

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DO INPA

**DETERMINANTES DA ESTRUTURA DA ASSEMBLEIA DE ANUROS EM
AMBIENTES DE AREIA BRANCA NA AMAZÔNIA.**

RAFAELA CAROLINE DOS SANTOS PEREIRA

Manaus, Amazonas
2021

RAFAELA CAROLINE DOS SANTOS PEREIRA

**DETERMINANTES DA ESTRUTURA DA ASSEMBLEIA DE ANUROS EM
AMBIENTES DE AREIA BRANCA NA AMAZÔNIA.**

ORIENTADORA: DRA. ALBERTINA PIMENTEL LIMA

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Biologia (Ecologia).

Manaus, Amazonas

Setembro, 2021

Após a exposição, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO (A)

REPROVADO (A)

POR UNANIMIDADE

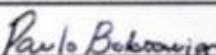
POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

DRA. KAROLINE CERON



DR. PAULO ESTEFANO DINELI BOBROWIEC



DRA. CINTIA CORNELIUS FRISCHE



DRA. JULIANA HIPÓLITO DE SOUSA

DR. ANTHONY SANTANA FERREIRA



(Coordenação PPG-ECO/INPA)

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA - PPG ECO
Av. André Araújo, nº 2936, Bairro - Petrópolis, Manaus-AM, CEP: 69.067-375
Site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: ppg.ecologia@posgrad.inpa.gov.br

d Pereira, Rafaela
 DETERMINANTES DA ESTRUTURA DA ASSEMBLEIA DE
 ANUROS EM AMBIENTES DE AREIA BRANCA NA AMAZÔNIA. /
 Rafaela Pereira; orientadora Albertina Pimentel
 Lima. -- Manaus:[s.l], 2021.
 31 f.

 Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação
 em Ecologia) -- Coordenação do Programa de Pós-
 Graduação, INPA, 2021.

 1. Ecologia de Comunidades. 2. Subconjuntos
 Hierárquicos. 3. Anuros. 4. Areia branca. I. Lima,
 Albertina Pimentel , orient. II. Título.

 CDD: 598

Sinopse:

Estudamos os fatores ambientais que influenciam a distribuição e qual o padrão estrutural da assembleia de anuros em florestas de areia branca da Amazônia Central.

Palavras-chave: Ecologia de comunidades, Gradiente ambiental, Subgrupos Hierárquicos, Campina, Campinarana.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente aos meus pais Ana Lúcia e Cláudio por toda a dedicação e cuidado para que meus sonhos pudessem ser realizados. Às minhas irmãs Ana Claudia e Juliana pelo apoio. À minha querida prima-irmã Jéssica, por todo o suporte emocional, conversas, conselhos e risadas via telefone, que com certeza foram detalhes que me mantiveram firme durante esse tempo todo distante.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pela estrutura e apoio técnico para a realização deste trabalho. Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia. À CAPES pela bolsa concedida. À FAPEAM pelo financiamento do projeto associado a esta dissertação.

À minha orientadora Albertina Pimentel Lima por todos os ensinamentos passados, pelas conversas e conselhos. À Jussara Dayrell primeiramente pela amizade e acolhimento, sou imensamente grata por toda ajuda e atenção para com este trabalho. A estas duas mulheres, toda minha admiração e inspiração como pesquisadora e cientista.

Agradeço à todas as pessoas que contribuíram de alguma forma com os meus trabalhos de campo, em especial, à família do sr. Jânio Moura e Alindomar Lopes, que me acolheu e adotou com tanto carinho em sua casa, me fazendo perceber que o amor é muito lindo e generoso quando vem de forma gratuita. Ao Jânio Moura Filho, meu fiel escudeiro de campo, companhia de todas as noites escuras na mata, que preenchia meu tempo com suas histórias curiosas e sabedorias. Sem eles, com certeza esse trabalho não seria possível e não existem palavras suficientes para expressar meu sentimento de gratidão.

A todos os amigos que fiz em Manaus, obrigada pelas trocas que tivemos em todos os momentos, como foi bom conhecer cada um de vocês, me divertir e compartilhar experiências. Aos amigos que já existiam antes de Manaus, que fiz na infância, Ensino Médio e Faculdade: agradeço por ter tanta gente boa como vocês em minha vida. Obrigada por se manterem presentes mesmo com toda distância que nos separava, obrigada por me apoiarem tanto e vibrarem com as minhas conquistas. Ao meu querido amigo-irmão Matheus Espanha, uma pessoa essencial em minha vida, que segurou minhas estruturas nos momentos mais difíceis, agradeço da forma mais sincera. Ao meu companheiro e melhor amigo, Felipe, obrigada por fazer parte desse sonho, de

vivê-lo comigo e sempre me incentivar a seguir em frente. A todos vocês, com muito amor, OBRIGADA!

RESUMO

Os ecossistemas de areia branca são uma das diversas fitofisionomias presentes na Bacia Amazônica, distribuídos em manchas e caracterizados por possuir solos com 85 % ou mais de areia, no qual forma uma estrutura vegetal diferenciada variando desde campos abertos (campinas), dominados por plantas herbáceas, até florestas altas (campinaranas). São reconhecidas por abrigar um alto nível de endemismo, adaptada a longos períodos de seca. Usamos a composição das espécies de anuros com o objetivo de melhor entender a distribuição dos animais nestes ambientes. Para tanto avaliamos se a estrutura da vegetação, solo e profundidade de raízes influenciam a distribuição e a estrutura das assembleias de anuros. Em uma escala local, testamos a hipótese que a assembleia de anuros varia com o tipo de vegetação, uma vez que as espécies podem não estar distribuídas uniformemente nos ambientes em função dos diferentes requerimentos das espécies. Realizamos quatro amostragens nas estações chuvosas de dezembro a março de 2020 e 2021 em 20 parcelas, modelo RAPELD/PPBio na RDS Rio Negro, Amazonas. Nossos resultados mostram que a pequena proporção de argila no solo estrutura a vegetação e esses são os principais fatores organizadores das assembleias de anuros, formando subgrupos hierárquicos. Os ambientes florestados de campinarana próximo a corpos d'água abrigaram um maior número de espécies, enquanto paisagens de campina com vegetação baixa, solo exposto e mais distante da água foram limitantes à ocupação da maioria das espécies. Com base neste estudo, nossas descobertas indicam que os anuros passam por filtragem ambiental, na qual somente as espécies com reprodução especializada ocupam os ambientes com maior restrição de água, sendo essa a principal causa da estrutura da assembleia de anuros em ambiente de areia branca estarem organizadas em subconjuntos hierárquicos.

ABSTRACT

White sand ecosystems are one of several vegetation types present in the Amazon basin. These ecosystems are patchy distribution way and are characterized by sandy soils, with 85% or more sand, in which a distinct plant structure—ranging from open fields (*campinas*) dominated by herbaceous plants to tall forests (*campinaranas*)—is present. White sand ecosystems harbor a high level of species endemism and several species adapted to long periods of drought. We assessed the composition of anuran species in white sand environments to better understand how unique these environments are for this group of vertebrates. For this, we evaluated whether the structures of vegetation and soil, including root depth, influence the distribution and structure of anuran assemblages. At a local scale, we tested the hypothesis that anuran assemblages vary with environmental vegetation types because species are not uniformly distributed in heterogeneous environments. We carried out four field samplings in the rainy seasons, from December to March 2020 and 2021, in 20 plots, using the RAPELD/PPBio sampling model in the RDS Rio Negro, Amazonas State, Brazil. Our results show that the small proportion of clay in the soil plays an important role in structuring vegetation, and that these are the main factors that organize anuran assemblages into hierarchical subgroups. The forested environments (*campinaranas*) located close to water bodies harbored a higher richness of anuran species, while meadow landscapes with low vegetation, exposed soil, and more distant from water bodies limited the occupation of most anuran species. Our findings indicate that anuran species undergo environmental filtering in white sand environments, in which only species with specialized reproduction can successfully occupy the most water-restricted environments. Thus, environmental filtering is the main process responsible for organizing the assemblage of anurans in white sand environments into hierarchical subgroups.

