: 47-106.

- Huston, M. A. (1994): Biological Diversity: the coexistence of species on changing landscapes. New York: Cambridge University Press. 681p.
- ICMBIO (2016): Relatório- Análise da Unidades de Conservação. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/parnaubajara/>. Acesso em 07 de Junho de 2016.
- Janzen, D. H. (1973): Sweep samples of tropical foliage insects: effects of season, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*. 54: 687-708.
- Johnson, J. B & Omland, K. S. (2004): Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 101-110.
- Krebs, C. J. (1999): *Ecological Methodology*. Menlo Park, Addison Waley Longman Inc. 620 p.
- Kumar, A; Longino, J. T; Colwell, R. K & O'donnell, S.(2009): Elevational patterns of diversity and abundance of eusocial paper wasps (Vespidae) in Costa Rica. *Biotropica*. 41(3): 338-346.
- Lemckert, F & Mahony, M. J. (2010): The relationship among multiple-scale habitat variables and pond use by anurans in northern New South Wales, Australia. *Herpetological Conservation Biology*. 5: 537-547.
- Lomolino, M. V. (2001): Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*. 10: 3-13.
- Macarthur, R. H. (1972): *Geographical ecology*. Harper and Rowe Publishers, New York. 269p.
- Magurran, A. E. (2006): *Medindo a diversidade biológica*. Editora UFPR. 261p.
- Martins, S. C. (2010): *Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo*. Tese, Universidade de São Paulo. Centro de Energia Nuclear na Agricultura. Dra. Marisa de Cássia Piccolo.

- Mendiburu, F. & Simon, R. (2015): *Agricolae*- Ten years of an open source statistical tool for experiments in breeding, agriculture and biology. *Peer J PrePrints*. 3: e1748.
- Morrison, F. C. (2001): *Altitudinal variation in the life history of anurans in southeast Queensland*. Tese, Griffith University Gold Coast, Australia. School of Environmental and Applied Sciences.
- Naniwadekar, R & Vasudevan, K. (2007): Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. *Journal of Biogeography*. 34: 842-853.
- Navas, C. A. (2006): Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology*. 46: 82-91.
- Neff, J. L. & Simpson, B.B. (1993): Bees, pollination systems and plant diversity. In: Lasalle, J. & Gauld, I. D. *Hymenoptera and Biodiversity*. Wallingford, USA: CAB International. 143-168p.
- Ngarson, W. & Myikoni, F. J. (2011): Herpetofauna of montane areas of Tanzania: Altitudinal distribution of amphibians on the Uluguru South Mountains. *Fieldiana: Life and Earth Sciences*, 81-89.
- Nunes, G. K. M. & Santos, S. B. (2011): Gradiente de altitude e riqueza de espécies: como o estudo dos moluscos terrestres contribui com esta questão? *Oecologia Australis*, 15 (4): 854-868.
- Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Kindt, R.; Legendre, P.; O'hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, M. H. H. & Wagner, H. (2013): *Vegan: Community Ecology Package*. R Package version 1.17-6. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pinto-Coelho, R. (2000): *Fundamentos em Ecologia*. Porto Alegre: Artmed.
- Qian, H; Wang, X; Wang, S & Li, Y. (2007): Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography*. 30: 471-482.

- R Development Core Team (2011): R: A language and environment for Statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.<http://www.Rproject.org/>
- Rahbek, C. (1995): The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*. 18: 200-205.
- Rahbek, C. (2005): The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*. 8: 224-239.
- Ramirez, J. S.; Meza-Ramos, P.; Yanez-Muñoz, M. & Reyes, J. (2009): Asociaciones interespecíficas de anuros en cuatro gradientes altitudinales de la Reserva Biológica Tapichalaca, Zamora-Chinchipe, Ecuador. *Série Zoológica*. 4 (5): 35-49.
- Ribeiro, M. C.; Metzger, J. P.; Martensen, A. C.; Ponzoni, F. J. & Hirota, M.M. (2009): The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*. 142: 1141-1153.
- Risser, P. G. (1995): The status of the science examining ecotones. *Bioscience*. 45: 318-325.
- Romdal, T. S. & Rahbek, C.(2009): Elevational zonation of afrotropical forest bird communities along a homogeneous forest gradient. *Journal of Biogeography*. 36 (2): 327-336.
- Santos, T. G; Kopp, K; Spies, M. R; Trevisan, R & Cechin, S. Z. (2008): Distribuição espacial e temporal de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS. *Iheringia, Série Zoologia*. 98(2): 244-253.
- Sawaya, R. J. (1999): Diversidade, densidade e distribuição altitudinal da anurofauna de serapilheira da ilha de São Sebastião, SP. Dissertação de mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Zoologia, 65p.
- Scott Jr., N.J. (1976): The abundance and diversity of the Herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica*. 8: 41-58.

- Siqueira, C. C. & Rocha, C.F.D. (2013): Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros. *Oecologia Australis*. 17(2): 282-302.
- Siqueira, C. C; Vrcibradic, D; Dorigo, T. A & Rocha, C.F.D. (2011): Anurans from two high-elevation áreas of Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia*. 28: 457-464.
- Sousa Filho, M. R. P & Sales, M. C. L. (2009): Microclima nos enclaves úmidos do Ceará: O caso de Ubajara. *In: 12º Encuentro de Geógrafos da América Latina*. Montevideú. P. 160.
- Souza, M. J. N. (1997): Geomorfologia. *In: IPLANCE (Ed.). Atlas do Ceará*. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza. 18-19p.
- Stevens, G. C. (1989): The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256.
- Stevens, G. C. (1992): The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*. 140: 893-911.
- Stone, L & Roberts, A. (1990): The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*. 85: 74-79.
- Terborgh, J. (1977): Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*. 58: 1007-1019.
- Tokeshi, M. (1996): Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages. *Oikos*. 75: 543-550.
- Vasconcelos, T. S.; Santos, T. G.; Rossa-Feres, D. C. & Haddad, C. F. B. (2009): Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology*, 87: 609-707.

- Vasconcelos, T. S.; Santos, T.G.; Haddad, C.F.B. & Rossa-Feres, D. C. (2010): Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 26: 423-432.
- Vasudevan, K.; Kumar, A. & Chellam, R. (2006): Species turnover: the case of stream amphibians of rainforests in the Western Ghats, southern India. *Biodiversity and Conservation*, 15 (11): 3515-3525.
- Vilela, V. M. F. N; Brassaloti, R. A & Bertoluci, J. (2011): Anurofauna da floresta de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Sudeste do Brasil: composição de espécies e uso de sítios reprodutivos. *Biota Neotropica*. 11(1): 83-93.
- Wells, K. D. (2007): *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago, The University of Chicago Press, 1148p.
- Whittaker, R. H. (1965): Dominance and diversity in land plant communities. *Science*. 147: 250-260.
- Zar, J. H. (1999): *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River: Prentice Hall.

Tabela 01: Abundância das espécies de anfíbios ao longo do gradiente de altitude do Parque Nacional de Ubajara, Estado do Ceará, Nordeste do Brasil.

ESPÉCIES	Altitude			
	200	400	600	800
BUFONIDAE				
<i>Rhinella granulosa</i>	51	2	0	2
<i>Rhinella jimi</i>	20	13	20	13
CRAUGASTORIDAE				
<i>Pristimantis</i> gr. <i>ramagii</i>	4	29	10	44
ELEUTHERODACTYLIDAE				
<i>Adelophryne baturitensis</i>	0	0	0	24
HYLIDAE				
<i>Corythomantis greeningi</i>	2	4	1	7
<i>Dendropsophus minutus</i>	0	0	0	17
<i>Dendropsophus nanus</i>	1	0	0	20
<i>Dendropsophus rubincundulus</i>	0	0	0	3
<i>Dendropsophus minusculus</i>	0	0	0	16
<i>Hypsiboas</i> cf. <i>multifasciatus</i>	0	0	0	8
<i>Hypsiboas raniceps</i>	1	0	0	15
<i>Phyllomedusa nordestina</i>	2	0	0	6
<i>Scinax nebulosus</i>	0	10	5	27
<i>Scinax x-signatus</i>	0	0	0	7
<i>Trachycephalus typhonius</i>	0	0	0	7
LEPTODACTYLIDAE				
<i>Adenomera</i> aff. <i>andreae</i>	565	89	4	2
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	6	1	0	0
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	65	5	6	4
<i>Leptodactylus syphax</i>	28	48	7	0
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	65	0	2	1
<i>Leptodactylus vastus</i>	20	12	1	2
<i>Physalaemus cuvieri</i>	144	11	58	115
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i>	0	0	0	1
ODONTOPHRYNIDAE				
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	133	43	15	19
SIPHONOPIDAE				
<i>Siphonops</i> aff. <i>paulensis</i>	0	0	0	6
Abundância Total	1107	267	129	346
Riqueza Amostrada	15	12	11	23
Riqueza Interpolada	15	16	15	23
Riqueza Estimada (Jack 1)	15.26	24.67	29.04	31.75
Espécie Dominante	A. <i>andreae</i>	aff. A. <i>andreae</i>	aff. P. <i>cuvieri</i>	P. <i>cuvieri</i>
Dominância Observada	51.03%	33.4%	45%	33.2%

Tabela 02: Dissimilaridade média entre os pares de altitude do Parque Nacional de Ubajara, levando em conta a contribuição das espécies presentes na Assembleia. Apresentamos aqui apenas as espécies que apresentaram maior contribuição relativa na dissimilaridade, até o valor de 90% de contribuição total ser atingido. O valor de dissimilaridade foi considerado alto, quando a dissimilaridade média global ultrapassou os 70%.

200 X 400 metros			
Dissimilaridade média global: 62.78			
Espécie	Dissimilaridade média	Contribuição %	Cumulativo %
<i>Adenomera aff. andreae</i>	28,2	44,91	44,91
<i>Physalaemus cuvieri</i>	10,75	17,11	62,03
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	5,653	9,003	71,03
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	3,669	5,843	76,88
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	3,128	4,983	81,86
<i>Leptodactylus siphax</i>	2,835	4,515	86,37
<i>Pristimantis gr. ramagii</i>	2,428	3,867	90,24
200 X 600 metros			
Dissimilaridade média global: 72.53			
<i>Adenomera aff. andreae</i>	37,93	52,3	52,3
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	9,855	13,59	65,88
<i>Physalaemus cuvieri</i>	8,127	11,21	77,09
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	3,801	5,241	82,33
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	3,299	4,549	86,88
<i>Rhinella granulosa</i>	2,743	3,783	90,66
200 X 800 metros			
Dissimilaridade média global: 78.44			
<i>Adenomera aff. andreae</i>	32,36	41,25	41,25
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	7,929	10,11	51,36
<i>Physalaemus cuvieri</i>	7,872	10,03	61,39
<i>Pristimantis gr. ramagii</i>	3,775	4,812	66,2
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	3,418	4,358	70,56
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	3,186	4,062	74,62
<i>Scinax nebulosus</i>	2,354	3,001	77,62
<i>Rhinella granulosa</i>	2,257	2,877	80,5
<i>Leptodactylus siphax</i>	2,093	2,668	83,17
<i>Dendropsophus nanus</i>	1,879	2,395	85,56
<i>Leptodactylus vastus</i>	1,732	2,209	87,77
<i>Dendropsophus minutus</i>	1,58	2,014	89,79
<i>Dendropsophus minusculus</i>	1,465	1,867	91,65
400 X 600 metros			
Dissimilaridade média global: 60.52			
<i>Adenomera aff. andreae</i>	17,78	29,37	29,37
<i>Physalaemus cuvieri</i>	11,78	19,46	48,84
<i>Leptodactylus siphax</i>	8,829	14,59	63,42
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	7,988	13,2	76,62

<i>Pristimantis</i> gr. <i>ramagii</i>	4,431	7,321	83,95
<i>Leptodactylus vastus</i>	3,207	5,299	89,25
<i>Rhinella jimi</i>	2,67	4,413	93,66

400 X 800 metros

Dissimilaridade média global: 69.63

<i>Physalaemus cuvieri</i>	14,78	21,23	21,23
<i>Adenomera</i> aff. <i>andreae</i>	13,15	18,88	40,11
<i>Leptodactylus syphax</i>	7,576	10,88	50,99
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	5,327	7,65	58,64
<i>Dendropsophus nanus</i>	3,754	5,391	64,03
<i>Pristimantis</i> gr. <i>ramagii</i>	3,083	4,427	68,46
<i>Dendropsophus minutus</i>	3,022	4,34	72,8
<i>Dendropsophus minusculus</i>	2,778	3,989	76,79
<i>Hypsiboas raniceps</i>	2,534	3,639	80,43
<i>Scinax nebulosus</i>	2,459	3,532	83,96
<i>Leptodactylus vastus</i>	1,877	2,695	86,66
<i>Hypsiboas multifasciatus</i>	1,389	1,995	88,65
<i>Rhinella jimi</i>	1,148	1,648	90,3

600 X 800 metros

Dissimilaridade média global: 65.52

<i>Physalaemus cuvieri</i>	17,63	26,91	26,91
<i>Pristimantis</i> gr. <i>ramagii</i>	7,986	12,19	39,1
<i>Dendropsophus nanus</i>	4,907	7,49	46,59
<i>Scinax nebulosus</i>	4,209	6,424	53,01
<i>Dendropsophus minutus</i>	3,904	5,959	58,97
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	3,712	5,665	64,64
<i>Dendropsophus minusculus</i>	3,57	5,449	70,08
<i>Hypsiboas raniceps</i>	3,236	4,939	75,02
<i>Rhinella jimi</i>	2,34	3,571	78,59
<i>Hypsiboas multifasciatus</i>	1,785	2,724	81,32
<i>Leptodactylus syphax</i>	1,685	2,572	83,89
<i>Corythomantis greeningi</i>	1,416	2,161	86,05
<i>Phyllomedusa nordestina</i>	1,294	1,975	88,03
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	1,159	1,769	89,8
<i>Siphonops</i> aff. <i>Paulensis</i>	1,116	1,704	91,5

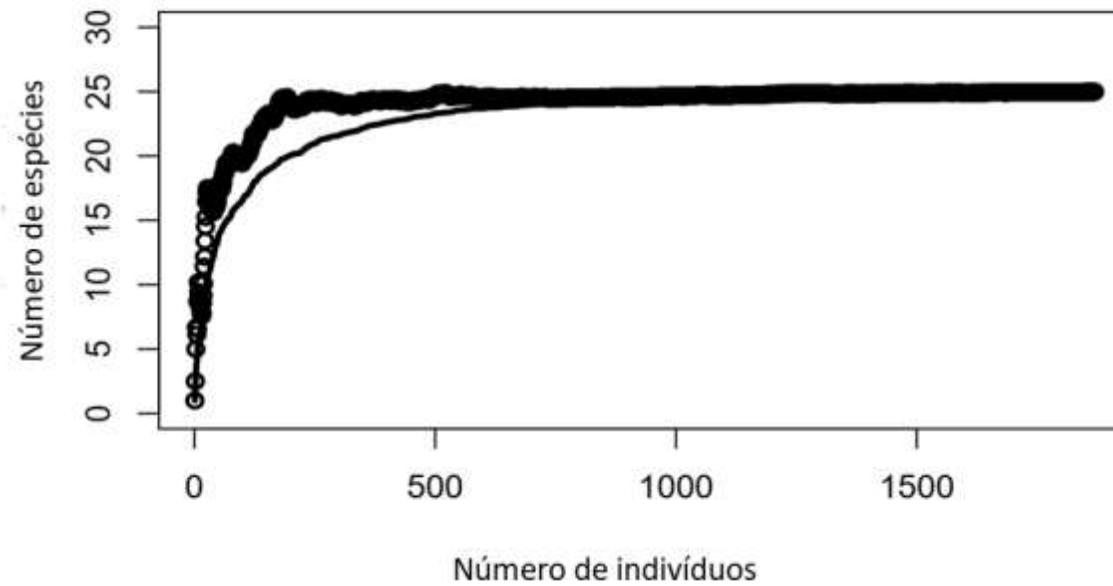


Figura 1: Curva de rarefação (Mao Tau) total para as espécies de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara. A linha escura representa as espécies observadas, e os pontos representam o estimador de riqueza baseado em Jackknife 1.

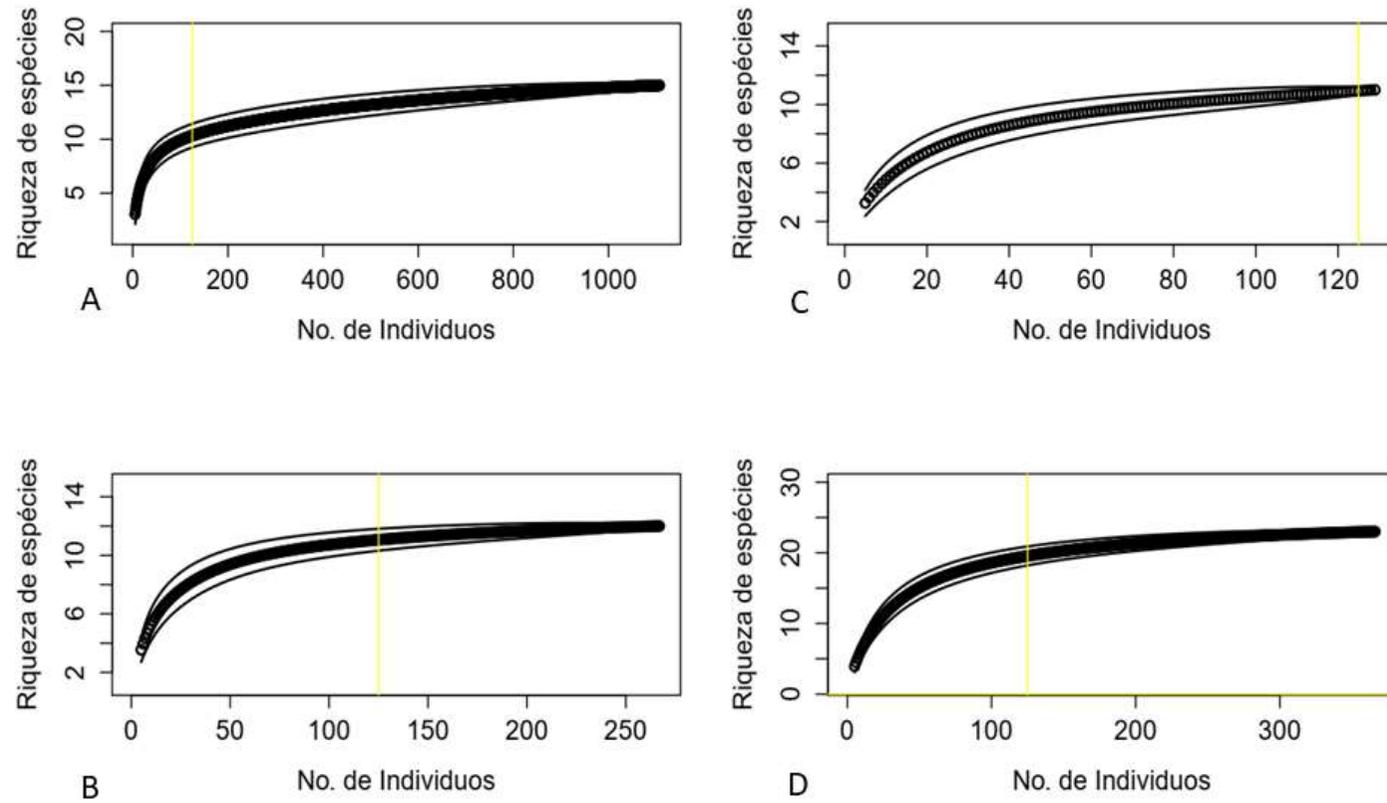


Figura 2: Curva de rarefação (Mao Tau) para as espécies de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara (A=200 m; B= 400 m; C= 600 m; D= 800 m). O ponto de comparação (menor valor possível para comparar a riqueza entre todas as amostras) é 125 indivíduos (linhas amarelas).

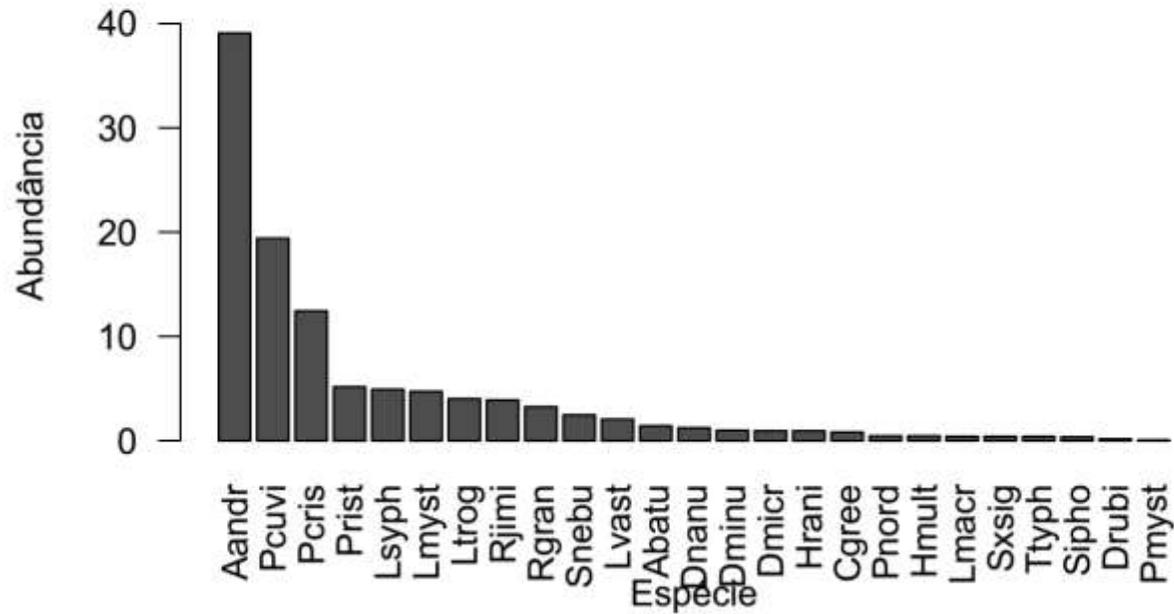


Figura 3: Abundância relativa das espécies de anfíbios encontradas no Parque Nacional de Ubajara. A Abundância relativa foi calculada pela fórmula $AR = (N_{esp} / NT) \times 100$, em que N_{esp} corresponde ao número de indivíduos de cada espécie encontrado e NT ao número total de indivíduos encontrados em todo o período de amostragem. A abundância relativa é expressa aqui em porcentagem (%).

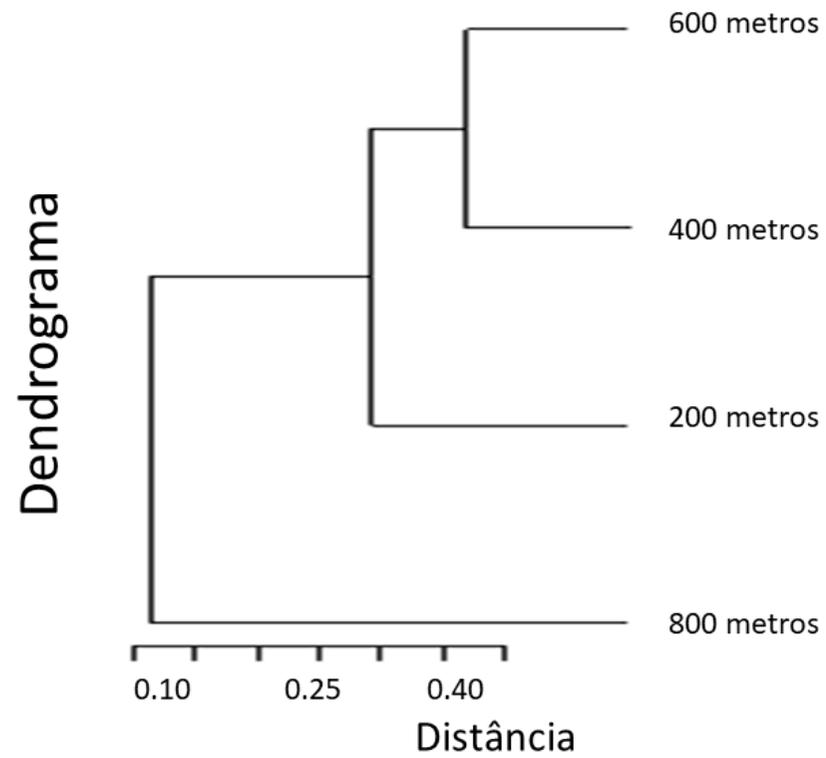


Figura 4: Estimativas de similaridade (análise de cluster) da composição de anfíbios entre as diferentes cotas de altitude do Parque Nacional de Ubajara, Estado do Ceará, Brasil.

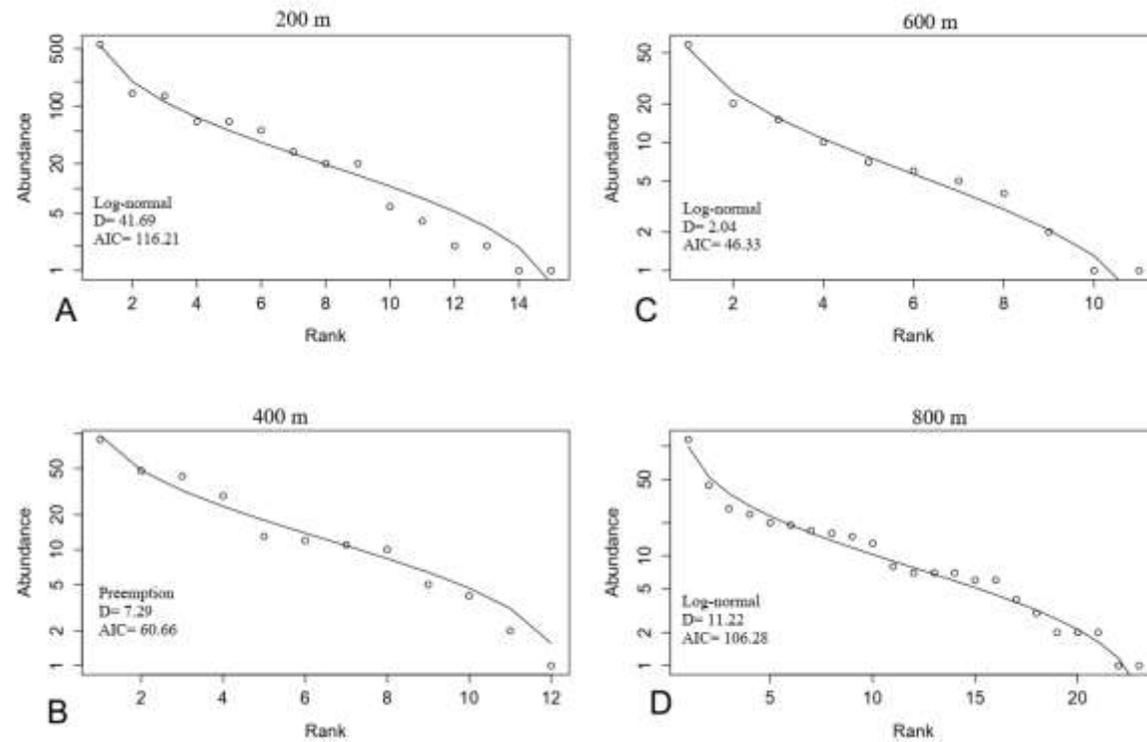


Figura 5: Modelos de distribuição de espécies para as espécies de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara (A=200 m; B= 400 m; C= 600 m; D= 800 m). Todas as cotas se encaixaram no modelo Log-normal, exceto 400 m que se ajustou melhor a Preemption.

5 MANUSCRITO IV: ANURAN DIVERSITY INDICATES THAT CAATINGA RELICTUAL NEOTROPICAL FORESTS ARE MORE RELATED TO THE ATLANTIC FOREST THAN TO THE AMAZON ^Φ

^Φ *Aceito na PeerJ.*

1 **Anuran diversity indicates that Caatinga relictual Neotropical forests are more related**
2 **to the Atlantic Forest than to the Amazon.**

3

4 Déborah P Castro^{1,3}, João Fabrício M Rodrigues², Maria Juliana Borges-Leite¹, Daniel
5 Cassiano Lima³, Diva Maria Borges-Nojosa¹

6 ¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Biologia,
7 Universidade Federal do Ceará, Fortaleza/ CE, Brazil.

8 ² Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás,
9 Goiânia/ GO, Brazil.

10 ³ Faculdade de Educação de Itapipoca, Universidade Estadual do Ceará, Itapipoca/ CE, Brasil.

11 Corresponding Author: Déborah Castro

12 Email address: deborahpraciano@gmail.com

13

14 **ABSTRACT**

15 The relationships among the morphoclimatic domains of South America have been a major
16 biogeographical issue of recent years. Palynological, geological and phytogeographical data
17 suggest that the Amazon Forest and the Atlantic Forest were connected during part of the
18 Tertiary and Quaternary periods. This study uses amphibians as model organisms to
19 investigate whether relict northeastern forests are a transition between the Amazon Forest and
20 the Atlantic Forest. We compiled matrices of species composition for four different
21 phytogeographic formations and “*Brejos de Altitude*”, and analyzed them using clustering
22 methods and Cladistic Analysis of Distributions and Endemism (CADE). Our results indicate
23 that the anurofauna of these northeastern forest relicts is most similar in composition to the
24 areas of the Atlantic Forest included in this study, and most dissimilar to the Amazon Forest,
25 which leads us to affirm that events of biotic exchange were more frequent within the Atlantic
26 Forest areas.

27

28 INTRODUCTION

29 The relationships among the morphoclimatic domains of South America have been a major
30 biogeographical issue of recent years (Pellegrino et al., 2005; Cabanne et al., 2007; Werneck,
31 2011; Werneck et al., 2011; Werneck et al., 2012; Sobral-Souza & Lima-Ribeiro, 2017).
32 Efforts to understand these relationships have identified climatic fluctuations of the
33 Quaternary as the main driver of the current distribution of the main forest vegetation types in
34 the Neotropics (Haffer, 1969; Andrade-Lima, 1982; Haffer & Prance, 2002; Martins et al.,
35 2009). Results of palynological (Pierre-Ledru et al., 1996; Oliveira, Barreto & Suguio, 1999;
36 Bush & Oliveira, 2006), geological (Oliveira, Barreto & Suguio, 1999), phytogeographical
37 (Pierre-Ledru, Salgado-Labouriau & Lorscheitter, 1998; Auler et al., 2004; Santos et al.,
38 2007) and zoogeographical (Carvalho, Bortolanza & Soares, 2003; Borges-Nojosa &
39 Caramaschi, 2003; Costa, 2003; Batalha-Filho et al., 2013) studies suggest that the Amazon
40 Forest and the Atlantic Forest were linked, thereby enabling the exchange of species (Connor,
41 1986; Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003; Borges-Nojosa, 2007; Carnaval & Bates, 2007;
42 Batalha-Filho et al., 2013).

43 The effects of Quaternary climatic fluctuations are evident in northeastern Brazil
44 (Santos et al., 2007), which is predominantly comprised of areas of Caatinga but also features
45 forest relicts described by Andrade-Lima (1966) and Veloso, Rangel-Filho & Lima (1991) as
46 Seasonal Evergreen Forests (Florestas Estacionais Sempre-Verdes). These forests occur on
47 mountains, plateaus and plains of approximately 900m in elevation, generally located near the
48 coast and whose windward slopes are wetter than the semiarid leeward slopes due to
49 orographic rain (Araújo et al., 2007). They were named “Brejos de Altitude” (Relictual
50 Forests) by Andrade & Lins (1964) and Andrade-Lima (1966; 1982), and are remnants of
51 vegetation that was probably continuous along the northeast coast of Brazil forming
52 biological corridors between the Amazon Forest and the Atlantic Forest in wetter
53 paleoclimatic periods. They also seem to be refuges within the Caatinga domain for species of
54 these two forest biomes (Auler & Smart, 2001; Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003; Auler et
55 al., 2004).

56 The presence of species with disjunct distributions, distributions that encompass
57 the northeastern “Brejos de Altitude” and either the Amazon Forest or the Atlantic Forest (or
58 both), also suggests that the “Brejos-de-Altitude” acted as corridors connecting the two forest
59 biomes (Andrade-Lima, 1966; Rizzini, 1967; Batalha-Filho et al., 2013). However, how these

60 connections occurred is not yet fully clear, with two hypotheses currently being used to
61 explain them (Fiaschi & Pirani, 2009). According to Coimbra-Filho & Câmara (1996),
62 connections between the Atlantic Forest and the Amazon Forest occurred along the
63 northeastern Atlantic coast, but were destroyed when European settlement began. Based on
64 palynological studies conducted in the Icatu River Valley, Bahia, Oliveira, Barreto & Suguio
65 (1999) found a past plant assemblage that was comprised of species of both the Amazon
66 Forest and the Atlantic Forest, suggesting that a forested ecosystem linking these biomes once
67 existed. This evidence seems to agree with the connection hypothesis suggested by Oliveira-
68 Filho & Ratter (1995), who claimed the existence of a network of riparian forests in Caatinga
69 and Cerrado that were responsible for the links between the Amazon Forest and the Atlantic
70 Forest.

71 According to Connor (1986) and Carnaval (2002), modern distributions of species
72 may be used both to infer local Pleistocene refuges and to test for links among them. In this
73 way, we believe that species with low individual mobility and high philopatry to their natural
74 sites still present a geographical distribution similar to that found in the Pleistocene, and can
75 serve as a model to indicate connections between the Amazon and the Atlantic Forest. Taking
76 this assertion into account, we use amphibians as model organisms for understanding the
77 historical relationship among Brazilian biomes. Populations of amphibians have a tendency to
78 be genetically structured even over short geographical distances and can retain signal of
79 historical events that can be helpful in determining their current distribution (Zeisset &
80 Beebee, 2008), reinforcing that modern distributions of these animals may be used to infer
81 area relationships. This study aims to evaluate the relationships between the “Brejos de
82 Altitude” in northeastern Brazil and the Amazon Forest and the Atlantic Forest using the
83 composition of anuran assemblages. We used anurans as a model to test the hypothesis that
84 “Brejos de Altitude” functioned as important corridors connecting these two forested
85 Brazilian biomes, as suggested by AndradeLima (1982). We expected the current anuran
86 fauna of the “Brejos de Altitude” to have a high proportion of species in common with the
87 Amazonian and Atlantic forest formations.

88

89 **MATERIAL AND METHODS**

90 **Data Selection**

91 We performed a search for studies with data on species composition of frog assemblages of
92 the northeastern “Brejos de Altitude” and of the three Brazilian phytogeographic formations
93 probably connected in the past: (1) Amazon (Amazon and pre-Amazon region), (2) Atlantic
94 (north, and southeastern/south components) and (3) Cerrado. We also collected anuran
95 composition data from Caatinga (*sensu strictu*) because it constitutes the landscape matrix in
96 which “Brejos de Altitude” are located. The searches were conducted using ISI Web of
97 Science, SciELO and Google Scholar. We also searched references found in the original
98 articles, publications of the Ministério do Meio Ambiente (MMA) and banks of dissertations
99 and theses. Searches used combinations of the keywords (Species *) and (* diversity and
100 richness) and (* Amazon, Atlantic Forest, Cerrado * * Caatinga, “Brejos-de-altitude” and *
101 anurans *). We reviewed all publications available on the website of the MMA for each
102 phytophysiognomy with assemblages with defined frog species composition. We only selected
103 studies that had a clearly defined study site with known geographical coordinates and known
104 species composition and richness for its frog assemblage. To avoid problems related to
105 taxonomic bias, we excluded from the analysis species that were cited as undetermined in the
106 original publications which included all those registered as "sp" (unidentified species), "gr"
107 (group), “cf” (confers) and "aff" (affinis), according to the criteria proposed by Araújo,
108 Condez & Sawaya (2009) and Forlani et al., (2010). To minimize misinterpretation due to the
109 "effect of the taxonomist" we checked synonyms using Amphibian Species of the World
110 (Frost, 2018).

111

112 **Data Analysis**

113 We first constructed a presence-absence matrix where the columns represented species, and
114 the rows represented sites. After we calculated compositional dissimilarities between the
115 study sites using the Sorensen and Simpson indexes, which are commonly used in ecological
116 and biogeographic studies and evaluate different forms of composition change (Koleff et al.,
117 2003). We used clustering methods to evaluate the relationships between different study sites
118 (Rosen, 1992; Ron, 2000). We used Cladistic Analysis of Distributions and Endemism
119 (CADE) to generate a testable hypothesis of area-relationships between the “Brejos de
120 Altitude” in northeastern Brazil and the Amazon Forest and the Atlantic Forest using the
121 composition of anuran assemblages. CADE is an appropriate method for examining
122 biogeographical signal, provided hierarchical information is incorporated and sample size is

123 large (Porzecanski; Cracraft, 2005; Nihei, 2006). CADE was implemented in the software
124 TNT (Tree Analysis Using New Technology) Version 1.5 (Goloboff; Catalano, 2016). In
125 CADE analysis, we included a new “area” containing only zeros in our presence-absence
126 matrix to represent the “outgroup” site. We also included the distribution of the genders and
127 families of the species sampled in our literature search. Tree searches were performed using
128 1000 replicates of Wagner trees followed by the TBR (Tree Bisection Reconnection)
129 swapping algorithm saving 10 trees per replication. We generated a strict consensus tree using
130 the most parsimonious trees found and evaluated the support of this tree using the Bremer
131 support. We grouped study sites by their dissimilarities using an Unweighted Pair Group
132 Method using Arithmetic averages (UPGMA) algorithm. Second, we ordered areas using non-
133 metric multidimensional scaling (NMDS). We used the statistical software R (R Development
134 Core Team, 2010) and the package "Vegan" (Oksanen et al., 2010) for the implementation of
135 these analyses.

136 **RESULTS**

137 We found 93 publications that addressed 113 study sites that met the criteria
138 established for this research. We found a total richness of 423 species of frogs distributed
139 among eleven (11) locations of “Brejos de Altitude”, 22 of Amazon Forest, 14 of Caatinga,
140 30 of Cerrado and 36 of Atlantic Forest, the latter being divided into northeastern (14) and
141 southeastern/south (22) regions (Figure 01 and Supplementary materials). The dendrograms
142 from the UPGMA analyses had similar results, with a slight inconsistency between them. The
143 Simpson’s UPGMA showed that Amazon Forest sites are all clustered in a single group and
144 that southeastern/south Atlantic Forest sites are clustered together with Cerrado (Figure 2).
145 Only two areas of northeastern Atlantic Forest are found within these South-Southern Atlantic
146 Forest groups. In contrast, Sorensen’s UPGMA demonstrated that at least four areas of the
147 Southeast / South Atlantic Forest are closely linked to the Amazon Rainforest (Figure 3). The
148 study sites of “Brejos de Altitude” had species compositions more similar to areas of the
149 northeastern Atlantic Forest and Caatinga, being located with those in the dendrograms.
150 Cophenetic Correlation Coefficients were high (Sorensen= 0,880 and Simpson= 0,838),
151 indicating that the dendrograms are adequately representing real dissimilarities among sites.

152 NMDS highlighted the existence of the five distinct groups found in UPGMA: (1)
153 Amazon Forest; (2) Cerrado (3) southeastern Atlantic Forest; (4) northeastern Atlantic Forest
154 and (5) Caatinga, “Brejos de Altitude” (Figure 4 and 5). The northeastern Atlantic Forest also

155 formed a point of intersection between the southeastern Atlantic Forest and the group of
156 “Brejos de Altitude” and Caatingas. The Cerrado are closely linked to southeastern Atlantic
157 Forest. The stress values of the NMDS analyses were 0.181 (Sorensen) and 0,189 (Simpson)
158 for the two dimensions, indicating that there is little distortion in the data and the distances are
159 well supported. We compared the data from these analyses (UPGMA and NMDS) and found
160 that areas of “Brejos de Altitude” had greater similarity with Caatinga and areas of
161 northeastern Atlantic Forest.

162 The tree search found 100 most parsimonious trees, which had a score of 2198.
163 The eleven “Brejos de Altitude” were divided into five groups on our consensus cladogram
164 (Figure 6): (1) Two “Brejos de Altitude” (Serra da Guia- BSEGUI and Brejo dos Cavalos-
165 BPECAV) located in Sergipe and Pernambuco formed a basal polytomy with all others
166 phytogeographic formations; (2) Two areas located in the State of Pernambuco (Triunfo-
167 BPETRI and Buíque- BPECAT); (3) Two areas located in the State of Ceará (Serra de
168 Maranguape- BCEMAR and Ibiapaba- BCEIBI); (4) Three areas located in the State of Ceará
169 (Juazeiro- BCEJUA, Crato- BCECRA and Barbalha- BCEBAR); and (5) one area located in
170 Ceará (Baturité – BCEBAT) and one area of Pernambuco (Serra Negra- BPENEG) formed a
171 single group and were closest to areas of Caatinga.

172 The CADE generally reinforced the results found in the cluster analysis: 1) the
173 Amazon Forest formed a clade separated from all other vegetation types; 2) the CADE seems
174 to reinforce that the areas of “Brejos de Altitude” are most commonly found closer to the
175 Caatinga and Atlantic Forest Northeast.

176

177 **DISCUSSION**

178 In our study, we found that anuran assemblages of “Brejos de Altitude” are more similar to
179 areas of Caatinga and Atlantic Forest in northeastern Brazil than to the Amazon Forest.
180 Besides, “Brejos de Altitude” sites are also more similar to distant areas of southeastern/south
181 Atlantic Forest and Cerrado, than to Amazon areas. These results contradict the hypothesis of
182 Andrade-Lima (1982) and Bigarella & Andrade-Lima (1982) who proposed that the Atlantic
183 Forest and Amazon Forest were interconnected via the “Brejos de Altitude” of northeastern
184 Brazil, and that the current distribution of species resulted from the fragmentation of this
185 ancestral biota.

186 The great similarity between “Brejos de Altitude” and the northeastern Atlantic
187 Forest was also found by other authors. Borges-Nojosa & Caramaschi (2003) and Borges-
188 Nojosa (2007), studied the distribution of reptiles in “Brejos de Altitude” in the state of Ceará,
189 and found greater similarity to areas of Atlantic Forest. Tabarelli et al., (2004) and Rodal et
190 al., (2008) found similar results for plants of “Brejos de Altitude”. In a phylogeographic study
191 of two species of anurans, *Proceratophrys renalis* (Miranda-Ribeiro, 1920) and *Pristimantis*
192 gr. *ramagii* (Boulenger 1888), from “Brejos de Altitude”, Carnaval & Bates (2007) concluded
193 that these areas are more closely related to the Atlantic Forest than to the Amazon Forest.