Sumário

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 OBJETIVOS.....	12
3 MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
3.1 Área de estudo	13
3.2 Desenho amostral	13
3.3 Amostragem de anuros	14
3.4 Variáveis ambientais.....	16
3.5 Análise dos dados	16
4 RESULTADOS	17
4.1 Amostragem	17
4.2 Composição das espécies.....	18
4.2 Relação da composição das espécies com variáveis ambientais	19
5 DISCUSSÃO.....	20
6 CONCLUSÃO.....	23
7 REFERÊNCIAS	24
8 MATERIAL SUPLEMENTAR	29

1 INTRODUÇÃO

O bioma amazônico, mesmo com a predominância de florestas tropicais ombrófilas (Veloso *et al.*, 1991), possui diferentes fitofisionomias, diferenciadas pelas espécies arbóreas que as compõem, ou de forma indireta pela topografia, clima ou hidrologia (Terborgh e Andresen, 1998). A complexidade da vegetação é justificada pelas variações de fatores edáficos, biológicos, microclimáticos e/ou interferências antrópicas que atuam em diferentes escalas espaciais (Ab' Saber, 2002). Dentro dessa variedade de tipos florestais como florestas alagadas, manguezais e afloramentos rochosos são reconhecidas também as florestas de areia branca (Pires e Prance, 1985, Adeney *et al.*, 2016).

As vegetações que crescem sobre solos arenosos têm distribuição em manchas dentro dos ambientes florestados na Bacia Amazônica, semelhante a um sistema de ilhas (Prance, 1996) e vem sendo historicamente sub-representadas na literatura (Adeney *et al.*, 2016). São caracterizadas por possuírem uma estrutura diferenciada e adaptada a longos períodos de seca (Anderson, 1981; Prance, 1996) e variam desde campos abertos (campinas), dominados por plantas herbáceas, até florestas altas (campinaranas) com áreas passíveis de alagamento sazonais (Vicentini, 2004; Damasco *et al.*, 2013). Os padrões de diversidade e processos evolutivos destes ambientes são elementos que ajudam a compreender a dinâmica desses ecossistemas na região amazônica (Anderson, 1981; Fine e Bruna, 2016; Adeney *et al.*, 2016). Pesquisas com aves e plantas demonstraram que ambientes de areia branca abrigam composição distinta e um alto nível de endemismo, mas menos espécies do que outros habitats amazônicos, como as florestas de terras altas e florestas alagadas (Adeney, 2009; Fortunel *et al.*, 2014; Borges *et al.*, 2015). Alonso *et al.* (2013) e Capurucho *et al.* (2020) mostraram em estudos feitos para a Amazônia central e ocidental que a vegetação de areia branca tem uma importante contribuição para a movimentação de espécies da avifauna amazônica. Apesar disso, ainda há uma lacuna no conhecimento sobre outros organismos que habitam esses ambientes e sobre os fatores ambientais relacionados a estruturação das assembleias.

Anuros são organismos sensíveis às variações físicas do ambiente e o modo de vida desses animais pode trazer informação sobre suas distribuições no espaço (Gardner

et al., 2007; Ribeiro *et al.*, 2012). Por exemplo, a variedade de modos reprodutivos dos anuros podem promover uma distribuição distinta das espécies no ambiente (Duellman, 1999). Espécies que depositam seus ovos na água, podem ter a distribuição mais restrita devido a maior dependência de corpos d'água (Haddad e Prado, 2005), já espécies com modos de reprodução independente de água para o desenvolvimento de girinos, podem apresentar distribuição mais ampla (Menin *et al.*, 2007). Estudos conduzidos em florestas ombrófilas na Amazônia mostraram que a distribuição espacial dos anuros muda com o tamanho do riacho, fatores edáficos e estrutura de vegetação (ver em Menin *et al.*, 2007; Condrati, 2009; Rojas-Ahumada *et al.*, 2012; Ferreira *et al.*, 2018). O padrão estrutural formado por subgrupos hierárquicos é comum em sistemas insulares, ambientes com algum grau de isolamento ou com forte restrições ambientais, onde as assembleias de ambientes com maior restrição de recursos são menos ricas em espécies formando subconjuntos das assembleias de ambientes mais ricos em espécies (Patterson e Atmar, 1986; Worthen, 1996; Wright *et al.*, 1998; Fleishman e MacNally, 2002).

Ainda não foi avaliado quais fatores determinam a estrutura das assembleias de anuros em florestas de areia branca e qual padrão ecológico é formado pelas espécies nesses ambientes. Aqui, avaliamos os fatores ambientais que influenciam a distribuição e qual o padrão estrutural da assembleia de anuros em florestas de areia branca da Amazônia Central. A estrutura da floresta sobre solos arenosos varia desde arbustos até arvores com mais de 20 metros de altura (Anderson, 1981), assim, esperamos que a assembleia de anuros também varie de acordo com gradiente florestal e que a composição das espécies seja distinta entre os tipos de ambientes de areia branca. Além disso, previmos que as assembleias dos ambientes menos ricos em espécies formem subconjuntos dos ambientes mais ricos, já que poucas espécies de anuros habitam locais com grandes restrições de água.

2 OBJETIVOS

Avaliar se a estrutura da vegetação, proporção de argila e profundidade de raízes são fatores ambientais que influenciam a distribuição e a estrutura da assembleia de anuros em florestas de areia branca da Amazônia Central.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no módulo de pesquisa do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) localizado dentro da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro (RDS Rio Negro; Fig. 1: O 60 44' 27.2"; S 3 04' 14.5"). Os níveis de altitude predominantes estão entre 40 m e 70 m (SEMA, 2016). O local abriga formações de vegetação típicas de solos predominantemente arenosos. Dois tipos de fitofisionomia são classificados nesse tipo de solo, mata de vegetação baixa com solo exposto, denominados como campos abertos ou campina e matas de florestas com vegetação mais altas, denominadas como campinaranas (Adeney *et al.*, 2016). De acordo com a classificação de Köppen, o clima predominante na região é do tipo Af_i – Tropical Chuvoso, com temperatura média anual de 25,6° C e precipitação pluviométrica de 2.300 mm (INMET, 2014). O período de mais seco ocorre entre julho e outubro e o mais chuvoso ocorre entre os meses de dezembro a maio (Silva, 2018).

3.2 Desenho amostral

A configuração do módulo seguiu o método de avaliação rápida de pesquisas ecológicas de longa duração (RAPELD) para inventários da biodiversidade na Amazônia (Magnusson *et al.*, 2013). O sistema de parcelas é composto por dois transectos de 5 km de extensão paralelos, com distância de 1 km entre eles (Figura 1). O módulo contém 20 parcelas de 250m de comprimento e largura variável que acompanham o contorno do terreno. As parcelas englobaram três diferentes fitofisionomias, sendo categorizadas em floresta de campinarana ripária, floresta de campinarana não-ripária e campina.

No modelo RAPELD padrão, as parcelas são uniformemente distribuídas com distancias de 1km entre si, dispostas nas posições 500, 1500, 2500, 3500 e 4500 em cada transecto de 5 Km. Porém, na RDS Rio Negro as fitofisionomias campina e campinarana ripária ocorrem em pequenas manchas dentro da paisagem, e por isso o distanciamento entre as parcelas de amostragem foi de distanciamento variável (com no mínimo 500m de distância) para incluir mais unidades amostrais com essas

fitofisionomias (Detalhes na Figura 1). As parcelas de 250 metros foram divididas em 25 segmentos de 10 metros.