194 The existence of latitudinal differences in the Atlantic Forest, which form a
195 southern component unlike other areas located further north, was also found by some other
196 studies (Amorim & Pires, 1996; Costa et al., 2000; Silva et al., 2004; Carnaval et al., 2009).
197 Muller (1973) distinguished three different sub-centers in the Atlantic Forest (Pernambuco,
198 Bahia and São Paulo). Our results demonstrate that this pattern of differentiation is valid for
199 anurans as well. There is greater similarity between the northeastern component of the
200 Atlantic Forest and areas of “Brejos de Altitude”. This similarity may be explained by
201 historical factors and the small geographical distance between the areas of this study.

202 We also found a high degree of similarity between “Brejos de Altitude” and
203 Caatinga. According to Borges-Nojosa & Caramaschi (2003) the influence of Caatinga on the
204 species composition of the “Brejos de Altitude” is undeniable because this semiarid biome is
205 the matrix in which the relictual forests are inserted. The strong association of “Brejos de
206 Altitude”, northeastern Atlantic Forest and Caatinga suggest that “Brejos de Altitude” be
207 considered an ecotone region. Ecotones are transition zones between two adjacent ecological
208 systems. They contain organisms of each of the overlapping communities and organisms that
209 are restrict to the ecotone (Holland, 1988; Risser, 1995), thereby making them of great interest
210 to conservationists (McArthur & Sanderson, 1999).

211 Genetic studies of species found in the humid “Brejos de Altitude” in northeastern
212 Brazil suggest that they do not all have the same evolutionary histories (Carnaval, 2002;
213 Carnaval & Bates, 2007), and probably resulted from two different former expansions that
214 occurred in the Holocene and Pleistocene (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003). In our
215 analysis, areas of “Brejos de Altitude” were not also clustered in a single group, reinforcing
216 these possible multiple origins of these areas. Probably the hypothesis of the “Brejos de
217 Altitude” being a natural biogeographical unit of Silva & Castelleti (2003) is not valid.

218 Carnaval & Bates (2007) suggest that the “Brejos de Altitude” do not have a common
219 biogeographical origin, and Vanzolini (1981) and Borges-Nojosa & Caramaschi (2003),
220 already highlighted that the patterns of distributions of species of amphibians and reptiles
221 show that each currently recognized “Brejo de Altitude” has a unique composition of species.

222 However, the relationships we found in our study may be specific for anurans.
223 This assertion corroborates that proposed by Batalha-Filho & Miyaki (2014), which states that
224 the processes of diversification within the Brazilian phytogeographic formations may possibly
225 be related to the ecological dependencies and the requirement of habitats inherent to the
226 characteristics of each organism. Prance (1979, 1982), in a study of plants, and Teixeira et al.,
227 (1986) with birds, concluded that the Amazon influence on these groups is greater than the
228 Atlantic influence. Anurans, unlike birds and certain plants that can be easily dispersed, have
229 low individual mobility and do not usually disperse over long distances (Ron, 2000; Zeisset &
230 Beebee, 2008). This may explain the greater influence of the northeastern Atlantic Forest
231 areas on the anuran fauna of the “Brejos de Altitude” since they are geographically closer than
232 the Amazonian areas.

233 The fact that Sorensen's UPGMA has indicated that some areas of the
234 Southeastern Atlantic Forest have species composition similar to some areas of the Amazon
235 seems to indicate that these areas may share a common history. Probably, the historical
236 contacts between these phytogeographic formations comprise distinct temporal connections
237 (Batalha-Filho et al., 2013) through the Cerrado and the Caatinga. On the other hand, despite
238 the evidence found in our study that contradicts a link between the northeastern “Brejos de
239 Altitude” and the Amazon Forest, we cannot be certain that these links have not occurred in
240 the recent past. The disjunct distributions of some taxa indicate that there may have been
241 conditions in the Pleistocene that allowed the expansion of rainforests (Andrade-Lima, 1982;
242 Pennington et al., 2000; Santos et al., 2007; Borges-Nojosa et al., 2017.). Such disjunct
243 distributions have been recorded for plants (Santos et al., 2007), birds (Teixeira et al., 1986),
244 mammals (Costa, 2003) lizards and amphisbaenids (Borges-Nojosa & Caramaschi, 2003). At
245 least two genera of frogs (*Pristimantis* and *Adelophryne*) have such a disjunct distribution,
246 occurring in “Brejos de Altitude” and in other forested areas of Brazil.

247

248 **CONCLUSIONS**

249 Our results indicate that the anuran fauna of “Brejos de Altitude” is most similar in
250 composition to areas of the Atlantic Forest and highly dissimilar to areas of the Amazon
251 Forest and Cerrado. In addition, the northeastern “Brejos de Altitude” seem to have different
252 histories and have a strong ecotonal character, which reinforces the importance of
253 conservation of these formations. To better understand the current distribution of taxa of these
254 relictual forests and how historical and geological processes have shaped their distribution,
255 more inventories and phylogeographic studies of frog species for the “Brejos de Altitude” and
256 Caatinga are needed.

257

258 **ACKNOWLEDGMENTS**

259 We thank Geraldo Jorge Barbosa de Moura, Marinus Steven Hoogmoed, Mirco Solé and
260 Paulo Cascon for provided valuable comments which helped us to improve the manuscript.
261 We are grateful to David James Harris and Eric Wild, who revised the English version of this
262 manuscript.

263 **REFERENCES**

- 264 Amorim DS, Pires MRS. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum
265 biodiversity estimation. *In: Bicudo CEM, Menezes WA. Biodiversity in Brazil, a first*
266 *approach*.183-219. CNPQ, São Paulo.
- 267 Andrade-Lima D. 1966. Esboço fitoecológico de alguns “brejos” de Pernambuco. *Arquivos do*
268 *Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco*. 8: 3-9.
- 269 Andrade-Lima D. 1982. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. *In: Prance GT.*
270 *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York, p. 245-254.
- 271 Andrade GO, Lins RC. 1964. Introdução ao estudo dos “Brejos” pernambucanos. *Arquivos*
272 *do Instituto de Ciências da Terra*. 2: 21-34.
- 273 Araújo CO, Condez TH, Sawaya RJ. 2009. Anfíbios Anuros do Parque Estadual das Furnas
274 do Bom Jesus, sudeste do Brasil, e suas relações com outras taxocenoses do Brasil. *Biota*
275 *Neotropica*. 9 (2): 77-98.

- 276 Araújo FS, Gomes VS, Silveira AP, Figueiredo MA, Oliveira RS, Bruno MMA, Lima-Verde
277 LW, Silva EF, Otutumi AT, Ribeiro KA. 2007. Efeito da variação topo climática e estrutura
278 da vegetação da serra de Baturité, Ceará. In: Oliveira TS, Araújo FS. *Diversidade e*
279 *Conservação da Biota da Serra de Baturité, Ceará*. Edições UFC/COELCE: Fortaleza. p. 75-
280 162.
- 281 Auler AS, Smart PL. 2001. Late quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from
282 U-series dating of travertine and water-table speleothems. *Quaternary Research*.55: 159-167.
- 283 Auler AS, Wang X, Edwards RL, Cheng H, Cristalli PS, Smart PL, Richards DA. 2004.
284 Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently
285 semi-arid northeastern Brazil. *Journal of Quaternary Science*.19(7): 693-701.
- 286 Batalha Filho H, Fjeldsa J, Fabre PH, Miyaki CY. 2013. Connections between the Atlantic
287 and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. *Journal of*
288 *Ornithology*. 154: 41-50.
- 289 Batalha-Filho H, Myaki CY. 2014. Processos evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica.
290 *Fronteiras: Journal of Social Technological and Environmental Science*. 3: 34-44.
- 291 Bigarella JJ, Andrade-Lima D. 1982. Paleoenvironmental changes in Brazil. In: Prance GT.
292 *Biological Diversification in the tropics*. 27-40. Columbia University Press, New York.
- 293 Borges-Nojosa DM, Caramaschi U. 2003. Composição e análise comparativa da diversidade e
294 das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (Squamata) dos Brejos
295 Nordestinos. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC. *Ecologia e Conservação da Caatinga*.
296 UFPE, Recife:489-540.
- 297 Borges-Nojosa DM. 2007. Diversidade de anfíbios e répteis na serra de Baturité, Ceará. In:
298 OLIVEIRA, T. S.; ARAÚJO, F. S. *Diversidade e Conservação da Biota da Serra de Baturité,*
299 *Ceará*. Fortaleza: Edições UFC/COELCE., 225-247.
- 300 Borges-Nojosa DM, Castro DP, Lima DC, Bezerra CH, Maciel AO, Harris DJ. 2017.
301 Expanding the known range of *Caecilia tentaculata* (Amphibia: Gymnophiona) to relict
302 mountain forests in northeastern Brazil: linking Atlantic forests to the Amazon? *Salamandra*.
303 53 (3): 429-434.

- 304 Boulenger GA. 1888. Note on the classification of the Ranidae. *Proceedings of the Zoological*
305 *Society of London* 1888: 204-206.
- 306 Bush MB, Oliveira PE. 2006. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian
307 Speciation: a paleoecological perspective. Campinas: *Biota Neotropica*.6(1).
- 308 Cabanne GS, Santos FR, Miyaki. 2007. Phylogeography of *Xyphorhynchus*
309 *fuscus*(Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in
310 southern Atlantic forest. *Biological Journal of Linnean Society*. 91: 73-84.
- 311 Carnaval AC. 2002. Phylogeography of Four Frog Species in Forest Fragments of
312 Northeastern Brazil- A Preliminary Study. *Integrative Compared Biology*.42: 913-921.
- 313 Carnaval AC, Bates JM. 2007. Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks
314 Pleistocene climate change in Northeastern Brazil. *Evolution*. 61 (12): 2942-2957.
- 315 Carnaval AC.; Hickerson MJ, Haddad CFB, Rodrigues MT, Moritz C. 2009. Stability Predicts
316 Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*.323: 785-789.
- 317 Carvalho CJB, Bortolanza MCC, Soares EDG. 2003. Distributional Patterns of Neotropical
318 Muscidae (Diptera). In: Morrone JJ, Llorent B. *Una perspectiva latinoamericana de la*
319 *Biogeografía*. : 236-274. Universidad Autónoma de México. Ciudad del México.
- 320 Coimbra-Filho AF, Câmara IG. 1996. *Os limites originais do bioma Mata Atlântica na*
321 *região nordeste do Brasil*. Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para a Conservação da
322 Natureza. 86p.
- 323 Connor EF. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of
324 tropical biotas. *Tree* 1 (6): 165-168.
- 325 Costa L. 2003. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a
326 study of molecular phylogeography with small mammals. *Journal of Biogeography*. 30: 71-
327 86.
- 328 Costa LP, Leite YRL, Fonseca GAB, Fonseca MT.2000 Biogeography of South American
329 forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. *Biotropica* 32 (4b): 872-881.

- 330 Fiaschi P, Pirani JR. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal*
331 *systematics of Evolution*. 47(5): 477-496.
- 332 Forlani MC, Bernardo PH, Haddad CFB, Zaher H. 2010. Herpetofauna do Parque Estadual
333 Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica*. 10 (3): 265-309.
- 334 Frost DR. 2018. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version
335 6.0. Electronic Database accessible at
336 <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural
337 History, New York, USA.
- 338 Goloboff PA, Catalano SA. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of
339 phylogenetic morphometrics. *Cladistics*. 32: 221-238.
- 340 Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*. 165: 131-137.
- 341 Haffer J, Prance GT 2002. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o
342 Cenozoico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos avançados*. 16(46):
343 175-206.
- 344 Holland MM. 1988. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries report of
345 a SCOPE/MAB workshop on ecótonos. *Biological International Special Issue*. 17: 47-106.
- 346 Koleff P, Gaston KJ, Lennon JJ. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data.
347 *Journal Animal Ecology*. 72: 367-382.
- 348 Lamshead PJD, Paterson GLJ. 1986. Ecological cladistics an investigation of numerical
349 cladistics as a method for analyzing ecological data. *Journal of Natural History*. 20: 895-909.
- 350 Martins FM, Templeton AR, Pavan ACO, Kohlbach BC, Morgante JS. 2009. Phylogeography
351 of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): Marked population structure, Neotropical
352 Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC*
353 *Evolutionary Biology* 9: 294.
- 354 McArthur ED, Sanderson SC. 1999. Ecotones: Introduction, Scale, and Big Sage Brush
355 Example. *USDA Foreste Service Proceedings RMSP-P-11, Baton Rouge, LA, USA*.

- 356 Miranda-Ribeiro A. 1920. Algumas considerações sobre o gênero *Ceratophrys* e suas
357 espécies. *Revista do Museu Paulista*. São Paulo 12: 291-304.
- 358 Muller, P. 1973. *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical N realm: a*
359 *study in the evolution of the neotropical N biota and its native landscape*. W. Junk, The
360 Hague.
- 361 NIHEI, SS 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of*
362 *Biogeography* 33: 2099–2106.
- 363 Oksanen J, Blanchet, FG, Kindt R, Legendre P, O’hara RB, Simpson GL, Solymos P,
364 Stevens MHH, Wagner H. 2010. *Vegan: Community Ecology Package*. R Package version
365 1.17-6. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- 366 Oliveira PE, Barreto AMF, Suguio K. 1999. Late Pleistocene/Holocene climatic and
367 vegetational History of the Brazilian Caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco
368 River. *Palaeogeographical, Palaeoclimatic, Palaeoecology*.152:319-337.
- 369 Oliveira-Filho AT, Ratter JA . 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the
370 analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany*. 52(2): 141-194.
- 371 Pellegrino KCM, Rodrigues MT, Waite AN, Morando M, Yassuda YY, Sites JW. 2005.
372 Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae,
373 Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic forest.
374 *Biological Journal of Linnean Society*. 85: 13-26.
- 375 Pennington RT, Prado DE, Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and
376 Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*. 27: 261-273.
- 377 Pierre-Ledru M, Braga PIS, Soubies F, Fournier M, Martin L, Suguio K, Turci B 1996. The
378 last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate.
379 *Palaeogeographic, Palaeoclimatic, Palaeoecology*. 123: 239-257.
- 380 Pierre-Ledru M, Salgado-Labouriau ML, Lorscheitter ML. 1998. Vegetation dynamics in
381 Southern and central Brazil during the last 10,000 yr B. P. *Review of Palaeobotany and*
382 *Palynology*. 99: 131-142.

- 383 PORZECANSKI, AL, CRACRAFT, J 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism
384 (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American
385 aridlands. *Journal of Biogeography*. 32: 261–275.
- 386 Prance GT. 1979. The taxonomy and phytogeography of the *Chrysobalanaceae* of the
387 Atlantic coastal forests of Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*. 2: 19-39.
- 388 Prance GT. 1982. Forest refuges: evidences from woody angiosperms. In: PRANCE, G. T.
389 *Biological Diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York. p. 137-158.
- 390 R Development Core Team (2010): *R: A language and environment for Statistical computing*.
391 R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.Rproject.org/>
- 392 Risser PG. 1995. The Status of the science examining ecotones. *BioScience*.45: 318-325.
- 393 Rizzini A. 1967. Delimitação, caracterização e relações da flora silvehileana. *Atas*
394 *Simplificadas da Biota Amazônica*. *Botânica*.4:13-36.
- 395 Rodal MJN, Barbosa MRV, Thomas WW. 2008. Do the seasonal forests in Northeastern
396 Brazil represent a single floristic unit? *Brazilian Journal of Biology*. 68: 467-475.
- 397 Ron SR. 2000. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on
398 raw distribution of vertebrates groups. *Biological Journal of Linnean Society*. 71: 379-402.
- 399 Rosen BR. 1992. Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in
400 marine palaeobiogeography. *Palaeobiogeographic, Palaeoclimatic, Palaeocology*. 92, 171-
401 205.
- 402 Santos AMM, Cavalcanti DR, Silva JMC, Tabarelli M 2007. Biogeographical relationships
403 among tropical forests in north-eastern Brazil. *Journal of Biogeography*.34: 437-446.
- 404 Silva JMC, Casteletti CHM. 2003. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil.
405 In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. *The Atlantic Forest of South America:*
406 biodiversity status, threats, and outlook. P. 43-59. Center for Applied Biodiversity Science
407 and Island Press, Washington, DC.
- 408 Silva JMC, Souza MC, Castelletti CHM. 2004. Areas of endemism for passerine birds in the
409 Atlantic Forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*. 13: 85-92.

- 410 Sobral-Souza T, Lima-Ribeiro MS. 2017. De volta ao passado: revisitando a história
411 biogeográfica das florestas neotropicais úmidas. *Oecologia Australis*. 21: 93-107.
- 412 Tabarelli M, Silva JMC, Gascon C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the
413 impoverishment of neotropicalN forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419-1425.
- 414 Teixeira DM, Nacinovic JB, Tavares MS. 1986. Notes on some birds of Northeastern Brazil.
415 *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 106:71-74.
- 416 Vanzolini PE .1981 A quasi-historical approach to the natural History of differentiation of
417 reptiles in the tropical geographic isolates. *PapéisAvulsos de Zoologia*.34: 189-204.
- 418 Veloso HP, Rangel-Filho AL, Lima JCA. 1991. *Classificação da vegetação brasileira,*
419 *adaptada a um sistema universal*.IBGE, Rio de Janeiro. 123p.
- 420 Werneck FP. 2011. The diversification of eastern South American Open vegetation biomes:
421 Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*. 30: 1630-1648.
- 422 Werneck FP, Costa GC, Colli GR, Prado De, Sites JW Jr. 2011. Revisiting the historical
423 distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution
424 modelling and palynological evidence. *Global Ecology and Biogeography* 20 (2): 272-288
425 DOI 10.1111/j.1466-8238.2010.00596.x.
- 426 Werneck FP, Gamble T, Colli GR, Rodrigues MT, Sites EJW. 2012. Deep diversification and
427 Long-Term Persistence in the South American 'Dry Diagonal': Integrating Continent-Wide
428 Phylogeography and Distribution Modeling of Geckos. *Evolution*. 66: 3014-3034.
- 429 Zeisset I, Beebee TJC. 2008. Amphibian phylogeography: a model for understanding
430 historical aspects of species distributions. *Heredity*, 101: 109-119.



Figure 1: Map of the study area- Map of the study sites analyzed in the study. More details of each site may be found in the supplementary material. The different vegetation types are represented by colors: southeast/south Atlantic Forest = Purple; northeastern Atlantic Forest = Navy Blue; Caatinga = Red; Cerrado= Orange; Brejos de Altitude= Blue; Amazon = Green. Map Author: Maria Juliana Borges-Leite

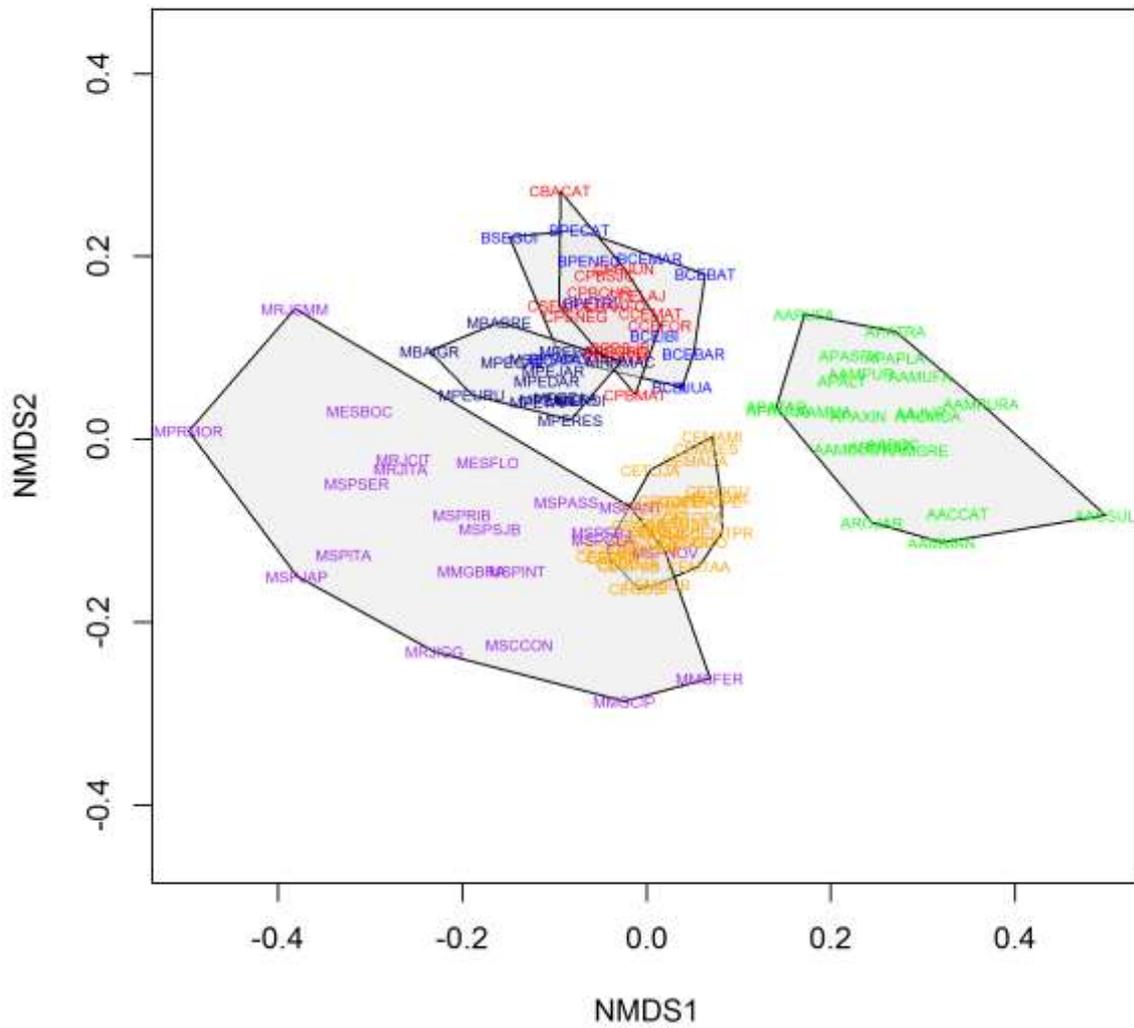


Figure 2: Non-metric multidimensional scaling (using Simpson index) of the 113 areas analyzed in this study- Polygons represent the studied vegetation types: southeastern/south Atlantic Forest = Purple; northeastern Atlantic Forest = Navy Blue; Caatinga = Red; Cerrado= Orange; Brejos de Altitude= Blue; Amazon = Green.

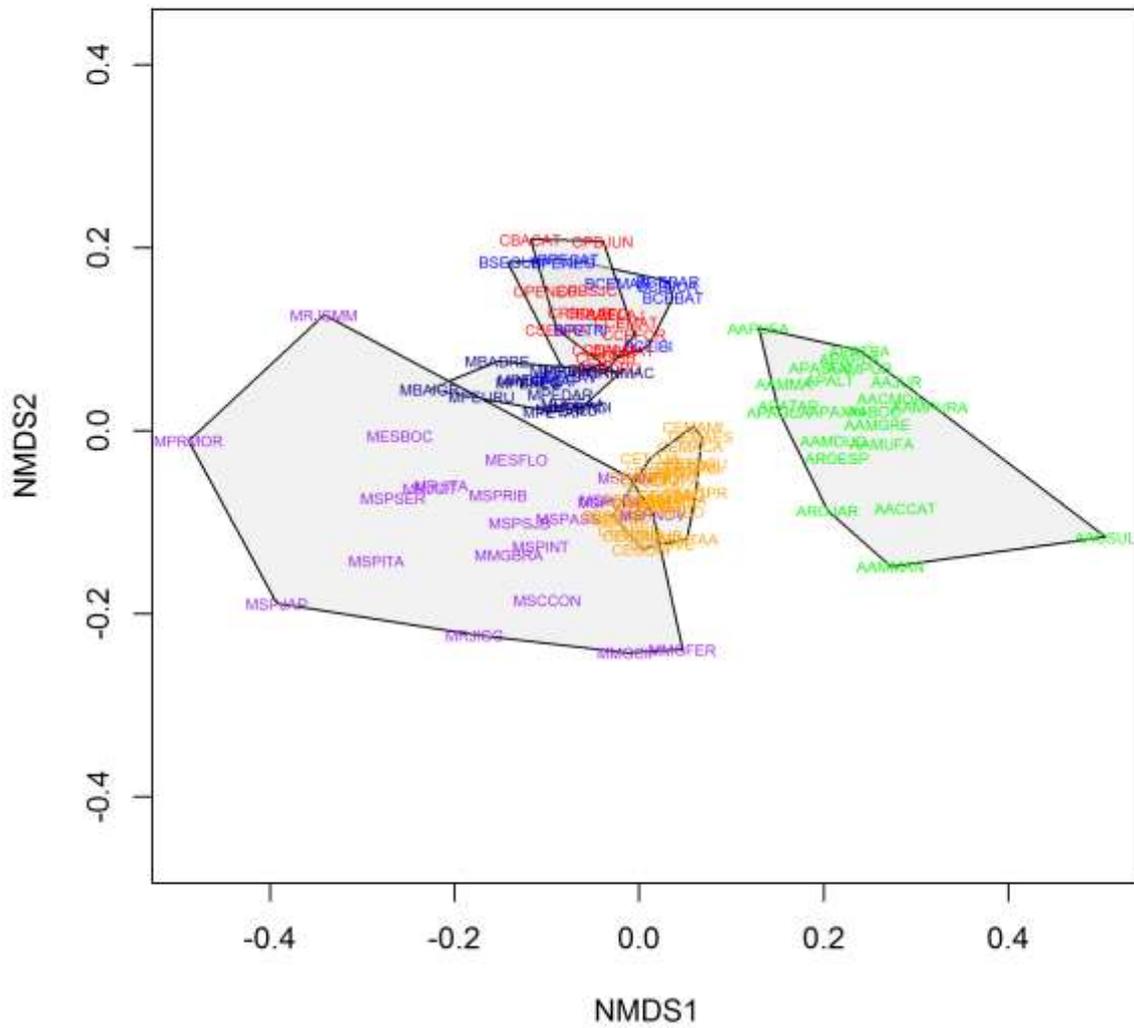


Figure 3: Non-metric multidimensional scaling (using Sorensen index) of the 113 areas analyzed in this study. Polygons represent the studied vegetation types: southeastern/south Atlantic Forest = Purple; northeastern Atlantic Forest = Navy Blue; Caatinga = Red; Cerrado= Orange; Brejos de Altitude= Blue; Amazon = Green.

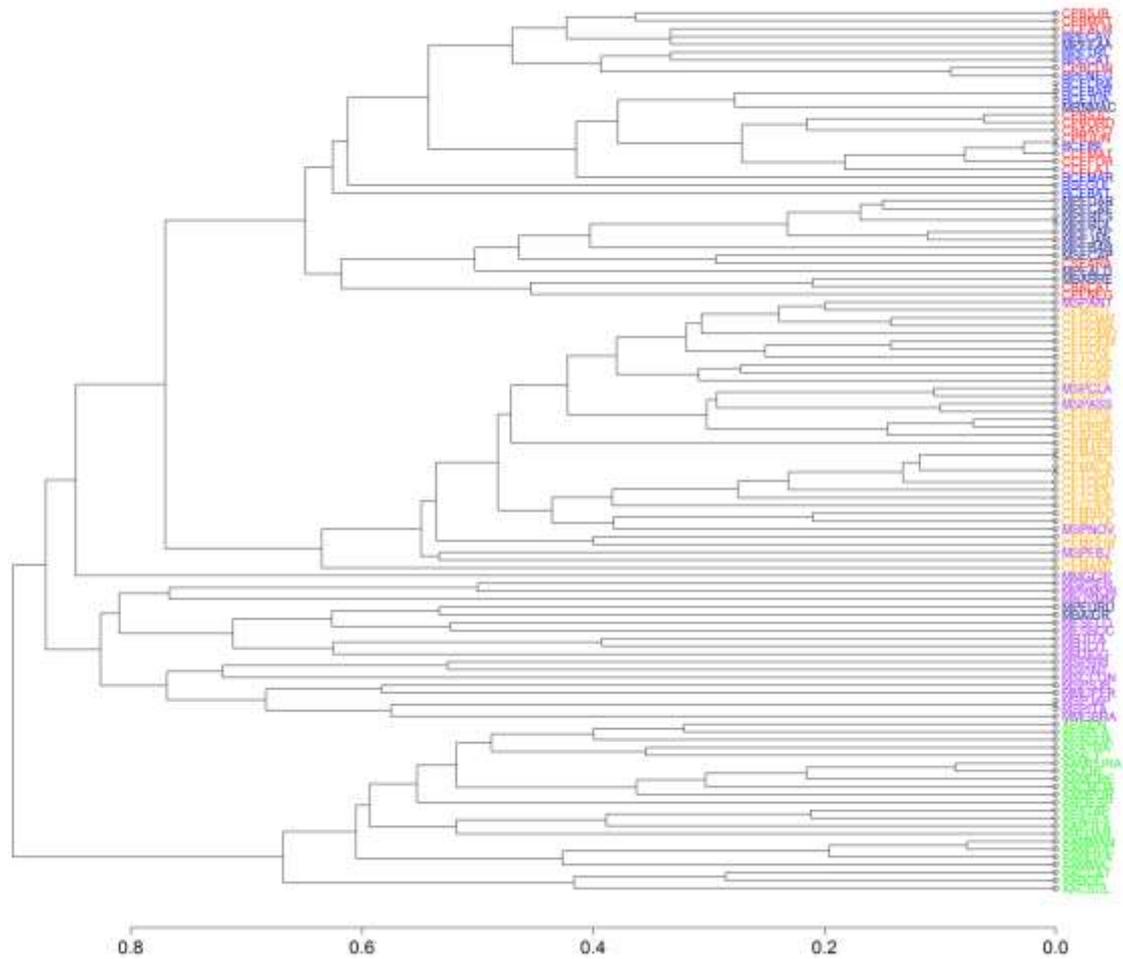


Figure 4: Dendrogram of similarity between study areas obtained using Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages (UPGMA) and Simpson index for 113 areas included in our study. The areas are identified by codes found in the supplementary materials. The different vegetation types are represented by colors: southeastern/south Atlantic Forest = Purple; northeastern Atlantic Forest = Navy Blue; Caatinga = Red; Cerrado= Orange; Brejos de Altitude= Blue; Amazon = Green

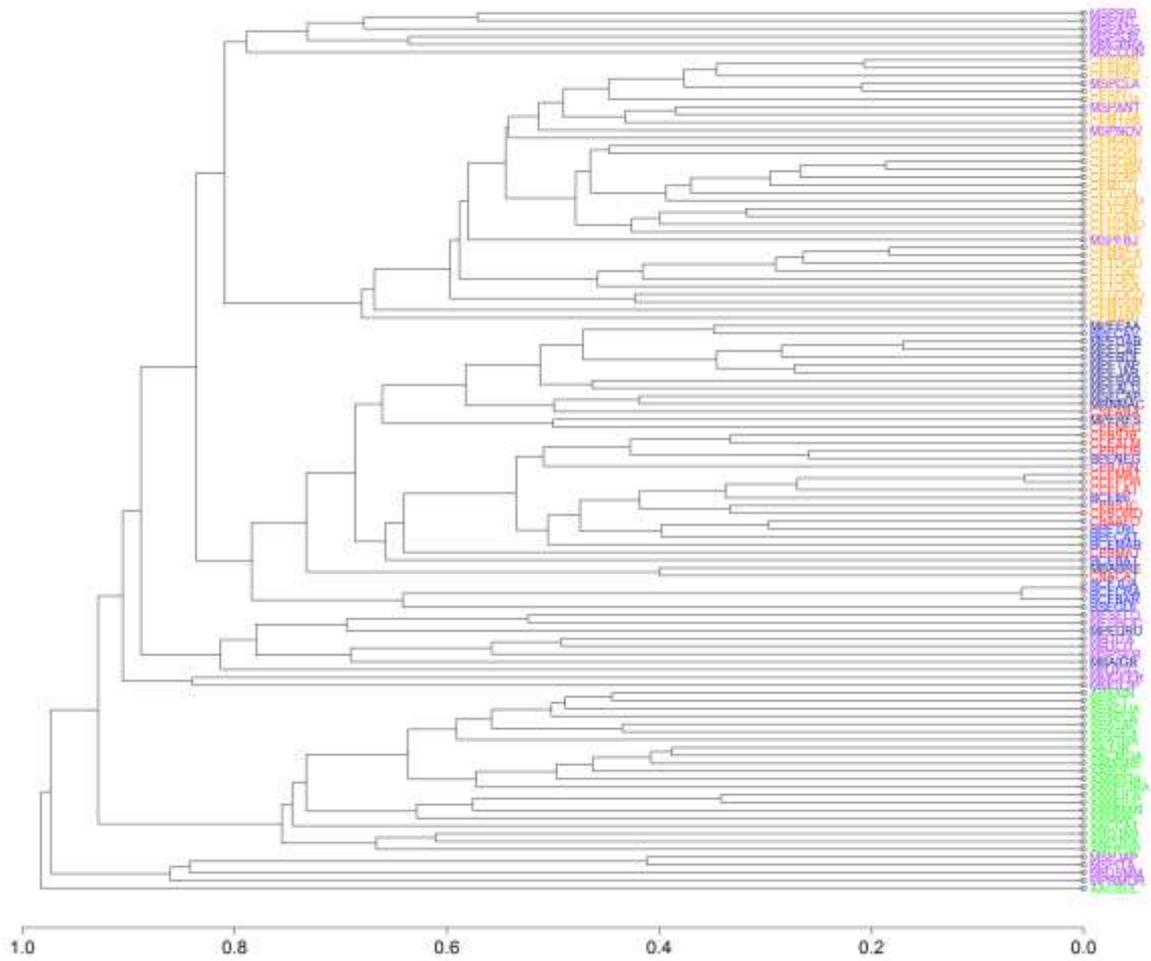


Figure 5: Dendrogram of similarity between study areas obtained using Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages (UPGMA) and the Sorensen / Bray-Curtis index for 113 areas included in our study. The areas are identified by codes found in the supplementary materials. The different vegetation types are represented by colors: southeastern/south Atlantic Forest = Purple; northeastern Atlantic Forest = Navy Blue; Caatinga = Red; Cerrado = Orange; Brejos de Altitude = Blue; Amazon = Green

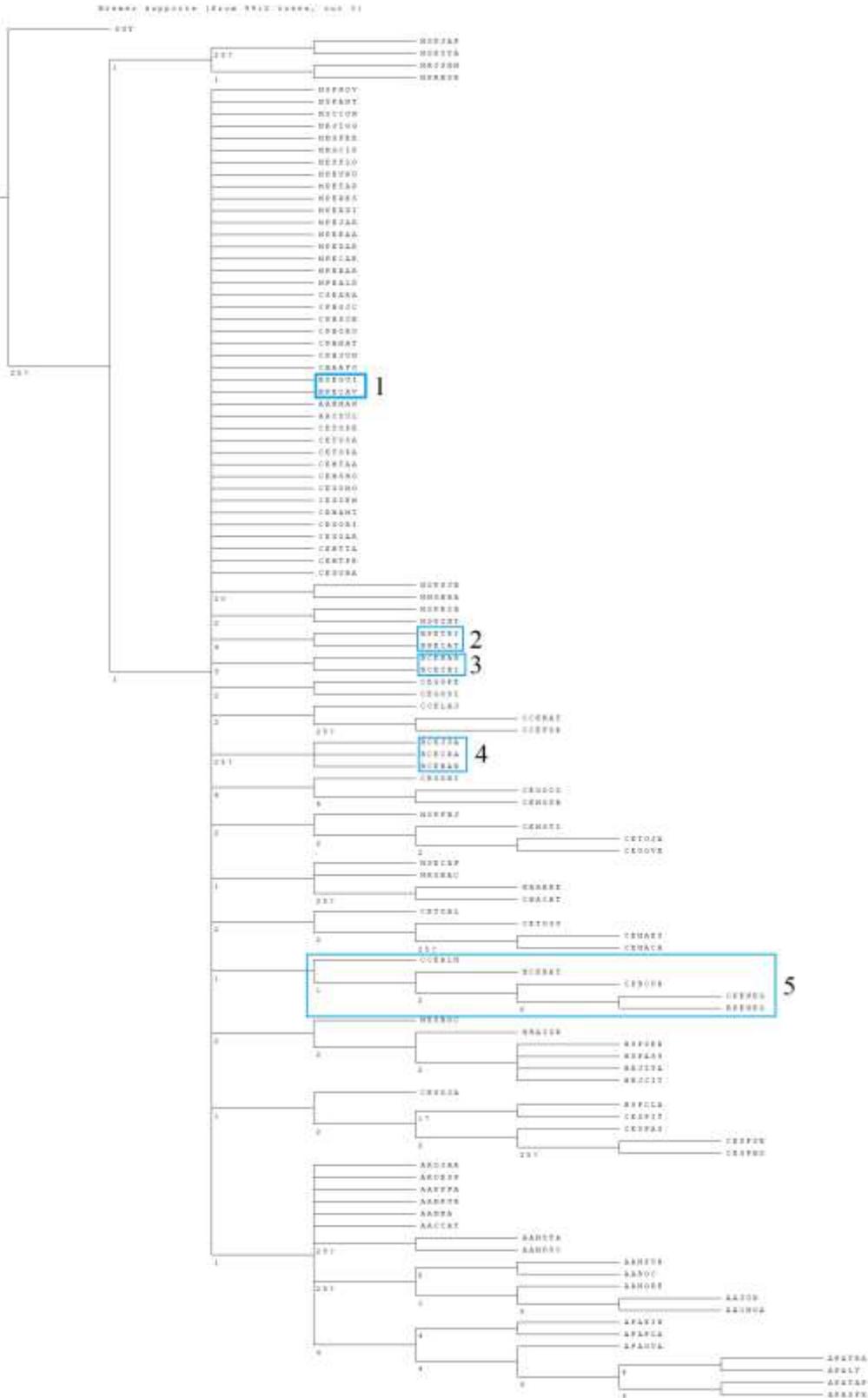


Figure 6: CADE Bremer support tree consensus. The strict consensus tree derived from the 100 most parsimonious trees found using the cladistic analysis of distributions and endemism (CADE) for the 113 areas included in our study. Bremer supports are represented in the nodes of the strict consensus cladogram. The values "25?" mean that an increase of more than 25 steps is necessary to dissolve this clade.

6 MANUSCRITO V: EXPANDING THE KNOWN RANGE OF *CAECILIA TENTACULATA* (AMPHIBIA: GYMNOPHIONA) TO RELICT MOUNTAIN FORESTS IN NORTHEASTERN BRAZIL: LINKING ATLANTIC FORESTS TO THE AMAZON ⁰

⁰ Aceito na *Revista Salamandra*

Correspondence

Expanding the known range of *Caecilia tentaculata* (Amphibia: Gymnophiona) to relict mountain forests in northeastern Brazil: linking Atlantic forests to the Amazon?

Diva Maria Borges-Nojosa^{1,2,3}, Déborah Praciano de Castro^{1,3}, Daniel Cassiano Lima^{4,1}, Castiele Holanda Bezerra¹, Adriano Oliveira Maciel⁵ & David James Harris^{2,1}

¹ Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Núcleo Regional de Ofiologia da Ufc (Nurof-Ufc), Campus do Pici, Bloco 905, Cep 60.440-554, Fortaleza, Ceará, Brasil

² Cibio, Inbio, Universidade do Porto, Campus Agrário de Vairão, Rua Padre Armando Quintas, No. 7, 4485-661, Vairão, Vila do Conde, Portugal

³ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Ceará, Campus do Pici, Bloco 905, Cep 60.440-554, Fortaleza, Ceará, Brasil

⁴ Universidade Estadual do Ceará, Facedi, Av. Monsenhor Tabosa s/n, Cep 62500-000, Itapipoca, Ceará, Brasil

⁵ Museu Paraense Emílio Goeldi, Departamento de Zoologia, Avenida Perimetral, 1901, Terra Firme, Cep 66077-530, Belém, Pará, Brasil

Corresponding author: Diva M. Borges-Nojosa, e-mail: dmbnojosa@yahoo.com.br

Manuscript received: 19 April 2016

Accepted: 13 May 2016 by Alexander Kupfer

Caecilians of the family Caeciliidae Rafinesque, 1814 comprise two genera, *Caecilia* Linnaeus, 1758, with 33 species, and *Oscacaecilia* Taylor, 1968, with nine species (Wilkinson et al. 2011). They occur in the eastern parts of the Andes, from Costa Rica in Central America to the south of Bolivia in South America (Maciel & Hoogmoed 2011, Frost 2015). Both genera occur in Brazil, represented by *Caecilia armata* Dunn, 1942, *C. gracilis* Shaw, 1802, *C. marcusii* Wake, 1985, *C. tentaculata* Linnaeus, 1758, and *Oscacaecilia hypereumeces* Taylor, 1968 (Maciel & Hoogmoed 2011, SBH 2014). *Caecilia*, with the largest number of species, is distributed from Panama to southern Bolivia in areas with rainforest (Frost 2015). The type species is *Caecilia tentaculata* Linnaeus, 1758, described already in the ‘Systema Naturae’ with ‘America’ as its type locality. According to Nussbaum & Hoogmoed (1979), the holotype was lost and two new specimens from Surinam (without specific locality data) were referred to as syntypes by Dunn (1942). However, according to Duellman (2012), apparently the type was recently located. This species is found in terrestrial habitats and is categorized as ‘Least Concern’ by the International Union for Conservation of Nature (IUCN 2016). Until now, *Caecilia tentaculata* has been regarded as having a

distribution linked to the Amazon forest habitat, but here we expand the known distribution to two isolated ‘brejos-de-altitude’, relict mountain forests surrounded by dry Caatinga scrubland in northeastern Brazil. Isolated ‘brejos-de-altitude’ have sometimes been considered a biogeographical link between the coastal Atlantic forest and Amazonian forests. Finding *C. tentaculata* in the area might therefore suggest that it is likely present also in Atlantic forest habitats. Herein we confirm the species’ identification using both morphological and molecular characters and use environmental modelling to identify if the environmental conditions of this region are suitable to promote the distribution of *C. tentaculata*.