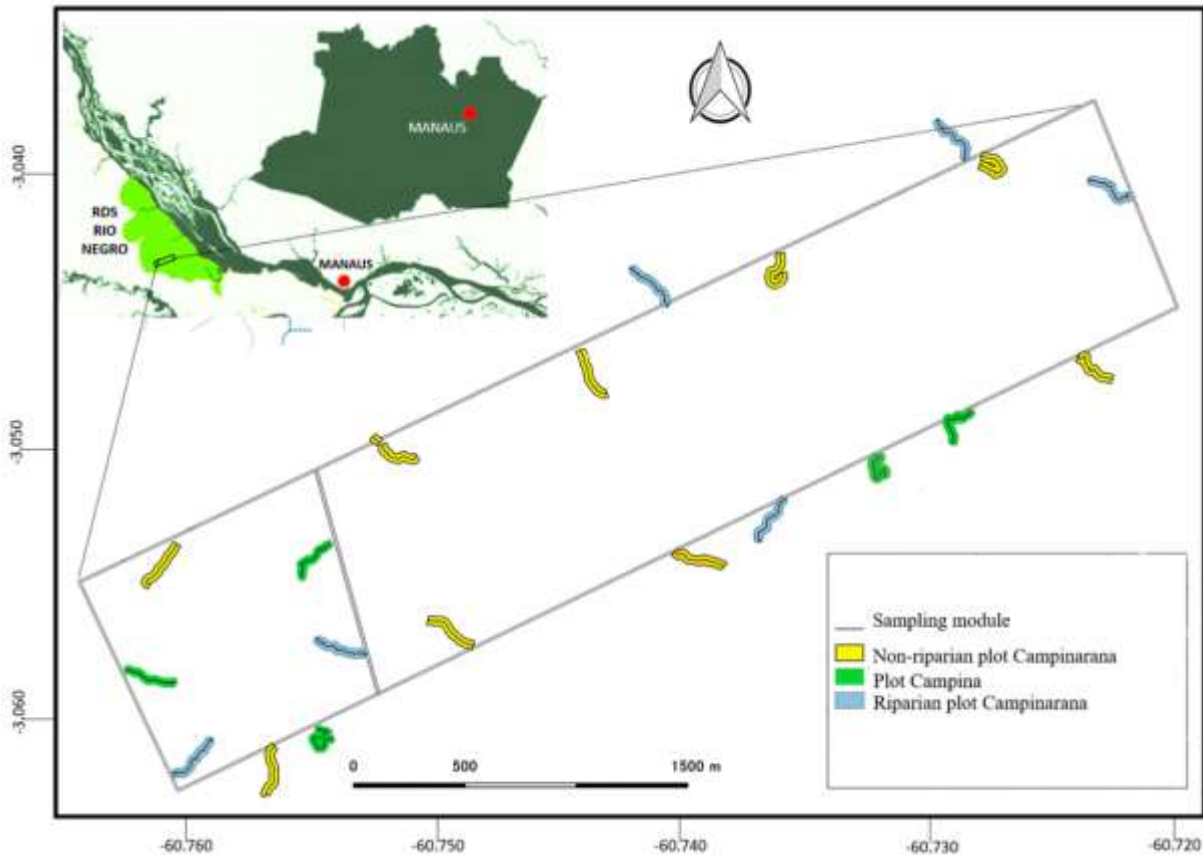


Figura 1: localização do módulo PPBio na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazonas, Brasil. Amostragem da configuração padrão do módulo e distribuição das 20 parcelas.

3.3 Amostragem de anuros

As amostragens foram conduzidas por meio de buscas visuais e acústicas limitadas por tempo e espaço ao longo dos 250 metros de cada parcela. Estes métodos são complementares e considerados adequados para amostragem de distribuição e abundância de anuros em estudos de curto e longo prazo (Zimmerman, 1991; Tocher, 1998; Menin *et al.*, 2007). As buscas ocorreram entre 16:30h e 18:30h para que fosse possível detectar espécies com atividades nos períodos diurno e crepuscular (por ex.: *Allobates femoralis* e *Adenomera* spp.) e entre 19:30h e 22:30h, para detectar espécies com períodos de atividade noturna. Cada passagem foi realizada sempre pela mesma pesquisadora e um assistente de campo, posicionados a dez metros de distância um do outro. Percorremos a parcela, observando na horizontal a serrapilheira, troncos e galhos

caídos e na vertical, troncos e galhos até cinco metros de altura. O tempo de amostragem variou entre 30 minutos para o período crepuscular e 50 minutos para o período noturno. A amostragem auditiva consistiu, na gravação das vocalizações dos indivíduos presentes em um raio de 50 metros.

Para todos os anuros encontrados em busca ativa visual ou auditiva, utilizamos a medida de registro de um indivíduo por espécie para cada segmento de 10m de comprimento da parcela de 250 m, sendo 25 indivíduos considerado como o máximo registrados em uma amostragem para cada espécie em cada parcela. Essa padronização foi necessária devido à grande variação no número de indivíduos entre espécies, principalmente aquelas de pequeno porte e alta abundância (eg. *Adenomera* spp., *Physelaphryne* spp., *Pristimantis* spp.).

Realizamos quatro passagens em todas as 20 unidades amostrais, compreendendo as estações chuvosas de dezembro a março de 2020 e 2021. Os períodos chuvosos favorecem a observação dos anuros, pois aumentam a disponibilidade de corpos d'água e alta umidade nos sítios terrestres (Lima *et al.*, 2012). A abundância em cada parcela considerada nas análises foi o número máximo de indivíduos de cada espécie registrado dentre quatro passagens.

Foram coletados exemplares testemunhos (máximo de três indivíduos por espécie). Os exemplares foram mortos com anestésico a base de lidocaína, fixados em formol 10% e preservados em álcool etílico diluído a 70%. Posteriormente os espécimes testemunhos foram depositados na Coleção Zoológica do INPA (INPA-H) em Manaus, Amazonas, Brasil. Os indivíduos foram identificados a partir de guias de identificação e artigos de descrição de espécies onde utilizamos as características morfológicas e de canto para auxiliar na identificação. A nomenclatura científica das espécies de anfíbios seguiu Segalla *et al.* (2021) Os indivíduos foram coletados de acordo com a licença nº 72434-1 do IBAMA / SISBIO (Ministério do Meio Ambiente, Governo do Brasil). Esta licença foi sujeita à aprovação de todos os procedimentos éticos de captura e coleta de espécies e espécimes. Seguimos as diretrizes da Resolução CFBIO N ° 08/12/2012 do Conselho Federal de Biologia (CFBIO), que trata dos procedimentos de captura, contenção, liberação e coleta de vertebrados.

3.4 Variáveis ambientais

Medimos três preditores ambientais em cada parcela, a fim de verificar suas possíveis influências na estruturação da assembleia de anuros. Mensuramos gradientes relacionados à vegetação: estrutura (altura, abertura de dossel e densidade de sub-bosque) e profundidade de raiz. Estas variáveis podem influenciar a riqueza e a composição de espécies de anuros arborícolas e terrestres (Pearman, 1997). A variável ambiental de estrutura do solo foi usada a partir da proporção de argila, pois variáveis edáficas afetam a produção primária influenciando a rede trófica geral. (Menin, 2007; Cintra *et al.*, 2013).

A estrutura do solo e profundidade de raiz foram coletadas a cada 50 metros da parcela. Introduzimos uma régua graduada no solo para medir a profundidade, sendo o valor marcado a partir do momento que a raiz era tocada pela régua. Após realizar as somas das medidas, utilizamos a média geral de cada parcela nas análises. A estrutura do solo foi baseada a partir de uma amostra composta proveniente de amostras coletadas com uma broca em seis diferentes pontos ao longo da parcela, a uma profundidade de 10 cm seguindo o protocolo de coleta de solo PPBio, disponível em <http://ppbio.inpa.gov.br>. A análise granulométrica foi conduzida no Laboratório de Solos do Departamento de Agronomia do INPA e seguiu o protocolo de dispersão total adaptado da EMBRAPA (Donagemma *et al.*, 2017).