In the state of Ceará, five separate ‘brejos-de-altitude’ occur, including the Massif of Baturité (4°05’–4°40’ S, 38°30’–39°10’ W) and the Maranguape Mountain (3°54’–4°03’ S, 38°32’–38°40’ W), where our specimens were found. They are separated by a gap of about 45 km. Four specimens were collected at both these sites (Fig. 1, Appendix 1) during herpetological surveys, anaesthetised and subsequently killed by injections with lidocaine hydrochloride, fixed with 90% ethanol or 10% formol, and deposited in the Collection of Herpetology of the Universidade Federal of Ceará (CHUFC). Specimens

were identified according to Taylor (1968) and Maciel & Hoogmoed (2011) by assessing diagnostic morphological characters.

To further confirm their specific identity, and to resolve genetic diversity between samples from widely separated geographic regions, two specimens, CHUFC A6775 from Maranguape Mountain and CHUFC A6543 from the Massif of Baturité, were sequenced for a region of the mitochondrial 12S rRNA gene by means of Polymerase Chain Reaction (PCR) amplification, using the primers 12Sa (CTGGGATTAGATACCCCACTAT) / 12Sb (GAGGGTGACGGGGCGGTGTGT) from Kocher et al. (1989). DNA from tissue samples (muscle or liver) was extracted using standard high-salt protocols (Sambrook et al. 1989). The PCR protocol was based on a 20- μ l reaction mix containing 4.0 μ l of Blend MasterMix (Hot Fire), 0.5 μ l of 10 pmol primers each, 2.0 μ l of DNA, and distilled water making up the balance, following Harris et al. (1998). The reaction mix was amplified using the following cycles: 94°C (13 min), 35 \times [94°C (30 sec), 47°C (45 sec) and 72°C (1 min)], and 72°C (10 min). Positive and negative checks were run with each reaction. Both positive products were sent for sequencing to Beckman Coulter Genomics. The new sequences were submitted to the GenBank database under accession number KY745902.

The potential model of the *C. tentaculata* distribution was assessed using sampling points in databases (Global Biodiversity Information Facility – Gbif 2016, Iucn 2016) and literature (Dunn 1942, Maciel & Hoogmoed 2011), using Maxent software for species habitat modeling. Fifty-two points of non-redundant occurrence were plotted across South America, with a precision of 10' ($18.6 \times 18.6 = 344$ km²), and posteriorly five non-correlated environmental variables were projected on the mesh and used as predictors of the distribution of the studied species based on its ecology (mean annual temperature, temperature seasonality, precipitation, precipitation seasonality, and precipitation over the

warmest quarter). The environmental variables used were downloaded from WorldClim (2016).

We also constructed a correlation matrix between all variables and selected only those that were not highly correlated ($r < 0.9$). The performance of the niche model was evaluated according to the curve between specificity (lack of commission errors) and sensitivity (lack of omission error) and AUC, that is, the point that minimizes the relationship between sensitivity and specificity of the model, assessing their ability to correctly predict the occurrence of the species. The AUC value ranges from 0 to 1, with values > 0.75 being considered significant (Elith et al. 2006, Phillips & Dudík 2008). This analysis was performed with R platform (R Core Team 2016).

Borges-Nojosa (2006) recorded two specimens of *Gymnophiona* from the Massif of Baturité, but due to their poor state of preservation, listed these erroneously as *Chthonerpeton* aff. *arii*, a more aquatic caecilian species usually known from open areas (Cascon & Lima-Verde 1994). Diagnostic morphological characters (following Taylor 1968, Maciel & Hoogmoed 2011) of the newly collected specimens clearly indicated that these specimens represented *Caecilia tentaculata*, a terrestrial forest species: in particular the visible eyes, the uniform grey or blue natural coloration, total body length (up to 850.0 mm), eye–tentacle distance (ET) greater than the distance between nostril–tentacle (NT), total length 30 times larger than the body diameter, and numbers of primary annuli (PA) (112–131) and secondary grooves (SG) (12–54). A 368bp fragment of the 12S rRNA gene was successfully sequenced from each of the two specimens (CHUFC A6543 and A6775). These proved identical for this fragment, but showed five differences (all transition changes) from the sequence of *C. tentaculata* from GenBank (KF540146) from Kaw in French Guiana (San Mauro et al. 2014). Such a low level of differentiation (1.4%) is typical of intraspecific variation; the next most similar sequence (*C. gracilis*, KF540147) differed by 9%. Limited genetic diversity across



Figure 1. Specimens of *Caecilia tentaculata*: CHUFC A6773, live specimen showing the natural coloration (A); and CHUFC A6774, lateral (B), dorsal (C), and ventral (D) views of the head, and cloacal opening (E). Photos: D. M. Borges-Nojosa.

Table 1. Morphometric (in mm) and meristic data of *Caecilia tentaculata* from Ceará state. Legend: TL – total length; BW – body width at mid-body; HL – head length measured between tip of snout and posterior edge of skull; HW – head width; ET – distance between eye and tentacular aperture; NT – distance between nostril and tentacle; PMT – premaxillary-maxillary teeth; PPT – prevomerinepalatine teeth; DT – dentary teeth; ST – splenial (inner mandibular) teeth; PA – primary annuli; SG – secondary grooves (= primary annuli bearing secondary grooves); Notes: CHUFC A6477 – immature female; CHUFC A6543 – incomplete specimen.

Character	/ Voucher Number						
	Massif of Baturité			Maranguape Mountain			
	A6477	A6478	A6479	A2601	A6773	A6774	A6775
Eyes	visible	visible	visible	visible	visible	visible	visible
Coloration	uniform	uniform	uniform	uniform	uniform	uniform	uniform
TL	286.0	268.1	200.3	405.0	363.4	362.6	321.8
BW	9.1	5.6	6.5	–	9.6	9.6	9.8
Proportion TL/BW	31.4	47.7	30.7	–	37.9	37.9	33.0
HL	9.5	10.3	8.5	11.9	12.7	11.6	11.1
HW	7.0	6.6	6	7.8	8.57	8.3	9.3
ET	3.5	4.1	4.0	4.1	4.3	4.5	5.0
NT	1.8	1.2	1.8	1.3	1.9	2.3	2.0
PMT	11	21	19	15	15	16	20
PPT	14	15	13	17	13	16	20
DT	15	19	17	16	16	17	15
ST	2	3	4	3	4	3	4
PA	125	134	121	131	123	122	114
SG	26	23	15	22	20	16	20

large geographic distances has been reported in another but not more closely related caecilian, *Ichthy ophis bombayensis* Taylor, 1960, from India (Gower et al. 2007) and was suggested to indicate recent genetic continuity possibly associated with variables such as a relatively large clutch size. However, as ichthyophiids have an aquatic larval stage (San Mauro et al. 2014, Kupfer et al. 2016) that will likely contribute to the dispersal whereas caeciliids are direct developers lacking a larval stage, dispersal processes in *C. tentaculata* are different. Detailed comparisons between *C. tentaculata* from across its entire distribution range may shed further light on how environmental or other variables might be linked to genetic continuity. Maciel & Hoogmoed (2011) defined three OTUs (Operational Taxonomic Units) with head length and distance between nostrils as the most discriminant characters in *C. tentaculata*, although these were based on limited differentiation and had only 60% correctly classified. Based on the few samples available from the “brejos-de-altitude” it is not possible to infer the OTU.

The new record extends the known species range by about 850 km to the east of previously known localities (Viseu, State of Pará; Nova Vida, State of Maranhão) (Maciel & Hoogmoed 2011) (Fig. 2), and adds another typical Amazon forest species to the herpetofauna of the brejos-de-altitude in Ceará, similar to *Amphisbaena anomala* (Barbour, 1914) (Borges-Nojosa & Caramaschi 2003). These records, in association with other species that have a distribution corridor Amazon-‘brejos’-Atlantic, such as the snakes *Lachesis muta* (Linnaeus, 1766) (Borges-Nojosa & Lima-Verde

1999), *Sibon nebulatus* (Linnaeus, 1758), *Imantodes cenchoa* (Linnaeus, 1758) (Nascimento & Lima-Verde 1989), *Drymoluber dichrous* (Peters, 1863) (Borges-Nojosa & Lima 2001), and the lizard *Cercosaura o. ocellata* Wagler, 1830 (Borges-Nojosa & Caramaschi 2003), support the hypothesis of the Amazon and Atlantic Forest being biogeographically linked. Interestingly, although there is a very small region corresponding to the Brejos, which the model identifies as being appropriate ($p > 0.6$), the environmental conditions required by the species currently seem to be missing from the Atlantic Forest (Fig. 2). However, this does not by default invalidate the hypothesis that the species was widely distributed in past periods such as the Pleistocene during which climatic conditions facilitated rainforests to expand. The model for the current distribution of the species had a good efficiency rating (AUC = 0.823). The variables that contributed most to it are ‘seasonality temperature’ (40.6%) and ‘precipitation in the warmest quarter’ (47%).

The ‘brejos-de-altitude’ are humid, elevated regions that are isolated within the dry region of Caatinga scrubland. With altitudes ranging between 400 and 1,000 m, they are typically covered with relict forest vegetation from adjacent humid forests (Andrade-Lima 1982, Prance 1982, Santos et al. 2006) with different climatic conditions. They contain a unique mix of flora and fauna of three different biogeographic regions, Amazonian, Atlantic forest, and dry Caatinga (Andrade-Lima 1966, Vanzolini 1981, Santos et al. 2006, Borges-Nojosa & Caramaschi 2003). Various endemic amphibians and reptiles have been reported from

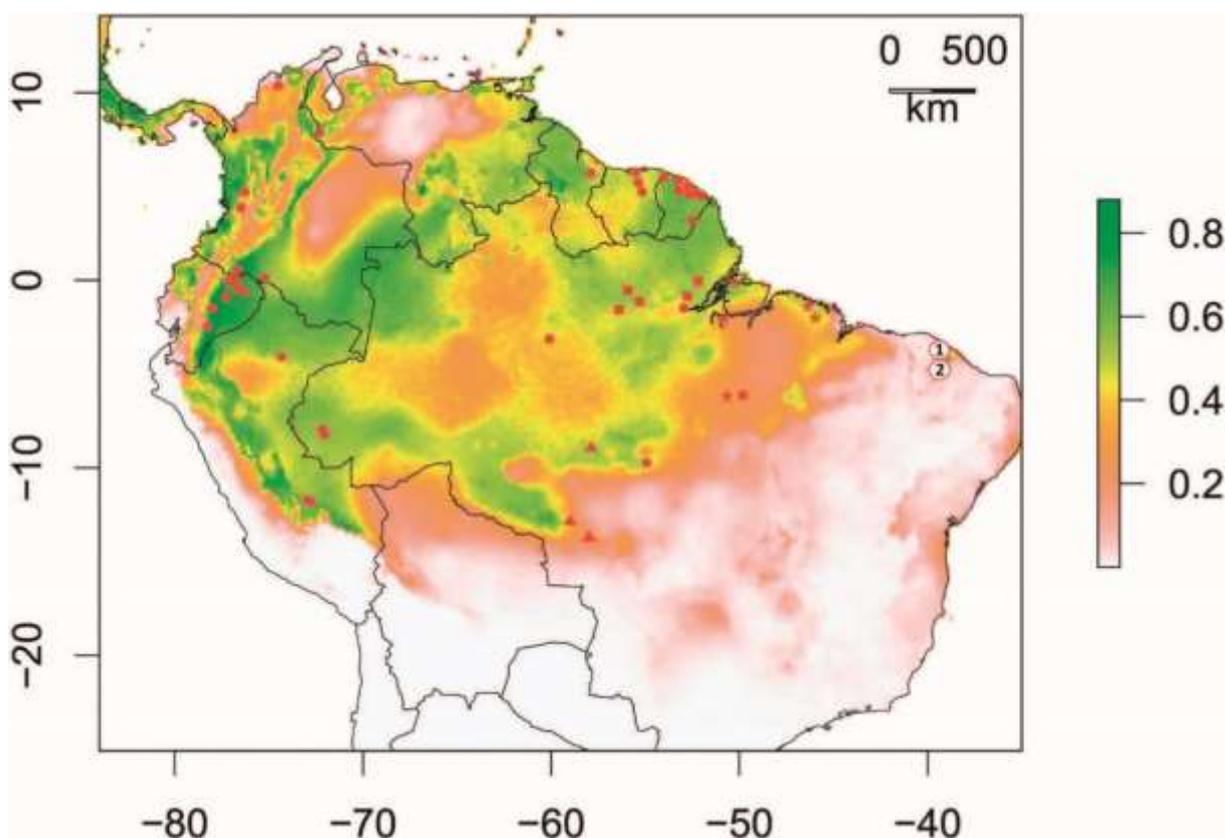


Figure 2. Map of ecological niche modelling for *Caecilia tentaculata*. Squares, triangles and stars are Operational Taxonomic Units (Maciel & Hoogmoed 2011), circles other localities (GBIF 2016), and numbers are new records (1 – Maranguape Mountain; 2 – Massif of Baturité; specimens of CHUFC) used for modelling. The Maxent default output depicts probability values ranging from 0 to 1, where higher values indicate higher environmental suitability and therefore a higher probability of species occurrence (Phillips & Dudík 2008).

here, almost all of which are categorized as ‘Threatened’ as per IUCN criteria due to the relatively small expanse of the ‘brejos’ and ongoing environmental destruction. These include amphibians such as *Adelophryne baturitensis* and *A. maranguapensis* Hoogmoed, Borges & Cascon, 1994 (VU), *Rhinella casconi* Roberto, Brito & Thomé, 2014, the lizards *Copeoglossum arajara* (Rebouças-Spieker, 1981), *Leposoma baturitensis* Rodrigues & Borges, 1997 (EN), and the snake *Atractus ronnie* Passos, Fernandes & Borges-Nojosa, 2007 (EN) (MMA 2014). The areas of ‘brejos’ in the state of Ceará are considered ‘areas of highest priority’, as they represent an Atlantic Forest relict (MMA 2000, Brasil 2004). Our new records confirm that the ‘brejos’ contain a mix of florae and faunae of both Amazonian and Atlantic origins. Finding *C. tentaculata*, about 850 km from the nearest known population, highlights not only the uniqueness of the ‘brejos’, but also that new and detailed herpetological surveys are urgently needed to comprehensively understand the ancient link

between the Amazon and the Atlantic forests, two of the most biodiverse regions of the world.

Acknowledgements

We thank the Boticário Group Foundation for Nature Protection (FBPN)/MacArthur Foundation and National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) (Project PVE No. 401800/2013-0) for their financial support during the periods 1998–2000 and 2014–2016, respectively; the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) for the collection permit 10893-1, Reg. 472138; our assistants, W. Franklin Júnior and students of the NUROF-UFC for their collaboration in fieldwork, J. Kilder for the hospitality at Maranguape; A. F. Mesquita and R. B. Rocha for providing the map used here, and A. Kupfer for his critical comments on an earlier version of the manuscript. D. M. Borges-Nojosa thanks the CNPq for granting her a research fellowship (Process No. PQ

309617/20120 2); and D. P. Castro thanks the CAPES for a doctoral fellowship.

References

- Andrade-Lima, D. (1966): Contribuição ao estudo do paralelismo da flora amazônico-nordestina. – Arquivo do Instituto de Pesquisa Agronômica de Pernambuco, Nova Série, Publicação Boletim Técnico, **19**: 1–30.
- Andrade-Lima, D. (1982): Present-day forest refuges in Northeastern Brazil. – pp. 245–251 in: Prance, G. T. (ed.): Biological Diversification in the Tropics. – Columbia University Press, New York.
- Borges-Nojosa, D. M. (2006): Diversidade de Anfíbios e Répteis da Serra de Baturité, Ceará. – pp. 225–247 in: Oliveira, T. S. & F. S. Araújo (org.): Diversidade e Conservação da Biota na Serra de Baturité. – Edições UFC, Fortaleza.
- Borges-Nojosa, D. M. & J. S. Lima-Verde (1999): Geographic distribution: *Lachesis muta rhombeata*. – Herpetological Review, **30**: 235.
- Borges-Nojosa, D. M. & D. C. Lima (2001): Dieta de *Drymoluber dichrous* (Peters, 1863) dos brejos-de-altitude do estado do Ceará – Brasil (Serpentes, Colubridae). – Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia, **468**: 1–5.
- Borges-Nojosa, D. M. & U. Caramaschi (2003): Composição e Análise Comparativa da Diversidade e das Afinidades Biogeográficas dos Lagartos e Anfisbenídeos (Squamata) dos Brejos Nordestinos. – pp. 489–540 in: Leal, I., J. M. C. Silva & M. Tabarelle (org.): Ecologia e Conservação da Caatinga. UFPE, Recife.
- Brasil (2004): Decreto nº 5.092, de 21 de maio de 2004 – Ministério Meio Ambiente, Brasília, Brasil. – Available at http://www.mma.gov.br/estruturas/sbf_chm_rbbio/arquivos/Decreto%205092%20de%202004.pdf.
- Cascon, P. & J. S. Lima-Verde (1994): Uma nova espécie de *Chthonerpeton* do nordeste brasileiro (Amphibia, Gymnophiona, Typhlonectidae). – Revista Brasileira de Biologia, **54**: 549–553.
- Duellman, W. E. (2012): Linnaean Names in South American Herpetology. – Bibliotheca Herpetologica, **9**: 87–97.
- Dunn, E. R. (1942): The American caecilians. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, **91**: 439–540.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dúdik, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. S. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz & N. E. Zimmermann, (2006): Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. – Ecography, **29**: 129–151.
- Frost, D. R. (2015): Amphibian Species of the world: an online reference. Version 6.0 (March 31, 2016) – American Museum of Natural History, New York, USA. – Available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Gbif – Global Biodiversity Information Facility (2016): Free and open access to biodiversity data – Copenhagen, Denmark. – Available at <http://www.gbif.org>.
- Gower, D. J., M. Dharne, G. Bhatta, V. Giri, R. Vyas, V. Govindappa, O. V. Oommen, J. George, Y. Shouche & M. Wilkinson (2007): Remarkable genetic homogeneity in unstriped, long-tailed *Ichthyophis* along 1500 km of the Western Ghats, India. – Journal of Zoology, **272**: 266–275.
- Harris, D. J., E. N. Arnold & R. H. Thomas (1998): Relationships of the lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae) estimated from mitochondrial dna sequences and morphology. – Proceedings of the Royal Society of London, **265**: 1939–1948.
- Iucn – International Union for Conservation of Nature (2016): *Caecilia tentaculata* Linnaeus, 1758. – Gland, Switzerland. – Available at <http://www.iucnredlist.org/details/05953/0>.
- Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Pääbo, F. X. Villablanca & A. C. Wilson (1989): Dynamics of mitochondrial dna evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. – Proceedings of the National Academy of Sciences (USA), **86**: 6196–6200.
- Kupfer, A., E. Maxwell, S. Reinhard & S. Kuehnel (2016): The evolution of parental investment in caecilian amphibians: a comparative approach. – Biological Journal of the Linnean Society, **119**: 4–14.
- Maciel, A. O. & M. S. Hoogmoed (2011): Taxonomy and distribution of caecilian amphibians (Gymnophiona) of Brazilian Amazonia, with a key to their identification. – Zootaxa, **2984**: 1–53.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente) (2000): Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos. – Conservation International do Brasil, Fundação SOS Mata Atlântica, Fundação Biodiversitas, Instituto de Pesquisas Ecológicas, Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, SEMAD. – Instituto Estadual de Florestas, Brasília.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente) (2014): Portarias MMA nº 444/2014 e nº 445/2014 – As listas das espécies da fauna brasileira ameaçadas de extinção. – Ministério Meio Ambiente, Brasília, Brasil. – Available at http://www.icmbio.gov.br/portal/_biodiversidade/fauna-brasileira/lista-de-especies.html.
- Nascimento, F. P. & J. S. Lima-Verde (1989): Ocorrência de ofídios de ambientes florestais em enclaves de matas úmidas do Ceará (Ophidia: Colubridae). – Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Zoologia, **5**: 95–100.
- Nussbaum, R. A. & M. S. Hoogmoed (1979): Surinam caecilians, with notes on *Rhinatrema bivittatum* and the description of a new species of *Microcaecilia* (Amphibia, Gymnophiona). – Zoologische Mededelingen, **54**: 217–235.
- Phillips, S. J. & M. Dudík (2008): Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. – Ecography, **31**: 161–175.
- Prance, G. T. (1982): Forest refuges: evidence from woody angiosperms. – pp. 137–244 in: Prance, G. T. (ed.): Biological Diversification in the Tropics. – University of Columbia Press, New York.
- R Core Team (2016): R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for statistical

- computing, Vienna, Austria. – Available at <https://www.R-project.org>.
- Sambrook J., E. F. Fritsch & T. Maniatis (1989): Molecular cloning: a laboratory manual. – Cold Spring Harbour Press, New York.
- San Mauro, D., D. J. Gower, H. Muller, S. P. Loader, R. Zardoya, R. A. Nussbaum & M. Wilkinson (2014): Life-history evolution and mitogenomic phylogeny of caecilian amphibians. – *Journal of Molecular Phylogenetic Evolution*, **73**: 177–189.
- Santos, A. M. M., D. R. Cavalcanti, J. M. C. Silva & M. Tabarelli (2006): Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. – *Journal of Biogeography*, **2006**: 1–10.
- Sbh – Sociedade Brasileira de Herpetologia (2014): Lista de anfíbios do Brasil 2014. – Sociedade Brasileira de Herpetologia, São Paulo, Brasil. – Available at <http://www.sbherpetologia.org.br/index.php/anfibios>.
- Taylor, E. H. (1968): The caecilians of the world: a taxonomic review. – University of Kansas Press.
- Vanzolini, P. E. (1981): A quasi-historical approach to the natural history of differentiation of reptiles in the tropical geographic isolates. – *Papéis Avulsos de Zoologia*, **34**: 189–204.
- Wilkinson, M., D. San Mauro, E. Sherratt & D. J. Gower (2011): A nine-family classification of caecilians (Amphibia: Gymnophiona). – *Zootaxa*, **2874**: 41–64.
- WorldClim – Global Climate Data (2016): Free climate data for ecological modeling and Gis. – Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley. – Available at <http://www.worldclim.org/>.

Appendix 1

Caecilia tentaculata (8 specimens) Brazil: Ceará: Serra de Maranguape, Maranguape Municipality: CHUFC A2601 (s/nc); CHUFC A6773 (b086); CHUFC A6774 (b284); CHUFC A6775 (B285), Maciço de Baturité, Pacoti Municipality: CHUFC A6477 (DMB916); CHUFC A6478 (DMB483); CHUFC A6479 (DMB684); CHUFC A6543 (BAT03).

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

“Quando o visitante sentou na areia da praia e disse: “Não há mais o que ver”, saiba que não era assim. O fim de uma viagem é apenas o começo de outra. É preciso ver o que não foi visto, ver outra vez o que se viu já, ver na primavera o que se vira no verão, ver de dia o que se viu de noite, como o sol onde primeiramente a chuva caía, ver a seara verde, o fruto maduro, a pedra que mudou de lugar, a sombra que aqui não estava. É preciso voltar aos passos que foram dados, para repetir e para traçar caminhos novos ao lado deles. É preciso recomeçar a viagem. Sempre.”

(José Saramago)

Encontramos pelo menos 29 espécies de anfíbios para a Serra de Maranguape, tendo acrescentado novas espécies às listas preliminares da região. Dentre estas, chamamos atenção para *C. tentaculata*, e o quanto uma única espécie pode trazer de informações importantes para os estudos biogeográficos da região neotropical. Também registramos 25 espécies de anfíbios para o Parque Nacional de Ubajara e catalogamos tal área como de grande importância para conservação biológica, em virtude da presença de espécies com caráter relictual.

Quanto aos padrões altitudinais de distribuição, encontramos um aumento da riqueza com a altitude e ligeiro decaimento nas cotas superiores em Maranguape, indicando uma curva de espécies em formato de Corcova. De um modo geral, nossos resultados parecem sugerir que a riqueza na Serra de Maranguape, não segue um gradiente de produtividade, mas está fortemente associada ao padrão fitofisionômico e climático da região. Estudos que associem a riqueza e diversidade de anfíbios com a estrutura vegetacional e variáveis climáticas, poderão confirmar definitivamente nossos resultados.

Também encontramos uma tendência de aumento da riqueza com a altitude no Parque Nacional de Ubajara. E acreditamos que em curtos gradientes de altitude do tipo *platô*, as assembleias de anfíbios terão sua distribuição influenciada positivamente pela topografia e fitofisionomia, demonstrando uma tendência ao aumento da riqueza com a altitude, e sendo amplamente distribuídas pela elevação.

Nossos resultados parecem confirmar que o padrão de variação na riqueza de espécies em gradientes ambientais pode diferir dentro de um mesmo táxon em localidades diferentes, com condições geomorfológicas diferentes. Também acreditamos que isso pode ser válido

mesmo para localidades situadas em latitudes semelhantes, visto que os padrões de distribuição de anfíbios que encontramos em nosso trabalho não são semelhantes para as duas áreas amostradas.

A fauna de anfíbios dos dois Brejos de Altitude analisados neste estudo parece seguir a mesma distribuição geográfica encontrada para répteis desta fitofisionomia, apresentando quatro padrões gerais: 1- espécies de ampla distribuição; 2- espécies restritas ao Domínio da Caatinga; 3- espécies com distribuição disjunta entre os Brejos e outros ambientes florestados brasileiros e 4- espécies restritas aos Brejos de Altitude Nordestinos.

O padrão de distribuição de espécies disjuntas entre os Brejos de Altitude e as Florestas Amazônica e Atlântica pode sugerir que tais áreas já foram ligadas no passado. Nossos resultados parecem indicar que a fauna de anuros dos Brejos de Altitude é muito similar às áreas de Floresta Atlântica do Nordeste Brasileiro, apresentando baixa similaridade com áreas encontradas no Domínio Amazônico, o que pode sugerir que eventos de troca biótica com a primeira área ocorreram mais frequentemente no passado.

Apesar da baixa similaridade da fauna de anuros dos Brejos de Altitude com a encontrada na Floresta Amazônica, não podemos afirmar ao certo que essas ligações foram inexistentes em um passado recente. A distribuição disjunta de alguns táxons de anuros e de outros grupos de anfíbios pode indicar a existência de condições adequadas no Pleistoceno que permitiram a expansão de florestas úmidas. A ocorrência de *C. tentaculata* nos Brejos de Altitude do Estado do Ceará, e a sua distribuição potencial restrita aos Brejos e a Amazônia, pode indicar um desses elos entre estes dois ambientes florestados.

Acreditamos que os estudos com os Brejos-de-Altitude apresentam elevada importância e podem trazer novas perspectivas para as ciências, como bem disse José Saramago: “*É preciso recomeçar a viagem. Sempre*”.

REFERÊNCIAS

- AB'SÁBER, A. N. Potencialidades paisagísticas brasileiras. In: **Recursos Naturais, Meio Ambiente e Poluição**. Contribuição de um ciclo de debates. Rio de Janeiro: FIBGE-SUPREN, 1977. v. 1, p. 19-38.
- AB'SABER, A.N. Participação das depressões periféricas e superfícies aplainadas na compartimentação do Planalto Brasileiro. **Revista do Instituto Geológico**, São Paulo, vol. 19, p. 51–69, 1998.
- AB'SÁBER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil**: potencialidades paisagísticas. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003. 159p. [Coletânea de artigos já publicados e inéditos]
- ACHARYA, K. P.; VETAAS, O. R.; BIRKS, H. J. B. Orchid species richness along Himalayan elevational gradients. **Journal of Biogeography**, [s.l.], vol. 38, p. 1821-1833, 2011.
- AGUIAR, N. O.; GUALBERTO, T. L.; FRANKLIN, E. A médium-spatial scale distribution pattern of Pseudoscorpionida (Arachnida) in a gradiente of topography (altitude and inclination), soil factors, and litter in a central Amazonia forest reserve, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, vol. 66, p. 791-802, 2006.
- ALMEIDA-NETO, M.; MACHADO, G.; PINTO-DA-ROCHA, R.; GIARETTA, A. A. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradientes: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? **Journal of Biogeography**, [s.l.], vol. 33, p. 361-375.
- ALVES, L. F.; VIEIRA, S. A.; SCARANELLO, M. A.; CAMARGO, P. B.; SANTOS, F. A. M.; JOLY, C.A.; MARTINELLI, L.A. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). **Forest Ecology and Management**, [s.l.], vol. 260, p. 679-691, 2010.
- AMPHIBIAWEB. Amphibiaweb: Information on amphibian Biology and Conservation. [web application]. Berkeley, California, 2016. Disponível em: <http://amphibiaweb.org/>. Acesso em: 12 maio 2016.
- AMORIM, D. S; PIRES, M. R. S. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. In: BICUDO, C. E. M.; MENEZES, W. A. **Biodiversity in Brazil**, a first approach. São Paulo: CNPQ, 1996. p. 183-219
- ANDRADE, G. O.; LINS, R. C. Introdução ao estudo dos “Brejos” pernambucanos. **Arquivos do Instituto de Ciências da Terra**, Recife, vol. 2, p. 21-34, 1964.
- ANDRADE-LIMA, D. Esboço fitoecológico de alguns “brejos” de Pernambuco. **Arquivo do Instituto de Pesquisas Agronômicas de Pernambuco**, Recife, vol. 8, p. 3-9, 1966.
- ANDRADE-LIMA, D. Present day forest refuges in Northeastern Brazil. In: PRANCE, G. T. **Biological Diversification in the Tropics**. New York: Columbia University Press, 1982. p. 245-254.

ARAÚJO, C. O.; CONDEZ, T. H., SAWAYA, R. J. Anfíbios Anuros do Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus, sudeste do Brasil, e suas relações com outras taxocenoses do Brasil. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 9, n. 2, p. 77-98, 2009.

ARAÚJO, F. S.; GOMES, V. S.; SILVEIRA, A. P.; FIGUEIREDO, M. A.; OLIVEIRA, R. S.; BRUNO, M. M. A.; LIMA-VERDE, L. W.; SILVA, E. F.; OTUTUMI, A. T.; RIBEIRO, K. A. Efeito da variação topoclimática e estrutura da vegetação da Serra de Baturité, Ceará. - In: OLIVEIRA, T. S.; ARAÚJO, F. S. (Eds.). **Diversidade e Conservação da Biota na Serra de Baturité, Ceará**. Fortaleza: Edições UFC, 2007. p.75-162.

ARMSTRONG, C. G.; CONTE, C. E. Taxocenose de anuros (Amphibia: Anura) em uma área de Floresta Ombrófila Densa no Sul do Brasil. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 10, p. 39-46, 2010.

ARRUDA, L. V. **Serra de Maranguape-CE: Ecodinâmica da paisagem e implicações socioambientais**. 2001. 162 p. Dissertação (Mestrado em Desenvolvimento e Meio Ambiente) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2001.

ARZABE, C. Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, vol. 3, p. 851-864, 1999.

AULER, A. S.; SMART, P. L. Late quaternary paleoclimate in semiarid northeastern Brazil from U-series dating of travertine and water-table speleothems. **Quaternary Research**, Londres, vol. 55, p. 159-167, 2001.

AULER, A. S.; WANG, X.; EDWARDS, R. L.; CHENG, H.; CRISTALLI, P. S.; SMART, P. L.; RICHARDS, D. A. Quaternary ecological and geomorphic changes associated with rainfall events in presently semi-arid northeastern Brazil. **Journal of Quaternary Science**, Londres, vol. 19, n. 7, p. 693-701, 2004.

BASTOS, F. H. **Serra de Baturité: Uma visão Integrada das Questões Ambientais**. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora, 2011. 248 p.

BATALHA FILHO, H.; FJELDSA, J.; FABRE, P. H.; MIYAKI, C. Y. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **Journal of Ornithology**, Berlin, vol. 154, p. 41-50, 2013.

BATALHA-FILHO, H.; MYAKI, C. Y. Processos evolutivos na Amazônia e na Mata Atlântica. Fronteiras. **Journal of Social Technological and Environmental Science**, [s.l.], vol. 3, p. 34-44, 2014.

BEEHLER, B. Ecological structuring of forest bird communities in New Guinea. **Monographiae Biologicae**, [s.l.], vol. 42, p. 837-861, 1981.

BERNAL, M. H.; LYNCH, J. D. Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. **Zootaxa**, Auckland, p. 1-25, 2008.

- BERTOLUCCI, J.; BRASSALOTI, R. A.; RIBEIRO J. R.; FARIA, M. V. N. V.; SAWAKUCHI, H. O. Composição de espécies e similaridades entre taxocenoses de anuros de áreas florestais do Sudeste do Brasil. **Scientia Agricola**, São Paulo vol. 64, p. 364-374, 2007.
- BEZERRA, E. C.; BEZERRA, J. E. G.; MENDES, M. F. S. Precipitações. In: IPLANCE (Ed.) **Atlas do Ceará**. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza, 1997. 23 p.
- BIGARELLA, J. J.; ANDRADE-LIMA, D. Paleoenvironmental changes in Brazil. In: Prance GT. **Biological Diversification in the tropics**. Columbia University Press, New York, 1982, p. 27-40.
- BONVICINO, C. R.; LANGGUTH, A.; LINDBERGH S. M.; de PAULA, A. C. An elevational gradient study of small mammals at Caparao National Park, south eastern Brazil. **Mammalia**, Berlin, vol. 61, p. 547-560, 1997.
- BORGES, D. F. M. **Padrões de variação na riqueza de espécies em gradientes altitudinais**: uma revisão multi-taxonômica, 2011. 93 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, 2011.
- BORGES-LEITE, M. J.; RODRIGUES, J. F. M.; BORGES-NOJOSA, D. M. Herpetofauna of a coastal region of northeastern Brazil. **Herpetology Notes**, Londres, vol. 7, p. 405-413, 2014.
- BORGES-NOJOSA, D. M. Diversidade de Anfíbios e Répteis da Serra de Baturité, Ceará. In: OLIVEIRA, T. S.; ARAÚJO, F. S. (Org.). **Diversidade e Conservação da Biota na Serra de Baturité**. Fortaleza: Edições UFC, 2006. p. 225–247.
- BORGES-NOJOSA, D. M. *Adelophryne maranguapensis* Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994. In: MACHADO, A. B. M.; DRUMMOND, G. M.; PAGLIA, A. P. (Eds.). **Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente; Fundação Biodiversitas, 2008.
- BORGES-NOJOSA, D. M.; LIMA-VERDE, J. S. Geographic distribution: *Lachesis muta rhombeata*. **Herpetological Review**, [s.l.], vol. 30, p. 235, 1999.
- BORGES-NOJOSA, D. M.; LIMA, D. C. Dieta de *Drymoluber dichrous* (Peters, 1863) dos Brejos de Altitude do Ceará, Brasil (Serpentes, Colubridae). **Boletim do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, vol. 468, p. 1-5, 2001.
- BORGES-NOJOSA, D. M.; CARAMASCHI, U. Composição e análise comparativa da diversidade e das afinidades biogeográficas dos lagartos e anfisbenídeos (*Squamata*) dos Brejos Nordestinos. In: LEAL, I.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M., (Eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: UFPE, 2003. p. 489-540.
- BORGES-NOJOSA, D. M.; CASCON, P. Herpetofauna da Área Reserva da Serra das Almas, Ceará. In: ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. (Eds.). **Análise das Variações da Biodiversidade do Bioma Caatinga**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005. p. 243-258.

BORGES-NOJOSA, D. M.; PRADO, F. M. V.; BORGES-LEITE, M. J.; GURGEL-FILHO, N. M.; BACALINI, P. Avaliação do impacto do manejo florestal sustentável na herpetofauna de duas áreas de caatinga nos municípios de Caucaia e Pacajus no Estado do Ceará. In: GARIGLIO, M. A.; SAMPAIO, E. V. S. B.; CESTARIO, L. A.; KAGEYAMA, P. Y. (Eds.). **Uso Sustentável e Conservação dos Recursos Florestais da Caatinga**. Brasília: Serviço Florestal Brasileiro, 2010. p. 315-330.

BORGES-NOJOSA, D. M.; CASTRO, D. P.; LIMA, D. C.; BEZERRA, C. H.; MACIEL, A.O.; HARRIS, D. J. Expanding the known of *Caecilia tentaculata* (Amphibia: *Gymnophiona*) to relict mountain forests in northeastern Brazil: linking Atlantic Forests to the Amazon? **Salamandra**, [s.l.], vol. 53, p. 429-434, 2017.

BOTERO, J. I. S.; GARCEZ, D. S.; CASCON, P.; LIMA, S. M. Q.; BRITO, L. B. M.; ROBERTO, J. I. **Anfíbios e Peixes do Parque Nacional de Ubajara e Entorno**. Fortaleza: LABOMAR, 2014, p. 128.

BOULENGER, G.A. Note on the classification of the Ranidae. **Proceedings of the Zoological Society of London**, Londres, p. 204-206, 1888.

BRASIL. Ministério Meio Ambiente: Decreto nº 5.092, de 21 de maio de 2004. Brasília, Brasil, 2004. Disponível em: http://www.mma.gov.br/estruturas/sbf_chm_rbbio/arquivos/Decreto%205092%20de%202004.pdf. Acesso em: 12 Jul. 2015.

BRASIL. Ministério Do Meio Ambiente. Instituto Chico Mendes De Conservação Da Biodiversidade. **Lista Nacional Oficial de Espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção**. Diário Oficial da União, vol. 245, p. 121-126, 2014.

BROWN, J. H.; GIBSON, A. C. **Biogeography**. Mosby, St. Louis, Missouri, USA, 1983.

BROWN, W. C.; ALCALA, A. C. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane Forests of Cuernos de Negros, Phillipine Islands. **Ecology**, [s.l.], vol. 42, p. 628-636, 1961.

BUCKLEY, L. B.; JETZ, W. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, [s.l.], vol. 274, p. 1167-1173, 2007.

BUSH, M. B.; OLIVEIRA, P. E. The rise and fall of the Refugial Hypothesis of Amazonian Speciation: a paleoecological perspective. Campinas: **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 6, n.1, 2006.

CABANNE, G. S.; SANTOS, F. R.; MIYAKI. Phylogeography of *Xyphorhynchus fuscus* (Passeriformes, Dendrocolaptidae): vicariance and recent demographic expansion in southern Atlantic forest. **Biological Journal of Linnean Society**, Londres, vol. 91, p. 73-84, 2007.

CACERES, N. C.; GODÓI, M. N.; HANNIBAL, W.; FERREIRA, V. L. Effects of altitude and vegetation on small-mammal distribution in the Urucum Mountains, western Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, [s.l.], vol. 27, p. 279-287, 2011.

- CAMPBELL, J. A. Distribution patterns of amphibians: a global perspective. In: DUELLMAN, W. E. (Eds.). **The John Hopkins University Press**, Baltimore, MD, 1999. p. 111-210.
- CARNAVAL, A. C. Phylogeography of Four Frog Species in Forest Fragments of Northeastern Brazil- A Preliminary Study. **Integrative Compared Biology**, [s.l.], vol. 42, p. 913-921, 2002.
- CARNAVAL, A. C.; BATES, J. M. Amphibian DNA shows marked genetic structure and tracks Pleistocene climate change in Northeastern Brazil. **Evolution**, [s.l.], vol. 61, n. 12, p. 2942-2957, 2007.
- CARNAVAL, A. C.; HICKERSON, M. J.; HADDAD, C. F. B.; RODRIGUES, M. T.; MORITZ, C. Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. **Science**, Washington, vol. 323, p. 785-789, 2009.
- CAROTHERS, J. H.; JAKSIC, F. M.; MARQUET, P. A. A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago, vol. 69, p. 301-307, 1996.
- CARVALHO, C. J. B.; BORTOLANZA, M. C. C.; SOARES, E. D. G. Distributional Patterns of Neotropical Muscidae (Diptera). In: MORRONE, J. J.; LLORENT, B. **Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía**. Universidade Autónoma do México. Cidade do México, 2003. p. 236-274.
- CASCON, P.; LIMA-VERDE, J. S. Uma nova espécie de Chthonerpeton do nordeste brasileiro (*Amphibia, Gymnophiona, Typhlonectidae*). **Revista Brasileira de Biologia**, São Paulo, vol. 54. p. 549-553, 1994.
- CASTRO, D. P.; RODRIGUES, J. F. M.; LIMA, D. C.; BORGES-NOJOSA, D. M. Composition and diversity of anurans from rock outcrops in the Caatinga Biome, Brazil. **Herpetology Notes**, [s.l.], vol. 11, p. 189-195, 2018.
- CAVALCANTE, A. **A Serra de Baturité**. Fortaleza: Editora Livro Técnico, 2005.
- CAVALCANTI, L. B. Q.; COSTA, T. B.; COLLI, G. R.; COSTA, G. C.; FRANCA, F. G.; MESQUITA, D. O.; PALMEIRA, C. N. S.; PELEGRIN, N.; SOARES, A. H. B.; TUCKER, D.; GARDA, A. A. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga II: Serra da Capivara National Park. **Check List**, São Paulo, vol. 10, p. 18-27, 2014.
- CEARÁ. **Superintendência Estadual do Meio Ambiente (SEMACE)**. Zoneamento ambiental e plano de manejo da Área de Proteção Ambiental (APA) da Serra de Maranguape (CE). Fortaleza, CE, 2002.
- CECHIN, S. Z.; MARTINS, M. Eficiência de armadilhas de queda (pitfall traps) em amostragens de anfíbios e répteis no Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, vol. 17, p. 729-740, 2000.
- CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. **Change in Marine Communities**. Plymouth Marine Laboratory, 1994. 144 p.

CLARKE, K. R.; WARWICK, R. M. **Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation.** Bourne Press, Bournemouth, UK, 1994. 128 p.

COIMBRA-FILHO, A. F.; CÂMARA, I.G. **Os limites originais do bioma Mata Atlântica na região nordeste do Brasil.** Rio de Janeiro: Fundação Brasileira para a Conservação da Natureza, 1996. 86 p.

COLE, M. M. Cerrado, caatinga and pantanal: the distribution and origin of the savanna vegetation of Brazil. **Geographical Journal**, [s.l.], vol. 126, p. 168–179, 1960.