Quantificamos a estrutura da vegetação através da tecnologia LiDAR (*Laser Detection and Ranging*), um sistema de sensoriamento remoto utilizado para medir distancias das estruturas em função do tempo percorrido entre a emissão e o retorno do raio laser (Lefsky *et al.*, 2002). Neste trabalho, utilizamos um sistema de baixo custo e maior praticidade (Parker *et al.*, 2014), se comparado a outros sistemas LiDAR, nomeado de LTP (LiDAR Terrestre Portátil). Catorze métricas referentes à altura da vegetação, abertura de dossel e densidade de sub-bosque foram detectadas (Tabela S1).

3.5 Análise dos dados

Para avaliar a estrutura da assembleia de anuros em um espaço bidimensional ao longo das fitofisionomias (campina, campinarana ripária e campinarana não-riparia) usamos ordenações por Análise de Coordenadas Principais (PCoA) com base no índice de dissimilaridade de Bray-Curtis, para dados de abundância relativa. Os dois primeiros

eixos capturaram 64% (PCoA 1 = 52%. PCoA 2 = 12%) da variância original das espécies, sendo usadas para representar a composição das espécies.

As variáveis referentes à estrutura da vegetação foram avaliadas quanto à colinearidade por correlação múltipla de Pearson (Tabela S3). As métricas do LiDAR foram sumarizadas em uma Análise de Componentes Principais (PCA) devido à correlação de 13 delas (Tabela S1). Também usamos os valores de correlação de Pearson para avaliar a independência entre as variáveis ambientais (PCA da estrutura da vegetação, profundidade de raiz e proporção de argila). Todas foram incluídas no modelo, pois não houve correlação (r de Pearson variando entre 0,00 e -0,37), e as mantivemos nas análises subsequentes (Tabela S4).

Para investigar se as variáveis ambientais influenciam a estrutura da assembleia de anuros usamos a extensão multivariada de modelos lineares generalizados (`manyglm`) (Warton *et al.*, 2012) do pacote `mvabund` (Wang *et al.*, 2017). Ajustamos um modelo linear generalizado multivariado com categorias de fitofisionomias como variável preditora. Os dados de abundância foram analisados usando uma distribuição binomial negativa para análises `mvabund`. O efeito das variáveis ambientais foi avaliado por meio da função `anova.manyglm` que re-amostrou dados de abundância enquanto contabiliza as correlações entre as espécies. O valor de p foi calculado a partir de 999 bootstraps. Comparações entre pares das fitofisionomias foram feitas usando a opção na função `anova.manyglm` para verificar se a composição de espécies na campina, campinarana ripária e campinarana não-ripária eram diferentes entre si.

Histogramas de distribuição das espécies (Dambros, 2014) ao longo de gradientes ambientais foram usados para descrever as respostas de cada espécie em relação à cada variável ambiental. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software estatístico R versão 3.6.1 (R Core Team, 2021).

4 RESULTADOS

4.1 Amostragem

Encontramos 19 espécies de anuros distribuídas em seis famílias (Tabela S2). As duas famílias com maior número de espécies registradas foram Hylidae e Leptodactylidae (seis espécies cada), seguidas por Bufonidae (duas), Arombatidae (uma), Centrolenidae (uma), Eleutherodactylidae (uma), Microhylidae (uma) e Pipidae (uma).

O número de espécies registradas por parcela variou de dois a 13. As três espécies mais amplamente distribuídas foram *Adenomera andreae*, *Osteocephalus vilarsi* e *Trachycephalus cunauaru* registradas em mais de 75% das parcelas. Oito espécies foram registradas em 25-60% das parcelas. Sete espécies foram encontradas em apenas 20% das parcelas. Quatro espécies foram registradas somente na campinarana ripária (*Vitreorana ritae*, *Phyllomedusa vailantii*, *Leptodactylus riveroi* e *Boana lanciformis*). Não houve espécies únicas na campinarana não ripária e campina (tabela S5). *Pipa pipa* foi excluída da análise pois registramos somente um indivíduo nas quatro amostragens. Ainda, essa espécie apresenta hábitos estritamente aquáticos (Lima *et al.* 2012) não sendo objeto deste estudo.

4.2 Composição das espécies

Para visualizar como as composições das espécies de anuros estão associadas no espaço usamos dois eixos da PCoA, que contabilizaram 64% da explicação. Houve a ordenação em três grupos distintos de acordo com as fitofisionomias, sendo a assembleia da campina mais dissimilar e as assembleias de campinarana ripária e não-ripária apresentaram certo grau de sobreposição (Figura 3).

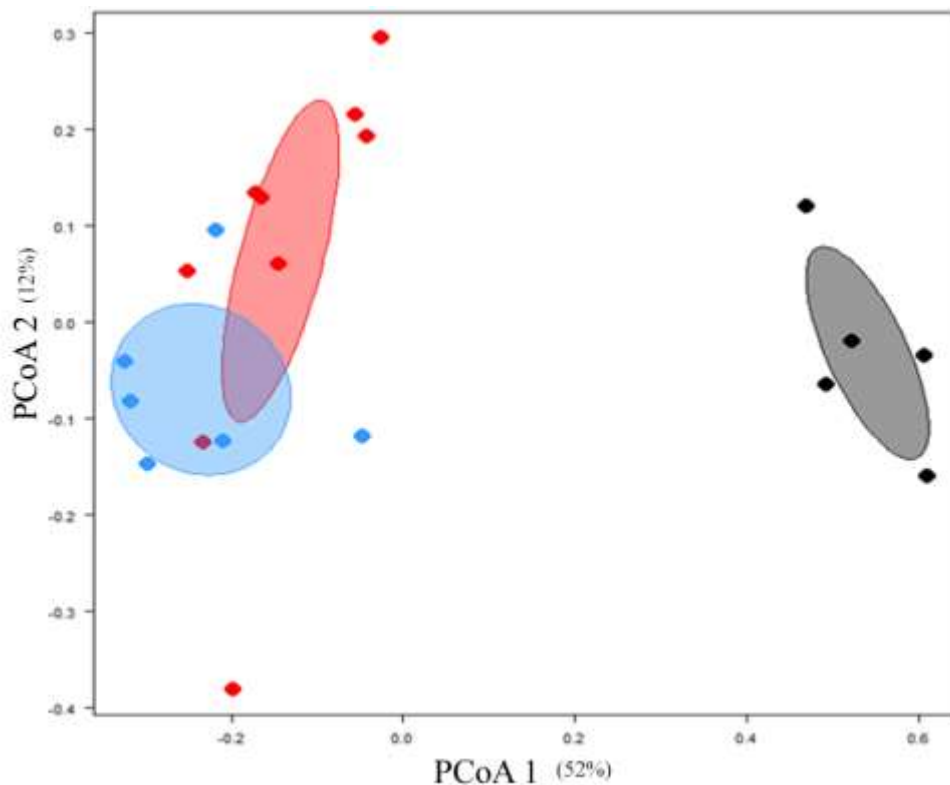


Figura 3. Os primeiros dois eixos da análise de coordenadas principais (PCoA) com base na abundância relativa de espécies de anuros mostrando as elipses de confiança de 95% de amostras em parcelas em relação às categorias de ambiente, na RDS Rio Negro. Preto = campina, vermelho = campinarana não-ripária, azul = campinarana ripária.

4.2 Relação da composição das espécies com variáveis ambientais

A composição de espécies de anuros foi influenciada pela estrutura da vegetação e proporção de argila ($p \leq 0.01$), mas não pela profundidade de raiz ($p = 0.12$) (Tabela 1). O solo da campinarana florestada teve maior proporção de argila em comparação com os demais ambientes. A comparação entre pares indicou diferenças nas composições entre as fitofisionomias ($p < 0.005$) (Tabela 1).