COLWELL, R. K.; HURTT, G. C. Nonbiological gradients in species richness and a spurious rapoport effect. **The American Naturalist**, Washington, vol. 144, n. 4, p. 570-595, 1994.

COLWELL, R. K. User's guide to Estimates Statistical. Estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.0.0. Copyrigt 1994-2004. 2004. Disponível em: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Acessado em: 22 out. 2015.

COLWELL, R. K. Estimates: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 9.1.0. 2011. User's Guide and application. Disponível em: <http://purl.oclc.org/estimates>, Acesso em: 12 jul. 2012.

COLWELL, R. K. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. 2013. Disponível em: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>. Acessado em: 20 set. 2014.

COLWELL, R. K.; MAO, C. X.; CHANG, J. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence based species accumulation curves. **Ecology**, [s.l.], vol. 85, p. 2717-2727, 2004.

CONNOR, E. F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. **Tree**, [s.l.], vol. 1, n. 6, p. 165-168, 1986.

CORN, P. S. Straight-line drift fences and pitfall traps. In: HEYER, W. R.; DONNELLY, M. A.; MCDIARMID, R. W.; HAYEK, L. A. C.; FOSTER, M. S. (Eds.). **Measuring and Monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians.** Washington: Smithsonian Institution Press, 1994. p. 109-117.

CORTEZ-FERNANDEZ, C. Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. **Ecologia en Bolivia**, Sucre, vol. 41, p. 46-64, 2006.

COSTA, L. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography**, [s.l.], vol. 30, p. 71-86, 2003.

COSTA, L. P.; LEITE, Y. R. L.; FONSECA, G. A. B.; FONSECA, M. T. Biogeography of South American forest mammals: Endemism and diversity in the Atlantic Forest. **Biotropica**, [s.l.], vol. 32, n. 4b, p. 872-881, 2000.

COSTA, H. C.; BÉRNILS, R. S. Répteis do Brasil e suas Unidades Federativas: Lista de espécies. **Herpetologia Brasileira**, Curitiba, vol. 8, p. 11-48, 2018.

CRUMP, M. L.; SCOTT Jr. Visual encounter surveys. In: HEYER, W. R. et al. (Eds.). **Monitoring and measuring biological diversity: Standard methods for amphibians**. Londres: Smithsonian Institution Press, 1994.

DAVIS, F. W.; STORMS, D. M.; ESTES, J. E.; SCEPAN, J.; SCOTT, J. M. An information systems approach to the preservation of biological diversity. **International Journal of Geographical Information Systems**, [s.l.], vol. 4, p. 55-78, 1990.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and evolution in communities**. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 1975.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; TERRIBILE, L. C.; OLIVEIRA, G.; RANGEL, T. F. L. V. B. Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. **Megadiversidade**, [s.l.], vol. 5, n. 12, p. 5-16, 2009.

DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. **Biology of amphibians**. McGraw-Hill, New York, NY, 1986. 670 p.

DUELLMAN, W. E. Linnaean Names in South American Herpetology. **Bibliotheca Herpetologica**, [s.l.], vol. 9, p. 87–97, 2012.

DUNN, E. R. The American caecilians. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, [s.l.], vol. 91, p. 439–540, 1942.

ELITH, J.; GRAHAM, C. H.; ANDERSON, R. P. et al. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. **Ecography**, [s.l.], vol. 29, p. 129–151, 2006.

FAUTH, J. E.; CROTHER, B. I.; SLOWINSKI, J. B. Elevational patterns of species richness, evenness and abundance of the Costa Rican leaf-litter Herpetofauna. **Biotropica**, [s.l.], vol. 21, p. 178-185, 1989.

FÁVERO, A. A.; COSTA, M. D. P.; FIGUEIRA, M.; ANDRIOLLO, D. D.; LONGHI, S. J. Distribuição de abundância de espécies da comunidade arbórea do topo de um morro na floresta estacional subtropical. **Ciência Rural**, São Paulo, vol. 45, n. 5, p. 806-813, 2015.

FERNANDES, A. **Fitogeografia brasileira**. Fortaleza: Multigraf, 1998.

FERNANDES-FERREIRA, H.; NASCIMENTO, H.; LIMA, D. C.; GURGEL-FILHO, N. M.; ALVES, R. R. N. História da Zoologia no Estado do Ceará Parte I: Vertebrados Continentais. **Gaia Scientia**, João Pessoa, vol. 8, p. 99-120, 2014.

FIASCHI, P.; PIRANI, J.R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. **Journal systematics of Evolution**, [s.l.], vol. 47, n. 5, p. 477-496, 2009.

FIGUEIREDO, M. A.; NUNES, L. E. C. **Aspectos florísticos dos remanescentes de Mata Atlântica no Ceará: uma comparação com as áreas tradicionais de ocorrência no Brasil.** In: Reunião Nordestina de Botânica, Natal, Rio Grande do Norte. Anais, RN Editora, 1996.

FIGUEIREDO, M. A. Unidades Fitoecológicas. In: IPLANCE (Ed.). **Atlas do Estado do Ceará.** Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza, 1997. p. 28-29.

FORLANI, M. C.; BERNARDO, P. H.; HADDAD, C. F. B.; ZAHER, H. Herpetofauna do Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 10, n.3, p. 265-309, 2010.

FROST, D. R. **Amphibian Species of the world:** an online reference. Version 6.0 (March 31, 2016). 2015. American Museum of Natural History, New York, USA. Disponível em: <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>.

FROST, D. R. Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 6.0. 2018. Electronic Database. Disponível em: **<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>**. Acesso em 04 jun. 2018.

FU, C.; HUA, X.; LI, J.; CHANG, Z.; PU, Z.; CHEN, J. Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. **Ecography**, [s.l.], vol. 29, p.919-927, 2006.

FUNCEME. Gráficos de chuvas dos postos pluviométricos. 2014. Disponível em: **www.funceme.br/areas/monitoramento/grafico-de-chuvas-dos-postos-pluviometricos**. Acessado em: 01 mar. 2014.

GARDA, A. A, COSTA, T. B, SANTOS-SILVA, C. R. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). **Check List**, São Paulo, vol. 9, p. 405-414, 2013.

GBIF. **Global Biodiversity Information Facility:** Free and open access to biodiversity data. 2016. Copenhagen, Denmark. Disponível em: **<http://www.gbif.org>**. Acesso em: 03 fev. 2016.

GEISE, L.; PEREIRA, L. G.; BOSSI, D. E. P.; BERGALLO, H. G. Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, vol.64, p. 599-612, 2004.

GERMANO, J. M.; SANDER, J. M.; HENDERSON, R. W.; POWELL, R. Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles. **Caribbean Journal of Science**, vol. 39, p. 68-76, 2003.

GIARETTA, A. A. **Diversidade e densidade de anuros de serapilheira num gradiente altitudinal na Mata Atlântica Costeira.** 1999. Tese (Doutorado em Ecologia) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1999.

GIARETTA, A. A.; FACURE, K. G.; SAWAYA, R. J.; MEYER, J. H. D.; CHEMIN, N. Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: Seasonal and altitudinal changes. **Biotropica**, vol. 31, p. 669-674, 1999.

GIARETTA, A. A.; SAWAYA, R. J.; MACHADO, G.; ARAÚJO, M.S.; FACURE, K.G.; MEDEIROS, H. F.; NUNES, R. Diversity and abundance of litter frogs an altitudinal sites at Serra do Japi, Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, vol. 14, n. 2, p. 341-346, 1997.

GIORDANO, A. R.; RIDENHOUR, B. J.; STORFER, A. The influence of altitude and topography on genetic structure in the long-toed salamander (*Ambystoma macrodactylum*). **Molecular Ecology**, vol. 16, p. 1625-1637, 2007.

GOERCK, J. M. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic Forest of Brazil: Implications for the conservation of endemic and endangered species. **Bird Conservation International**, vol. 9, n. 3, p. 235-253, 1999.

GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**, vol. 32, p. 221-238, 2016.

GOTELLI, N. J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. **Ecology**, vol. 81, p. 2606-2621, 2000.

GOTELLI, N. J, COLWELL, R. K. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. **Ecological Letters**, vol. 4, p. 379-391, 2001.

GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. Estimating species richness. In: MAGURRAN, A. E.; MCGILL, B. J. (Eds.). **Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment**. New York, Oxford University Press, 2011. 368 p.

GOWER, D. J., DHARNE, M.; BHATTA, G. et al. Remarkable genetic homogeneity in unstriped, long-tailed Ichthyophis along 1500 km of the Western Ghats, India. **Journal of Zoology**, vol. 272, p. 266–275, 2007.

GOYANNES-ARAÚJO, P.; SIQUEIRA, C. C.; LAIA, R. C.; ALMEIDA-SANTOS, M.; GUEDES, D. M.; ROCHA, C. F. D. Anuran species distribution along an elevational gradient and seasonal comparisons of leaf litter frogs in an Atlantic Rainforest area of southeastern Brazil. **Herpetological Journal**, vol. 25, p. 75-81, 2015.

GRINNELL, J.; STORER, T.I. **Animal life in the Yosemite**. University of California Press, Berkeley, CA, 1924.

GRYTNES, J. A.; McCAIN, C. M. Elevational trends in biodiversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, vol. 2, 2008.

GRYTNES, J. A.; VETAAS, O. R. Species richness and altitude: A comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient Nepal. **The American Naturalist**, vol. 159, p. 294-304, 2002.

- HADDAD, C. F. B.; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience Journal**, vol.55, p. 207-217, 2005.
- HAFFER J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, vol. 165, p. 131-137, 1969.
- HAFFER, J.; PRANCE, G.T. Impulsos climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozoico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. **Estudos avançados**, vol.16, n. 46, p. 175-206, 2002.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, vol. 4, p. 1-9, 2001.
- HERZOG, S. K.; KESSLER, M.; BACK, K. The elevational gradient in Andean bird species richness at the local scale: a foothill peak and a high-elevation plateau. **Ecography**, vol. 28, p. 209-222, 2005.
- HEYER, W. R. A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. **Copeia**, p. 259-271, 1967.
- HIRAO, A. S.; CUDO, G. Landscape genetics of alpine-snowbed plants: comparisons along Geographic and snowmelt gradients. **Heredity**, vol. 93, p. 290-298, 2004.
- HOFER, U., BERSIER, L. F.; BORCARD, D. Spatial organization of a Herpetofauna on an elevational gradient revealed by null model tests. **Ecology**, vol. 80, p. 976-988, 1999.
- HOFER, U.; BERSIER, L. F.; BORCARD, D. Relating niche and spatial overlap at the community level. **Oikos**, vol. 106, p. 366-373, 2004.
- HOLLAND, M. M. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries report of a SCOPE/MAB workshop on ecótonos. **Biology International**, Special Issue, vol. 17, p. 47-106, 1988.
- HRIVNAK, R.; GOMORY, D.; SLEZÁK, M.; UJHÁZY, K.; HEDL, R.; JARCUSKA, B.; UJHAZYOVÁ, M. Species richness pattern along altitudinal gradient in Central European Beech Forests. **Folia Geobotanica**, vol. 49, p. 425–441, 2013.
- HU, J.; XIE, F.; LI, C.; JIANG, J. Elevational patterns of species richness, range and body size for spiny frogs. **Plos One**, vol.6, n. e19817, 2011.
- HU, J.; LI, C.; XIE, F.; JIANG, J. Endemic amphibians and their distribution in China. **Asian Herpetological Research**, vol. 3, p. 163-171, 2012.
- HUEY, R. B. Latitudinal pattern of between-altitude faunal similarity: mountains might be “higher” in the tropics. **The American Naturalist**, vol. 112, p. 225-254, 1978.
- HUSTON, M. A. **Biological Diversity**: the coexistence of species on changing landscapes. New York: Cambridge University Press, 1994. p. 681.
- ICMBIO. Plano de Manejo: Parque Nacional de Ubajara. 2014. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/parnaubajara/planos-de-manejo>. Acessado em: 30 jun 2015.

ICMBIO. Relatório: Análise da Unidades de Conservação. 2016. Disponível em: <http://www.icmbio.gov.br/parnaubajara/>. Acessado em: 07 de jun. 2016.

Ilha, P.; Dixo, M. Anurans and lizards, Rio Preto da Eva, Amazonas, Brazil. **CheckList**, vol. 6, p. 17-21, 2010.

IUCN. International Union For Conservation Of Nature. 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Disponível em: <http://www.iucn.org/>. Acessado em: 15 mai. 2015.

IZECKSOHN, E.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. **Anfíbios do Município do Rio de Janeiro**. Rio de Janeiro. EdUFRJ, 2001.

JANZEN, D. H. Why mountain passes are higher in the tropics. **The American Naturalist**, vol. 113, p. 81-101, 1967.

JANZEN, D. H. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of season, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. **Ecology**, vol. 54, p. 687-708, 1973.

JOHNSON, J. B.; OMLAND, K. S. Model selection in ecology and evolution. **Trends in Ecology and Evolution**. vol. 19, p. 101-110, 2004.

KOLEFF, P.; GASTON, K. J.; LENNON, J. J. Measuring beta diversity for presence-absence data. **Journal Animal Ecology**, vol. 72, p. 367-382, 2003.

KREBS, C. J. **Ecological Methodology**. Menlo Park, Addison Waley Longman Inc., 1999. 620 p.

KREBS, C. J. **Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance**. 6th ed. Benjamin Cummings, San Francisco, 2009. 655 p.

KUMAR, A.; LONGINO, J. T.; COLWELL, R. K.; O'DONNELL, S. Elevational patterns of diversity and abundance of eusocial paper wasps (Vespidae) in Costa Rica. **Biotropica**, vol. 41, p. 338-346, 2009.

LAMBSHEAD, P. J. D.; PATERSON, G. L. J. Ecological cladistics an investigation of numerical cladistics as a method for analyzing ecological data. **Journal of Natural History**, vol. 20, p. 895-909, 1986.

LARCHER, W. **Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups**. Berlin: Springer Verlag, 2003.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. Oxford, UK, Elsevier, 2012.

LEMCKERT, F.; MAHONY, M. J. The relationship among multiple-scale habitat variables and pond use by anurans in northern New South Wales, Australia. **Herpetological Conservation Biology**, vol. 5, p. 537-547, 2010.

LEVANONI, O.; LEVIN, N.; PE'ER, G.; TURBÉ, A.; KARK, S. Can we predict butterfly diversity along an elevation gradient from space? **Ecography**, vol. 34, p. 372-383, 2011.

LIMA, D. C. **Anfíbios de um Brejo de Altitude no bioma Caatinga (Serra de Maranguape, Ceará), com ênfase na biologia de uma espécie endêmica e ameaçada (*Adelophryne maranguapensis*, Anura, Eleutherodactylidae)**. 2013. 96 p. Tese (Doutorado). – Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2013.

LIMA-VERDE, J. S.; CASCON, P. Lista preliminar da Herpetofauna do Estado do Ceará, Brasil. **Caatinga**, vol. 7, p. 158-163, 1990.

LIMA, D. C. **Aspectos sistemáticos, zoogeográficos e ecológicos da Herpetofauna da Serra de Maranguape, Estado do Ceará**. 1999. Monografia (Graduação) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 1999.

LIMA, D. C.; CASCON, P. Aspectos socioambientais e legais da bananicultura na APA da Serra de Maranguape, Estado do Ceará. **REDE (Revista Eletrônica do Prodepa)**, vol. 2, n. 1, p. 64-79, 2008.

LIMA, D. C.; BORGES-NOJOSA, D. M.; CASCON, P.; CECHIN, S. Z. The reproductive mode of *Adelophryne maranguapensis* Hoogmoed, Borges e Cascon, 1994, (Anura, Eleutherodactylidae) an endemic and threatened species from Atlantic Forest remnants in northern Brazil. **North-Western Journal of Zoology**, vol. 7, p. 92-97, 2011.

LOEBMANN, D.; HADDAD, C. F. B. Amphibians and reptiles from a highly diverse area of the Caatinga domain: composition and conservation implications. **Biota Neotropica**, vol. 10, p. 227-256, 2010.

LOMOLINO, M. V. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. **Global Ecology and Biogeography**, vol. 10, p. 3-13, 2001.

LOURENÇO, W. R. Première evidence de la presence d'une faune scorpionique Amazonienne relictuelle dans les "Brejos" de la Caatinga du Nord-est du Bresil. **C. R. Xème. Coll. Europ. Arachnol. Bull. Soc. Sci.**, Bretagne, vol. 59, p. 147-154, 1988.

MACARTHUR, R. H. **Geographical ecology**. Harper and Rowe Publishers, New York, 1972. 269 p.

MAGALHÃES, F. M.; LARANJEIRAS, D. O.; COSTA, T. B. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga IV: Chapada Diamantina National Park, Bahia, Brazil. **Herpetology Notes**, vol. 8, p. 243-261, 2015.

MAGURRAN, A. E. **Measuring Biological Diversity**. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 261p.

MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica**. Paraná: Editora UFPR, 2006. 261p.

MARIOTTO, L. B. **Anfíbios de um gradiente altitudinal em Mata Atlântica**. 2014. 180 p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

MARTIN, P. S. **A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias Region, Tamaulipas, Mexico.** 1958. 102 p. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI. 1958.

MARTINS, F. M.; TEMPLETON, A.R.; PAVAN, A. C. O.; KOHLBACH, B. C.; MORGANTE, J. S. Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): Marked population structure, Neotropical Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. **BMC Evolutionary Biology**, vol.9, p. 294, 2009.

MARTINS, S. C. **Caracterização dos solos e serapilheira ao longo do gradiente altitudinal da Mata Atlântica, estado de São Paulo.** 2010. Tese (Doutorado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2010.

MCARTHUR, E. D.; SANDERSON, S. C. **Ecotones: Introduction, Scale, and Big Sage Brush Example.** USDA Foreste Service Proceedings RMSP-P-11, Baton Rouge, LA, USA, 1999.

MCCAIN, C. M. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. **Journal of Biogeography**, vol. 31, p. 19-31, 2004.

MCCAIN, C.M. Elevational gradients in diversity of small mammals. **Ecology**, vol. 86, p. 366-372, 2005.

MCCOY, E. The distribution of insects along elevational gradients. **Oikos**, vol. 58, p. 313-322, 1990.

MENDIBURU, F.; SIMON, R. AgricolaE- Ten years of an open source statistical tool for experiments in breeding, agriculture and biology. **PeerJ PrePrints**, vol. 3, p. e1748, 2015.

MIRANDA-RIBEIRO, A. Algumas considerações sobre o gênero *Ceratophrys* e suas espécies. **Revista do Museu Paulista**, vol. 12, p. 291-304, 1920.

MMA. Ministério do Meio Ambiente. **Áreas prioritárias para Conservação, uso sustentável e repartição de benefícios da biodiversidade brasileira.** Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, série biodiversidade, Distrito Federal, Brazil, 2007.

MORAES, R. A.; SAWAYA, R. J.; BARRELLA, W. Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, vol. 7, p. 93-102, 2007.

MORRISON, F. C. **Altitudinal variation in the life history of anurans in southeast Queensland.** 2001. Tese (Doutorado) – School of Environmental and Applied Sciences, Griffith University Goald Coast, Australia, 2001.

MULLER, P. **The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the neotropical N realm: a study in the evolution of the neotropical N biota and its native landscape.** W. Junk, The Hague, 1973.

- NANIWADEKAR, R.; VASUDEVAN, K. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. **Journal of Biogeography**, vol. 34, p. 842-853, 2007.
- NASCIMENTO, F. P.; LIMA-VERDE, J. S. Ocorrência de ofídios de ambientes florestais em enclaves de matas úmidas do Ceará (Ophidia: Colubridae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Zoologia**, vol. 5, p. 95-100, 1989.
- NAVAS, C. A., Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. **Comparative Biochemistry and Physiology**, vol. 133, p. 469-485, 2003.
- NAVAS, C. A. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. **Integrative and Comparative Biology**, vol. 46, p. 82-91, 2006.
- NEFF, J. L.; SIMPSON, B.B. Bees, pollination systems and plant diversity. In: LASALLE, J.; GAULD, I. D. **Hymenoptera and Biodiversity**. Wallingford, USA: CAB International, 1993, p. 143-168.
- NGALASON, W.; MYIKONI, F. J. Herpetofauna of montane areas of Tanzania: Altitudinal distribution of amphibians on the Uluguru South Mountains. **Fieldiana: Life and Earth Sciences**, p. 81-89, 2011.
- NIHEI, S. S. Misconceptions about parsimony analysis of endemicity. **Journal of Biogeography**, vol. 33, p. 2099–2106, 2006.
- NOGUEIRA, A. A.; PENA-BARBOSA, J. P. P.; VENTICINQUE, E. M.; BRESCOVIT, A. D. The spider genus *Chrysometa* (Araneae, Tetragnathidae) from the Pico da Neblina and Serra do Tapirapeco mountains (Amazonas, Brazil): new species, new records, diversity and distribution along two altitudinal gradients. **Zootaxa**, vol. 2772, p. 33-51, 2011.
- NUNES, G. K. M.; SANTOS, S. B. Gradiente de altitude e riqueza de espécies: como o estudo dos moluscos terrestres contribui com esta questão? **Oecologia Australis**, vol. 15, n. 4, p. 854-868, 2011.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. Vegan: Community Ecology Package. R Package version 1.17-6. 2013. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 02 fev. 2013.
- OKSANEN, J.; BLANCHET, F. G.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; WAGNER, H. Vegan: Community Ecology Package. R Package version 1.17-6. 2010. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em 21 maio 2011.
- OLIVEIRA, G.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: Selecting hypothesis and revealing constraints. **Journal of Arid Environments**, vol. 74, p. 1418-1426, 2010.

OLIVEIRA, D. P.; SOUZA, S. M.; FRAZÃO, L.; ALMEIDA, A. P.; HRBEK, T. Lizards from central Jatapú River, Amazonas, Brazil. **CheckList**, vol. 10, p. 46-53, 2014.

OLIVEIRA, P. E.; BARRETO, A. M. F.; SUGUIO, K. Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational History of the Brazilian Caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. **Palaeogeographical, Palaeoclimatic, Palaeoecology**, vol. 152, p. 319-337, 1999.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. A. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinburgh Journal of Botany**, vol. 52, n. 2, p. 141-194, 1995.

OWEN, J. G. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity and variance in elevation. **Journal of Mammalogy**, vol.71, p. 1-13, 1990.

PACIENCIA, M. L. B. **Diversidade de pteridófitas em gradientes de altitude na Mata Atlântica do Estado do Paraná, Brasil**. 2008. 230 p. Tese (Doutorado) – Universidade de São Paulo, São Paulo, 2008.

PANTOJA, D. L, FRAGA, R. Herpetofauna of the Reserva Extrativista do Rio Gregório, Juruá Basin, southwest Amazonia, Brazil. **CheckList**, vol. 8, p. 360-374, 2012.

PEDROSA, I. M. M. C.; COSTA, T. B.; FARIA, R. G. et al. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. **Biota Neotropica**, vol. 14, p. 1-12, 2014.

PELLEGRINO, K. C. M.; RODRIGUES, M. T.; WAITE, A. N.; MORANDO, M.; YASSUDA, Y. Y.; SITES, J. W. Phylogeography and species limits in the *Gymnodactylus darwini* complex (Gekkonidae, Squamata): genetic structure coincides with river systems in the Brazilian Atlantic forest. **Biological Journal of Linnean Society**, vol. 85, p. 13-26, 2005.

PENNINGTON, R. T.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, vol. 27, p. 261-273, 2000.

PIERRE-LEDRU, M.; BRAGA, P. I. S.; SOUBIES, F.; FOURNIER, M.; MARTIN, L.; SUGUIO, K.; TURCI, B. The last 50,000 years in the Neotropics (Southern Brazil): evolution of vegetation and climate. **Palaeogeographic, Palaeoclimatic, Palaeoecology**, vol. 123, p. 239-257, 1996.

PIERRE-LEDRU, M.; SALGADO-LABOURIAU, M. L.; LORSCHREITER, M. L. Vegetation dynamics in Southern and central Brazil during the last 10,000 yr B. P. **Review of Palaeobotany and Palynology**, vol. 99, p. 131-142, 1998.

PIMM, S. L.; BROWN, J. H. Domains of diversity. **Science**, vol. 304, p. 831-833, 2004.

PINTO-COELHO, R. **Fundamentos em Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2000.

Pontes, J. A.; Rocha, C. F. D. (2011): Os anfíbios da serapilheira da Mata Atlântica brasileira: Estado atual do conhecimento. **Oecologia Australis**. 15: 750-761.

- PORZECANSKI, AL, CRACRAFT, J 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. **Journal of Biogeography**. 32: 261–275.
- PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária UFPE, 2003. p. 3-73.
- PRANCE, G. T. The taxonomy and phytogeography of the Chrysobalanaceae of the Atlantic coastal forests of Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, vol. 2, p. 19-39, 1979.
- PRANCE, G. T. Forest refuges: evidences from woody angiosperms. In: PRANCE, G. T. Biological Diversification in the tropics. **Columbia University Press**, p. 137-158, 1982.
- PRUDENTE, A. L. C.; MAGALHÃES, F.; MENKS, A.; SARMENTO, J. F. M. Checklist of lizards of the Juruti, state of Pará, Brazil. **Check List**, vol. 9, p. 42-50, 2013.
- QIAN, H.; WANG, X.; WANG, S.; LI, Y. Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. **Ecography**, vol. 30, p. 471-482, 2007.
- R Development Core Team: R: A language and environment for Statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010. Disponível em: <http://www.Rproject.org/>. Acesso em: 02 maio 2010.
- R Development Core Team: R: A language and environment for Statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2011. Disponível em: <http://www.Rproject.org/>. Acesso em 20 maio 2011.
- R Development Core Team: R: A language and environment for Statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012. Disponível em: <http://www.Rproject.org/>. Acesso em 30 abr. 2012.
- RAHBEK, C. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? **Ecography**, vol. 18, p. 200-205, 1995.
- RAHBEK, C. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. **The American Naturalist**, vol. 149, p. 875-902, 1997.
- RAHBEK, C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. **Ecology Letters**, vol. 8, p. 224-239, 2005.
- RAMIREZ, S. J.; MEZA-RAMOS, P.; YÁNEZ-MUNOZ, M.; REYES, J. Asociaciones interespecíficas de anuros en cuatro gradientes altitudiniais de la Reserva Biológica Trapichalaca, Zamora-Chinchipe, Ecuador. **Boletín técnico 8: série zoológica**, vol. 4, n. 5, p. 35-49, 2009.
- RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, vol. 142, p. 1141-1153, 2009.

- RIBEIRO, S. C.; ROBERTO, I. J.; SALES, D. L.; ÁVILA, R. W.; ALMEIDA, W. O. Amphibians and Reptiles from the Araripe bioregion, northeastern Brazil. **Salamandra**, vol. 48, p. 133-146, 2012.
- RISSER, P. G. The Status of the science examining ecotones. **BioScience Journal**, vol. 45, p. 318-325, 1995.
- RIZZINI, A. Delimitação, caracterização e relações da flora silvehileana. **Atas Simplificadas da Biota Amazônica**. Botânica, vol. 4, p. 13-36, 1967.
- ROBERTO, I. J, LOEBMANN, D. Composition, distribution patterns, and conservation priority areas for the Herpetofauna of the state of Ceará, northeastern Brazil. **Salamandra**, vol. 52, p. 134-152, 2016.
- ROCHA, C. F. D.; VRCIBRADIC, D.; KIEFER, M. C. et al. A survey of the leaf-litter frog assembly from an Atlantic Forest area (Reserva Ecológica de Guapiaçu) in Rio de Janeiro State, Brazil, with an estimate of frog densities. **Tropical Zoology**, vol. 20, p. 99-108, 2007.
- RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V.; THOMAS, W. W. Do the seasonal forests in Northeastern Brazil represent a single floristic unit? **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, vol. 68, p. 467-475, 2008.
- RODRIGUES, M. T. **Os lagartos da Floresta Atlântica brasileira**: distribuição atual e pretérita e suas implicações para estudos futuros. Estrutura, manejo e função. In: Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileiros. 2. Anais. São Paulo. Academia de Ciências do Estado de São Paulo, 1990. p. 404-410.
- ROMDAL, T. S.; RAHBEK, C. Elevational zonation of afro-tropical forest bird communities along a homogeneous forest gradient. **Journal of Biogeography**, [s.l.], vol. 36, n. 2, p. 327-336, 2009.
- RON, S. R. Biogeographic area relationships of lowland Neotropical rainforest based on raw distribution of vertebrates groups. **Biological Journal of Linnean Society**, Londres, vol. 71, p. 379-402, 2000.
- ROSEN, B. R. Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in marine palaeobiogeography. **Palaeobiogeographic, Palaeoclimatic, Palaeocology**, [s.l.], vol. 92, p. 171-205, 1992.
- SALES, M. F.; MAYO, S.; RODAL, M. J. N. **Plantas Vasculares das Florestas Serranas de Pernambuco**: um checklist da flora ameaçada dos Brejos de Altitude. Recife: UFRPE, 1998. 130p.

- SANTANA, D. J.; MÂNGIA, S.; SILVEIRA-FILHO, R. R.; BARROS, L. C. S.; ANDRADE, I.; NAPOLI, M. F.; JUNCA, F.; GARDA, A. A. Anurans from the Middle Jaguaribe River Region, Ceará State, Northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 15, p. 1-8, 2015.
- SANTOS, A. M. M.; CAVALCANTI, D. R.; SILVA, J. M. C.; TABARELLI, M. Biogeographical relationships among tropical forests in north-eastern Brazil. **Journal of Biogeography**, [s.l.], vol.34, p. 437-446, 2007.
- SANTOS, T. G.; KOPP, K.; SPIES, M. R.; TREVISAN, R.; CECHIN, S. Z. Distribuição espacial e temporal de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS. **Iheringia, Série Zoologia**, Curitiba, vol. 98, n. 2, p. 244-253, 2008.
- SANTOS, N. D.; COSTA, D.P. Altitudinal zonation of liverworts in the Atlantic Forest, Southeastern Brazil. **The Bryologist**, [s.l.], vol. 113, n. 3, p. 631-645, 2010.
- SAWAYA, R. J. **Diversidade, densidade e distribuição altitudinal da anurofauna de serapilheira da ilha de São Sebastião, SP**. 1999. 65 p. Dissertação (Mestrado) – Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1999.
- SCOTT, J. R. The abundance and diversity of the Herpetofauna of tropical forest litter. **Biotropica**, [s.l.], vol. 8, p. 41-58, 1976.
- SEGALLA, M. V.; CARAMASCHI, U.; CRUZ, C. A. G. Brazilian Amphibians: List of Species. **Herpetologia Brasileira**, Curitiba, vol. 3, p. 37-48, 2014.
- SHMIDA, A. WILSON, M. V. Biological determinants of species diversity. **Journal of Biogeography**, [s.l.], vol. 12, p. 1-20, 1985.
- SILVA, H. R.; CARVALHO, A. L. G.; BITTENCOURT-SILVA, G. B. Frogs of Marambaia: a naturally isolated restinga and Atlantic Florest remant of southeastern Brazil. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 8, p. 167-174, 2008.
- SILVA, J. M. C.; CASTELETTI, C. H. M. Status of the biodiversity of the Atlantic Forest of Brazil. In: GALINDO-LEAL, C.; CÂMARA, I. G. **The Atlantic Forest of South America: biodiversity status, threats, and outlook**. Center for Applied Biodiversity Science and Island Press, Washington, DC, 2003. p. 43-59.
- SILVA, J. M. C.; SOUZA, M. C.; CASTELLETTI, C. H. M. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], vol. 13, p. 85-92, 2004.
- SIQUEIRA, C. C.; VRCIBRADIC, D.; DORIGO, T. A.; ROCHA, C. F. D. Anurans from two high-elevation áreas of Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro, Brazil. **Zoologia**, Curitiba, vol. 28, p. 457-464, 2011.
- SIQUEIRA, C. C.; ROCHA, C. F. D. Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, vol.17, n. 2, p. 282-302, 2013.

- SOBRAL-SOUZA, T.; LIMA-RIBEIRO, M. S. De volta ao passado: revisitando a história biogeográfica das florestas neotropicais úmidas. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, vol. 21, p. 93-107, 2017.
- SOUZA, M. J. N. Geomorfologia. - In: IPLANCE (Ed). **Atlas do Ceará**. Fundação Instituto de Planejamento do Ceará, Governo do Estado do Ceará, SEPLAN, Fortaleza, 1997. p. 18-19.
- SOUZA, M. J. N.; OLIVEIRA, V. P. V. Os enclaves úmidos e subúmidos do semiárido do nordeste brasileiro. **Mercator- Revista de Geografia da UFC**, Fortaleza, vol. 5, n. 9, p. 85-102, 2006.
- SOUZA, F.L.; UETANABARO, M.; LANDGREF-FILHO, P.; PIATTI, L.; PRADO, C. P. A. Herpetofauna, municipality of Porto Murquinho, Chaco region, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. **CheckList**, São Paulo, vol. 6, p. 470-475, 2010.
- SOUZA FILHO, M. R. P.; SALES, M. C. L. **Microclima nos enclaves úmidos do Ceará: O caso de Ubajara**. In: 12° Encuentro de Geógrafos da América Latina. Montevideu, 2009. 160 p.
- STEVENS, G. C. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. **The American Naturalist**, Washington, vol. 133, p. 240-256, 1989.
- STEVENS, G. C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. **The American Naturalist**, Washington, vol. 140, p. 893-911, 1992.
- STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, [s.l.], vol. 85, p. 74-79, 1990.
- STOTZ, D. F.; FITZPATRICK, J. W.; PARKER, T. A.; MOSKOVITZ, D. K. **Neotropical Birds: Ecology and Conservation**. University of Chicago Press, Chicago, 1996. 478 p.
- TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. Áreas e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Caatinga. In: LEAL, I. SILVA, J.M.C. TABARELLI, M. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: UFPE, 2003. p. 781-800.
- TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C.; GASCON, C. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], vol. 13, n. 1419-1425, 2004.
- TEIXEIRA, D. M.; NACINOVIC, J. B.; TAVARES M. S. Notes on some birds of Northeastern Brazil. **Bulletin of the British Ornithologists' Club**, [s.l.], vol. 106, p. 71-74, 1986.
- TERBORGH, J. Bird species diversity on an Andean elevation gradient. **Ecology**, [s.l.], vol. 58, p. 1007-1019, 1977.
- TOKESHI, M. Power fraction: a new explanation of relative abundance patterns in species-rich assemblages. **Oikos**, [s.l.], vol. 75, p. 543-550, 1996.

VANZOLINI, P. E. **Problemas faunísticos do Cerrado**. In: Simpósio Sobre o Cerrado (ed. M.G. Ferri). Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1963. p. 267–280.

VANZOLINI, P. E. A quasi-historical approach to the natural history of differentiation of reptiles in the tropical geographic isolated. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, vol. 29, p. 111-119, 1981.

VASCONCELOS, T. S.; ROSSA-FERES, D. C. Spatial and temporal distribution, and diversity of anurans (Amphibia, Anura) in Nova Itapirema, Northeastern São Paulo State, Brazil. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 5, 2005.

VASCONCELOS, T. S.; SANTOS, T. G.; ROSSA-FERES, D. C.; HADDAD, C. F. B. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. **Canadian Journal of Zoology**, Toronto, vol. 87, p. 609-707, 2009.

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

VASUDEVAN, K.; KUMAR, A.; CHELLAM, R. Species turnover: the case of stream amphibians of rainforests in the Western Ghats, southern India. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], vol. 15, n. 11, p. 3515-3525, 2006.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991. 123 p.

VILELA, V. M. F. N.; BRASSALOTI, R. A.; BERTOLUCI, J. Anurofauna da floresta de restinga do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Sudeste do Brasil: composição de espécies e uso de sítios reprodutivos. **Biota Neotropica**, São Paulo, vol. 11, n. 1, p. 83-93, 2011.

VON HUMBOLDT, A. **Aspects of nature in different lands and different climates, with scientific elucidations**. Londres: Longman, Brown, Green, and Longman, 1849, 475p. 2 volumes.

WANG, X. F.; AULER, A. S.; EDWARDS, R. L.; CHENG, H.; CRISTALLI, P. S.; SMART, P. L.; RICHARDS, D. A.; SHEN, C.C. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. **Nature**, Londres, vol. 432, p. 740e743, 2004.

WELLS, K. D. **The ecology and behavior of amphibians**. Chicago, The University of Chicago Press, 2007. 1148 p.

WERNECK, F. P. The diversification of eastern South American Open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. **Quaternary Science Reviews**, [s.l.], vol. 30, p. 1630-1648, 2011.

WERNECK, F. P.; COSTA, G. C.; COLLI, G. R.; PRADO, D. E.; SITES Jr, J. W. Revisiting the historical distribution of Seasonally Dry Tropical Forests: new insights based on palaeodistribution modelling and palynological evidence. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], vol. 20, n. 2, p. 272-288, 2011.

WERNECK, F. P.; GAMBLE, T.; COLLI, G. R.; RODRIGUES, M. T.; SITES, E. J. W. Deep diversification and Long-Term Persistence in the South American 'Dry Diagonal': Integrating Continent-Wide Phylogeography and Distribution Modeling of Geckos. **Evolution**, [s.l.], vol. 66, p. 3014-3034, 2012.

WHITTAKER, R. H. Gradient analysis of vegetation. **Biological Reviews**, [s.l.], vol. 42, p. 207-264, 1967.

WHITTAKER, R. H. Dominance and diversity in land plant communities. **Science**, Londres, vol. 147, p. 250-260, 1965.

XAVIER, M. M. **Riqueza, diversidade e variação altitudinal em uma assembleia de lagartos no planalto da Ibiapaba, Nordeste do Brasil**. 2016. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas) – Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2016.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. Upper Saddle River: Prentice Hall, 1999.

ZEISSET, I.; BEEBEE, T. J. C. Amphibian phylogeography: a model for understanding historical aspects of species distributions. **Heredity**, [s.l.], vol. 101, p. 109-119, 2008.

APÊNDICE A – LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

- Figura 1 – Padrão de diminuição da riqueza de espécies com a altitude..... 16
- Figura 2 – Padrão de distribuição de riqueza de espécies em formato de corcova proposto por Rahbek (1995) 18
- Figura 3 – Enclaves úmidos e subúmidos do Nordeste Brasileiro 21

MANUSCRITO I

- Figura 1 – Mapa representando os pontos de cada cota de altitude amostrada na Serra de Maranguape 56
- Figura 2 – Curva de Acumulação de espécies para os anfíbios da Serra de Maranguape, Nordeste do Brasil 57
- Figura 3 – Abundância relativa dos anfíbios encontrados na Serra de Maranguape 58
- Figura 4 – Curvas de rarefação e intervalos de confiança (95%) da riqueza de espécies para as cotas de altitude da Serra de Maranguape 59
- Figura 5 – Estimativa de similaridade da composição de anfíbios entre as diferentes cotas de altitude da serra de Maranguape 60

MANUSCRITO II

- Figura 1 – Location of Ubajara National Park, State of Ceará 81
- Figura 2 – Habitat at four different elevational sampling points in Ubajara National Park Ceará State, Brazil 82
- Figura 3 – Representative frogs from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil 83
- Figura 4 – Additional frogs from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil 84
- Figura 5 – The third series of representative frogs and one caecilian from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil 85

Figura 6 – Representative lizards recorded in Ubajara National Park, Ceará State, Brazil	86
Figura 7 – Additional lizards from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil	87
Figura 8 – A selection of snakes from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil	88
Figura 9 – Three additional snakes and one turtle from Ubajara National Park, Ceará State, Brazil	89
Figura 10 – Species accumulation curve for amphibians, lizards and reptiles from Ubajara National Park, Northeast Brazil	90

MANUSCRITO III

Figura 1 – Curva de rarefação total para as espécies de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara	119
Figura 2 – Curva de rarefação para as espécies de anfíbios do Parque Nacional de Ubajara	120
Figura 3 – Abundância relativa das espécies de anfíbios encontradas no Parque Nacional de Ubajara	121
Figura 4 – Estimativas de similaridade da composição de anfíbios entre as diferentes cotas de altitude do Parque Nacional de Ubajara	122
Figura 5 – Modelos de distribuição de espécies para os anfíbios registrados em cada cota altitudinal do Parque Nacional de Ubajara	123

MANUSCRITO IV

Figura 1 – Map of the study area	140
Figura 2 – Non-metric multidimensional scaling (using Simpson index) of the 113 areas analyzed in this study	141
Figura 3 – Non-metric multidimensional scaling (using Sorensen index) of the 113 areas analyzed in this study	142

Figura 4	– Dendrogram of similarity between study areas obtained using Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages (UPGMA) and Simpson index for 113 areas included in our study	143
Figura 5	– Dendrogram of similarity between study areas obtained using Unweighted Pair Group Method using Arithmetic averages (UPGMA) and the Sorensen / Bray Curtis index for 113 areas included in our study	144
Figura 6	– CADE Bremer support tree consensus. The strict consensus tree derived from the 100 most parsimonious trees found using the cladistic analysis of distributions and endemism (CADE)	145

MANUSCRITO V

Figura 1	– Specimens of <i>Caecilia tentaculata</i>	148
Figura 2	– Map of ecological niche modeling for <i>Caecilia tentaculata</i>	151

APÊNDICE B – LISTA DE TABELAS

MANUSCRITO I

Tabela 1 – Características gerais das unidades amostrais usadas no presente trabalho	51
Tabela 2 – Abundância das espécies de anfíbios ao longo do gradiente de altitude da Serra de Maranguape	52
Tabela 3 – Riqueza de espécies para as quatro cotas de altitude ao longo da Serra de Maranguape	54
Tabela 4 – Dissimilaridade média entre os grupos encontrados na análise de UPGMA para a Serra de Maranguape	55

MANUSCRITO II

Table 1 – List of amphibians, squamates and turtles species recorded at the Ubajara National Park (PARNA-UBAJARA), Ceará State, Northeastern Brazil	78
---	----

MANUSCRITO III

Tabela 1 – Abundância das espécies de anfíbios ao longo do gradiente de altitude do Parque Nacional de Ubajara	116
Tabela 2 – Dissimilaridade média entre os pares de altitude do Parque Nacional de Ubajara	117

MANUSCRITO V

Table 1 – Morphometric (in mm) and meristic data of <i>Caecilia tentaculata</i> from Ceará state	149
--	-----