Tabela 1: análise `manyglm` associando a estrutura da assembleia de anuros por parcela em relação as variáveis ambientais e comparação entre pares das categorias campina, campinarana não-ripária e campinarana ripária da RDS do Rio Negro. Os resultados mostram a tabela de desvio com os valores do teste (Wald) e valores de probabilidades frequentistas (P) com base em 999 interações de bootstrap com re-amostragem PIT trap. LR significa estatística de razão de probabilidade logarítmica.

Environmental variables	Wald	P
Estrutura da vegetação	18.755	0.001
Profundidade de raiz	15.302	0.123
Proporção de argila	16.387	0.013
Post hoc pairwise comparisons	Sum-of-LR statistic	P
Campina vs. Campinarana riparia	80.05	0.001
Campina vs. Campinarana não-riparia	52.36	0.001
Campinarana não-riparia vs. Campinarana riparia	38.29	0.005

Todas as espécies encontradas na campina foram registradas nas demais fitofisionomias e 86% das espécies encontradas na campinarana não-ripária foram

registradas na campinarana ripária. A assembleia de anuros da campina representou um subgrupo da campinarana não-ripária e estas são subgrupos da campinarana ripária (Figura 4). As ordenações pelas variáveis proporção de argila e estrutura da vegetação seguiram padrão semelhante de distribuição das espécies de anuros (Figura S1).

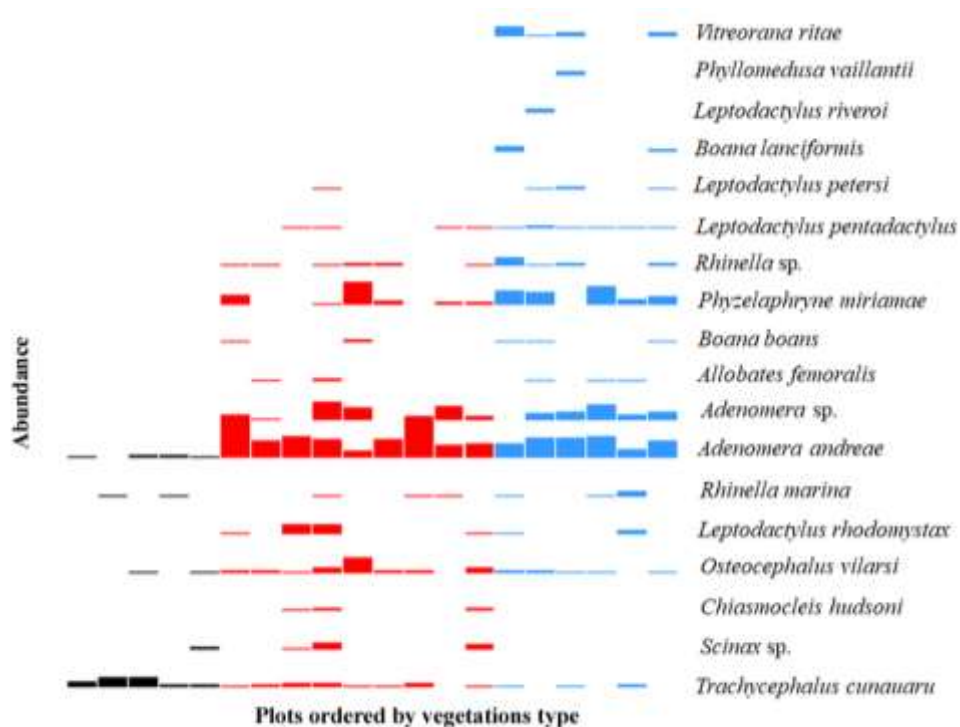


Figura 4: Distribuição dos registros por abundância das espécies de anuros em relação às fitofisionomias. Preto = campina, vermelho = campinarana não-ripária, azul = campinarana ripária.

5 DISCUSSÃO

A assembleia de anuros diferiu entre os ambientes, sendo influenciada pela estrutura da vegetação e proporção de argila no solo. Das 19 espécies, quatro foram encontradas em todas as fitofisionomias e quatro foram registradas somente na campinarana ripária. A composição de espécies de anuros foi distinta entre os ambientes, sendo que a campina formou um subgrupo da floresta de campinarana. Dentre as áreas florestadas, campinaranas ripárias tiveram mais espécies que campinaranas não-ripárias. A composição de anuros encontrada nos dois principais tipos de vegetação de areia branca da Amazônia (campina e campinarana) são distintas na composição de espécies, um padrão também encontrado em comunidades de plantas e aves (Adeney, 2009; Borges, 2015; Capurucho *et al*, 2020). As diferenças nas comunidades de plantas, pássaros e anuros das florestas de areia branca estão

relacionadas às características de seus fatores edáficos e vegetacional (Borges, 2013; Damasco *et al.*, 2013; este estudo).

Mudanças na vegetação podem afetar padrões demográficos em assembleias animais (Vasconcelos *et al.*, 2013) e essa influência foi reportada em estudos de diferentes grupos (Franklin *et al.*, 2004; Bobrowiec, 2014; Fiorillo, 2020; Peixoto *et al.*, 2020). Nas assembleias de anuros de florestas ombrófilas, a estrutura da vegetação não foi um bom preditor, provavelmente porque, outros preditores como, distância dos corpos d'água, declive, teor de argila e umidade do solo são fatores mais críticos que influenciam a distribuição das espécies nestes ambientes (Menin, 2007; Condrat, 2009; Ribeiro *et al.*, 2012). Em nosso estudo, a estrutura da vegetação afetou a assembleia de anuros. Dentre as três fitofisionomias estudadas, ambientes florestais de campinarana ripária e não ripária, onde todas as espécies foram registradas, são ambientes mais complexos e heterogêneos, apresentando tanto uma estrutura vertical quanto horizontal, possuindo assim uma maior disponibilidade de micro-habitats com umidades e temperaturas adequados pra sobrevivência nos períodos mais secos, além de locais para reprodução (Lieberman, 1986; Keller *et al.*, 2009; Lima *et al.*, 2012).

Apesar da predominância de areia no solo dos ambientes deste estudo (mais de 84%), o acréscimo de pequenas porções de argila influenciou a composição anuros. Solos com maior proporção de argila nas florestas de campinarana, podem justificar a grande abundância de espécies terrestres encontradas nessa fitofisionomia, devido a maior disponibilidade de nutrientes (Damasco *et al.*, 2013). Além disso com uma maior riqueza de espécies e abundância de anuros em locais de solos argilosos, sugerimos que possa existir relação com uma maior disponibilidade de poças temporárias isoladas de riachos, ocasionadas pela chuva (Woinarski *et al.*, 1999; Menin *et al.*, 2007; Ferreira *et al.*, 2018), utilizadas como locais de reprodução (Menin *et al.*, 2011).

A formação de subgrupos hierárquicos é uma estrutura que pode ser observada em assembleias, em que parte das espécies não conseguem ocupar áreas com maiores restrições ambientais (Kodric-Brown e Brown, 1993). Em florestas de várzea por exemplo, apenas as espécies resistentes à maior frequência de inundações, são capazes de sobreviver a todo o gradiente de tempo de inundação (Alvarenga *et al.*, 2018; Ramalho *et al.*, 2018). As espécies presentes nas três fitofisionomias de areia branca, provavelmente possuem uma maior tolerância fisiológica a escassez de água, como modos reprodutivos terrestres (Lima *et al.*, 2012); ou especializados como as espécies

que usam corpos d'água temporários, como buracos de árvores e bromélias com água; e as espécies que deslocam entre os ambientes ripários e áreas específicas em tempos de reprodução. O fenômeno de migração entre ambientes é sugerido ser um dos fatores que pode explicar porque algumas espécies de reprodução direta na água são comuns nas áreas mais secas da Amazônia (Duellman, 1988).

A ocupação de áreas ripárias por diversos organismos vem sendo observada e relatada em estudos na Amazônia Central para ervas de sub-bosque (Drucker *et al.*, 2008), palmeiras (Costa *et al.*, 2009), pássaros de sub-bosque (Bueno *et al.*, 2012) e anuros (Condrati, 2009; Rojas-Ahumada *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2012) e podem atuar como corredores para dispersão de espécies que se reproduzem nesses ambientes, principalmente porque mantem as condições de temperatura e umidade necessárias para a sobrevivência (Tsuji-Nishikido e Menin, 2011). A limitação de distribuição das espécies de anuros que ocorreram exclusivamente em campinarana ripária pode ser justificada pela especialização em ambientes aquáticos com girinos dependentes de água para o desenvolvimento e uma baixa capacidade de migração (Zimmerman e Bierregaard, 1986; Lima *et al.*, 2012).

O tamanho da área amostrada pode refletir no padrão estrutural, pois quanto maior a área, maior a abrangência de ambientes e, conseqüentemente maior número de espécies encontradas (Azevedo-Ramos e Galatti, 2002). Borges *et al.* (2016) mostram que a composição de espécies de aves especialistas de campina é influenciada pelo isolamento e tamanho das manchas de campina. A área deste estudo apresenta manchas de campina especialmente pequenas e isoladas e podem estar representando um subconjunto do que seria encontrado em manchas maiores e mais conectas. Reforçamos a importância de mais estudos em diferentes pontos de vegetação de areia branca para conseguirmos compreender melhor a disposição das espécies em ambientes com maiores escalas. Nossa amostragem foi em média escala, em um sistema padronizado e o padrão encontrado pode estar mais relacionado ao arranjo das espécies de anuros em relação a disponibilidade de água do que a escala de amostragem. Podemos inferir que a estrutura da vegetação, proporção de argila e a proximidade de corpos d'água atuam como filtro ambiental (Keddy, 1992), pois as diferenças na composição dos anuros refletem as adaptações fisiológicas de espécies capazes de explorar maior quantidade de habitat e podem contribuir para os padrões de estruturação dentro da assembleia (Patterson e Atmar, 1986; Worthen *et al.*, 1996).

O padrão encontrado parece consistente e pode surgir por meio de vários mecanismos. Modos reprodutivos especializados associados a facilidade de migração permitiu que espécies ocupassem ambientes com restrições. Isso é possível porque os ambientes são próximos e permite recolonização, formando uma estrutura de subgrupos de espécies, contrastando as conclusões de Worthen (1996), onde afirma que a grande variação de pequenos ambientes abriga diferentes espécies especializadas, criando fortes relações espécie-área, sem necessariamente produzir uma estrutura de subconjunto hierárquicos. Sugerimos que em ambientes de areia branca, o que causa o padrão hierárquico são as diferenças nos requisitos de habitat, pois espécies generalistas podem ser encontradas na maioria dos ambientes, mas as espécies especializadas ocorrem apenas no subgrupo de locais que atendem aos seus requisitos de habitat mais específicos (Loo *et al.*, 2002).

Nossos resultados podem orientar algumas decisões de conservação em florestas de areia branca, destacando a importância da preservação de zonas ripárias para a manutenção da biodiversidade. A relação entre a composição da assembleia de anuros com áreas ripárias, estrutura da vegetação e proporção de argila mostra que as espécies são capazes de habitar ambientes com solos de baixa fertilidade, mas para isso precisam de áreas com maior número de árvores e próximas à água em seus arredores (Magurran e Henderson, 2003; Sgarbi e Melo, 2018). O baixo número de espécies encontradas em campina não significa que esta fitofisionomia deva ser negligenciada durante o planejamento de conservação. Diversos grupos taxonômicos podem aproveitar a proximidade de áreas florestadas e utilizar das campinas como corredores ecológicos, promovendo maior mobilidade, garantindo alimentação e reprodução, assegurando a obtenção de recursos e a permutação para diversidade genética (Tischendorf e Fahrig, 2000).

6 CONCLUSÃO

Ao abordar questões ecológicas entre espécies e hábitat, podemos compreender como a variação ambiental molda padrões de diversidades dentro das paisagens. Estas paisagens são frágeis e ocorrem naturalmente em pequenas ilhas inseridas dentro do bioma amazônico (Adeney *et al.*, 2016; Vicentini, 2016) e possuem relevância na configuração da diversidade, abrigando espécies endêmicas e raras (Farronay *et al.*, 2019, Ferrão *et al.*, 2019). Neste estudo, trouxemos detalhes das relações entre solo, vegetação e distribuição de anuros nos tipos de vegetação de areia branca da Amazônia.

O padrão de subconjuntos hierárquicos no ambiente estudado é explicado pelas variáveis estrutura da vegetação e proporção de argila. Nesta paisagem, a redução no número de espécies e abundância de indivíduos em relação a distância das áreas ripárias indica que a disponibilidade de água é um fator limitante para as espécies.

Aqui trouxemos um estudo pioneiro onde começamos a definir os requisitos de hábitat necessários para estruturar a assembleia de anuros de areia branca. É necessário expandir o conhecimento sobre essas áreas e as espécies que nela habitam para avaliar as ameaças que as mudanças de habitat teriam sobre elas. É importante compreender os processos ecológicos e proteger essas florestas não apenas porque são biologicamente únicas com espécies raras e de distribuição restrita, mas também porque são vulneráveis e, uma vez perturbadas, podem levar centenas ou milhares de anos para recuperar (Uhl *et al.*, 1982).

7 REFERÊNCIAS

- Ab'saber, A.N. 2002. Bases para o estudo dos ecossistemas da Amazônia brasileira. *Estudos avançados* 16: 7-30.
- Adeney, J. M. 2009. Remote sensing of fire, flooding, and white sand ecosystems in the Amazon (*Doctoral dissertation, Duke University*).
- Adeney, J.M.; Christensen, N.L.; Vicentini, A.; Cohn-haft, M. 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. *Biotropica* 48: 7–23.
- Alonso, J. A.; Metz, M. R.; Fine, P.V.A. 2013. Habitat specialization by birds in western Amazonian white-sand forests. *Biotropica* 45 : 365 – 372
- Alvarenga, G.C.; Ramalho, E.E.; Baccaro, F.B.; da Rocha, D.G.; Ferreira-Ferreira, J.; Dineli Bobrowiec, P.E. 2018. Spatial patterns of medium and large size mammal assemblages in várzea and terra firme forests, Central Amazonia, Brazil. *Plos One* 13: 1–19.
- Amazonas. Secretaria do Meio Ambiente (SEMA). 2016. Plano de Gestão da Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro. Volumes I e II. Versão Consulta Pública. Disponível em: http://meioambiente.am.gov.br/wp-content/uploads/2019/05/PGRDS-RioNegro-2017_Vers%C3%A3o-inrev.pdf. Acessado em: dez/2020.
- Anderson, A.B. 1981. White-Sand Vegetation of Brazilian Amazonia. *Biotropica* 13: 199–210.
- Azevedo-Ramos, C.; Galatti, U. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. *Biological Conservation*, 103(1), 103-111.
- Bobrowiec, P. E. D.; Rosa, L. D. S.; Gazarini, J.; Haugaasen, T. 2014. Phyllostomid bat

- assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Biotropica*, 46(3), 312-321.
- Borges, S. H. 2013. Bird species distribution in a complex Amazonian landscape: species diversity, compositional variability and biotic-environmental relationships . *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 48 : 106 – 118 .
- Borges, S.H.; Cornelius, C.; Ribas, C.; Almeida, R.; Guilherme, E.; Aleixo, A. 2016. What is the avifauna of Amazonian white-sand vegetation? *Bird Conservation International* 26: 192–204.
- Bueno, A. S.; Bruno, R. S.; Pimentel, T. P.; Sanaiotti, T. M.; Magnusson, W. E. 2012. The width of riparian habitats for understory birds in an Amazonian Forest. *Ecological Applications*, 22(2), 722-734.
- Capurucho, J. M. G.; Borges, S. H.; Cornelius, C.; Vicentini, A.; Prata, E. M. B.; Costa, F. M.; ... Ribas, C. C. 2020. Patterns and processes of diversification in Amazonian white sand ecosystems: insights from birds and plants. In *Neotropical diversification: patterns and processes*, 245-270.
- Cintra B.B.L.; Schiatti J.; Emillio T.; Martins D.; Moulatlet G.; Souza P.; Levis C.; Quesada C.A.; Schöngart J. 2013. Soil physical restriction and hydrology regulate stand age and wood biomass turnover rates of Purus–Madeira interfluvial wetlands in Amazonia. *Biogeosciences* 10(11):7759–7774.
- Condrati L. H. 2009. Padrões de distribuição e abundância de anuros em áreas ripárias e não ripárias de floresta de terra firme na Reserva Biológica do Uatumã – Amazônia Central (MSc Dissertation). *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia*, Manaus, Brazil
- Costa, F. R.; Guillaumet, J. L.; Lima, A. P.; Pereira, O. S. 2009. Gradients within gradients: The mesoscale distribution patterns of palms in a central Amazonian forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 69-78.
- Damasco, G.; Vicentini, A.; Castilho, C. V.; Pimentel, T.P.; Nascimento, H.E.M. 2013. Disentangling the role of edaphic variability, flooding regime and topography of Amazonian white-sand vegetation. *Journal of Vegetation Science* 24: 384–394.
- Dambros C. poncho.R. figshare. Software R. 2014. In <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.753347.v3>.
- David, D. W.; Wang, Y.; Naumann, U. 2017. Statistical methods for analysing multivariate abundance data.
- de Vasconcelos, S. S.; Fearnside, P. M.; de Alencastro Graça, P. M. L.; Nogueira, E. M.; de Oliveira, L. C.; Figueiredo, E. O. 2013. Forest fires in southwestern Brazilian Amazonia: Estimates of area and potential carbon emissions. *Forest Ecology and Management*, 291, 199-208.

- Donagemma, G. K.; Viana, J. H. M.; de Almeida, B. G.; Ruiz, H. A.; Klein, V. A.; Dechen, S. C. F.; Fernandes, R. B. A. 2017. Análise granulométrica. *Embrapa Solos-Capítulo em livro técnico (INFOTECA-E)*.
- Drucker, D. P.; Costa, F. R. C; Magnusson, W. E. 2008. How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, 24(1), 65-74.
- Duellman WE, 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75:79-104
- Duellman, W. E. 1999. Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. *JHU Press*.
- Farroñay, F. 2019. Composição florística e estrutura de capinaranas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, Amazônia Central. (MSc Dissertation, *Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia*), Manaus, Brazil
- Ferrão, M.; Moravec, J.; Moraes, L. J.; de Carvalho, V. T.; Gordo, M.; Lima, A. P. 2019. Rediscovery of *Osteocephalus vilarsi* (Anura: Hylidae): an overlooked but widespread Amazonian spiny-backed treefrog. *PeerJ*, 7, e8160.
- Ferreira, A. S.; Jehle, R.; Stow, A. J.; Lima, A. P. 2018. Soil and forest structure predicts large-scale patterns of occurrence and local abundance of a widespread Amazonian frog. *PeerJ*, 6, e5424
- Fine, P.V.A.; Bruna, E.M. 2016. Neotropical White-sand Forests: Origins, Ecology and Conservation of a Unique Rain Forest Environment. *Biotropica* 48: 5–6.
- Fiorillo, B. F. 2020. Diversidade e efeitos da estrutura da vegetação sobre répteis Squamata em uma área de cerrado do Sudeste do Brasil: subsídios para o manejo de unidades de conservação (*Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo*).
- Fleishman, E.; Mac Nally, R. 2002. Topographic determinants of faunal nestedness in great basin butterfly assemblages: applications to conservation planning. *Conservation Biology* 16: 422-429.
- Fortunel, C.; Paine, C.T.; Fine, P.V.; Kraft, N.J.; Baraloto, C. 2014. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology*, 102(1), 145-155.
- Franklin, E.; Magnusson, W. E.; Luizão, F. J. 2005. Relative effects of biotic and abiotic factors on the composition of soil invertebrate communities in an Amazonian savanna. *Applied Soil Ecology*, 29(3), 259-273.
- Gardner, T. A.; Ribeiro-Júnior, M.A; Barlow, J., Ávila-Pires, T. C.; Hoogmoed, M. S.; Peres, C. A. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a neotropical herpetofauna. *Conservation Biology* 1-13.
- Haddad, C. F.; Prado, C. P. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *BioScience*, 55(3), 207-217.

- INMET. Instituto Nacional de Meteorologia. 2014. Disponível em: <http://www.inmet.gov.br>.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2), 157-164.
- Keller, A.; Rödel, M. O.; Linsenmair, K. E.; Grafe, T. U. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology*, 78(2), 305-314.
- Kodric-Brown, A.; Brown, J. H. 1993. Highly structured fish communities in Australian desert springs. *Ecology*, 74(6), 1847-1855.
- Lefsky, M. A.; Cohen, W. B.; Parker, G. G.; Harding, D. J. 2002. Lidar remote sensing for ecosystem studies: Lidar, an emerging remote sensing technology that directly measures the three-dimensional distribution of plant canopies, can accurately estimate vegetation structural attributes and should be of particular interest to forest, landscape, and global ecologists. *BioScience*, 52(1), 19-30.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoologica Mexicana (nueva serie)*, 15:1-72
- Lima, A. P.; Magnusson, W. E.; Menin, M.; Erdtmann, L. K.; Rodrigues, D. D. J.; Keller, C.; Hödl, W. 2012. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke-Amazônia Central.
- Loo, S. E.; Mac Nally, R.; Quinn, G. 2002. An experimental examination of colonization as a generator of biotic nestedness. *Oecologia*, 132(1), 118-124.
- Magnusson, W. E.; Albernaz, A. L.; Hero, J. M.; Lawson, B. E.; Castilho, C. V. D.; Drucker, D., ...; Lima, A. 2013. Biodiversidade e monitoramento ambiental integrado: o sistema RAPELD na Amazônia.
- Magurran, A. E.; Henderson, P. A. 2003. Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. - *Nature* 422: 714-716
- Menin, M.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E.; Waldez, F. 2007. Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: Mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology* 23: 539–547.
- Menin, M.; Waldez, F.; Lima, A. P. 2011. Effects of environmental and spatial factors on the distribution of anuran species with aquatic reproduction in central Amazonia. *The Herpetological Journal*, 21(4), 255-261.
- Parker, G. G.; Harding, D. J.; Berger, M. L. 2004. A portable LIDAR system for rapid determination of forest canopy structure. *Journal of App*
- Patterson, B.D.; Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.

- Pearman, P. B. 1997. Correlates of Amphibian Diversity in an Altered Landscape of Amazonian Ecuador: Correlaciones de la Diversidad de Anfibios en un Paisaje Alterado de la Amazonía Ecuatoriana. *Conservation Biology*, 11(5), 1211-1225.
- Peixoto, G.M.; de Fraga, R.; Araújo, M.C.; Kaefer, I.L.; Lima, A.P. 2020. Hierarchical effects of historical and environmental factors on lizard assemblages in the upper Madeira River, Brazilian Amazonia. *Plos One* 15: 1–19.
- Pires, J.M.; Prance, G.T. 1985. The types of vegetation in the Brazilian Amazon. *Pergamon Press, Oxford*, pp. 109-145
- Prance, G.T. 1996. Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 823–833.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2021. <https://cran.r-project.org/doc/manuals/r-release/fullrefman.pdf>.
- Ramalho, W.P.; Machado, I.F.; Vieira, L.J.S. 2018. Do flood pulses structure amphibian communities in floodplain environments? *Biotropica* 50: 338–345.
- Ribeiro, J.W.; Lima, A.P.; Magnusson, W.E. 2012. The effect of riparian zones on species diversity of frogs in Amazonian forests. *Copeia*: 375–384.
- Rojas-Ahumada, D.P.; Landeiro, V.L.; Menin, M. 2012. Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecology* 37: 865–873.
- Segalla, M. V.; Berneck, B.; Canedo, C.; Caramaschi, U.; Cruz, C. A. G.; Garcia, P. C.; ... Langone, J. A. 2021. List of Brazilian amphibians. *Herpetologia Brasileira*, 10(1), 121-217.
- Sgarbi, L. F.; Melo, A. S. 2018. You don't belong here: explaining the excess of rare species in terms of habitat, space and time. - *Oikos*.
- Terborgh, J.; Andresen, E. 1998. The Composition of Amazonian Forests: Patterns at Local and Regional Scales. *Journal of Tropical Ecology* 14: 645–664.
- Tischendorf, L.; Fahrig, L. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90(1), 7-19.
- Tocher, M. 1998. Diferenças na composição de espécies de sapos entre três tipos de floresta e campo de pastagem na Amazônia central. Floresta Amazônica: Dinâmica, regeneração e manejo (C. Gascon & P. Moutinho, eds.). *Ministério da Tecnologia e Ciência*, Manaus, 219-232.
- Tsuji-Nishikido, B. M.; Menin, M. 2011. Distribution of frogs in riparian areas of an urban forest fragment in Central Amazonia. *Biota Neotropica*, 11, 63-70.
- Uhl, C.; Jordan, C.; Clark, K.; Clark, H.; Herrera, R. 1982. Ecosystem recovery in Amazon caatinga forest after cutting, cutting and burning, and bulldozer clearing

treatments. *Oikos*, 313-320.

Vicentini, A. 2004. A vegetação ao longo de um gradiente edáfico no Parque Nacional do Jaú. In: Janelas para a biodiversidade no Parque Nacional do Jaú: uma estratégia para o estudo da biodiversidade na Amazônia. 105–131.

Vicentini, A. 2016. The Evolutionary History of *Pagamea* (Rubiaceae), a White-sand Specialist Lineage in Tropical South America. *Biotropica* 48: 58–69.

Veloso, H.P.; Rangel Filho, A.L.R.; Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. *Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística*, Rio de Janeiro.

Warton, D. I.; Wright, S. T.; Wang, Y. 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 89-101.

Woinarski, J. C. Z.; Fisher, A.; Milne, D. 1999. Distribution patterns of vertebrates in relation to an extensive rainfall gradient and variation in soil texture in the tropical savannas of the Northern Territory, Australia. *Journal of tropical ecology*, 15(4), 381-398.

Worthen, W. B. 1996. Community composition and nested-subset analyses: basic descriptors for community ecology. *Oikos*, 417-426.

Wright, D.H.; Patterson, B.D.; Mikkelsen G.; Cutler A.H.; Atmar W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1-20.

Zimmerman, B. L. 1991. Distribution and abundance of frogs in a central Amazonian Forest (*Doctoral dissertation, The Florida State Universit*).

Zimmerman, B. L.; R. O. Bierregaard. 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *Journal of Biogeography* 13:133–143.

8 MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: valores do teste de correlação das 13 métricas retornadas do LIDAR, representando altura da vegetação, abertura de dossel e densidade do sub-bosque.

	Altura máxima	Altura máxima	Altura média	Altura média	Altura média	Abertura dossel	Abertura dossel	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque
Alt.													
máx.	1.000	0.982	0.866	0.901	0.886	-0.860	-0.848	-0.727	-0.726	-0.647	0.835	0.548	0.940
Alt.													
máx.	0.982	1.000	0.908	0.944	0.933	-0.875	-0.874	-0.774	-0.768	-0.665	0.894	0.610	0.950

Alt.													
média	0.866	0.908	1.000	0.987	0.988	-0.895	-0.846	-0.808	-0.782	-0.658	0.947	0.688	0.916
Alt.													
média	0.901	0.944	0.987	1.000	0.998	-0.900	-0.840	-0.820	-0.787	-0.652	0.970	0.721	0.927
Alt.													
média	0.886	0.933	0.988	0.998	1.000	-0.899	-0.834	-0.802	-0.768	-0.639	0.976	0.738	0.916
Dossel	-0.860	-0.875	-0.895	-0.900	-0.899	1.000	0.773	0.743	0.614	0.494	-0.889	-0.718	-0.896
Dossel	-0.848	-0.874	-0.846	-0.840	-0.834	0.773	1.000	0.660	0.725	0.716	-0.802	-0.494	-0.845
sub-													
bosque	-0.727	-0.774	-0.808	-0.820	-0.802	0.743	0.660	1.000	0.901	0.597	-0.725	-0.430	-0.836
sub-													
bosque	-0.726	-0.768	-0.782	-0.787	-0.768	0.614	0.725	0.901	1.000	0.844	-0.650	-0.206	-0.773
sub-													
bosque	-0.647	-0.665	-0.658	-0.652	-0.639	0.494	0.716	0.597	0.844	1.000	-0.518	-0.024	-0.599
sub-													
bosque	0.835	0.894	0.947	0.970	0.976	-0.889	-0.802	-0.725	-0.650	-0.518	1.000	0.855	0.864
sub-													
bosque	0.548	0.610	0.688	0.721	0.738	-0.718	-0.494	-0.430	-0.206	-0.024	0.855	1.000	0.600
sub-													
bosque	0.940	0.950	0.916	0.927	0.916	-0.896	-0.845	-0.836	-0.773	-0.599	0.864	0.600	1.000

Tabela S2: valores dos *loadings* apresentados pela análise de componentes principais (PCA) da matriz de estrutura da vegetação.

	Altura máxima	Altura máxima	Altura média	Altura média	Altura média	Abertura dossel	Abertura dossel	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque	sub- bosque
PC1	-0.933	-0.967	-0.976	-0.989	-0.983	0.914	0.886	0.848	0.822	0.691	-0.944	-0.661	-0.958
PC2	0.031	0.009	-0.054	-0.076	-0.103	0.212	-0.118	-0.204	-0.504	-0.633	-0.277	-0.724	-0.004
PC3	-0.185	-0.124	0.027	0.030	0.021	0.006	0.312	-0.464	-0.234	0.199	-0.004	0.054	0.017
PC4	0.256	0.148	-0.123	-0.092	-0.121	-0.141	0.008	-0.095	0.064	0.236	-0.167	-0.155	0.232
PC5	-0.110	-0.058	-0.017	-0.055	-0.056	0.073	-0.320	-0.088	-0.037	0.116	-0.009	0.036	0.028
PC6	0.108	0.125	-0.052	0.032	0.020	0.301	0.034	0.019	-0.069	0.063	0.042	0.058	0.009
PC7	-0.028	-0.060	0.150	0.036	0.049	0.056	0.014	0.064	0.013	0.056	-0.040	-0.071	0.112
PC8	-0.037	-0.020	-0.050	-0.022	-0.024	0.021	0.020	-0.003	0.025	-0.068	0.011	0.048	0.119
PC9	-0.033	0.019	-0.026	-0.008	0.002	-0.027	0.006	0.054	-0.067	0.027	0.026	-0.010	0.017

PC10	0.047	-0.059	-0.003	-0.002	-0.014	-0.003	-0.001	0.012	-0.029	0.001	0.004	0.017	0.001
PC11	0.001	-0.012	-0.024	0.016	0.024	0.000	-0.004	-0.002	0.007	0.004	0.004	-0.012	0.002
PC12	0.003	-0.001	0.002	-0.019	0.013	0.001	0.000	-0.002	0.001	0.000	0.004	-0.001	0.000
PC13	-0.001	0.001	-0.001	0.000	0.006	-0.001	-0.001	0.002	-0.003	-0.001	-0.013	0.007	0.000

Tabela S3: teste de correlação entre as métricas referentes à altura da vegetação, abertura de dossel e PCA das métricas sumarizadas retornadas pelo LIDAR

	Altura média	Abertura de dossel	Sub-bosque	Estrutura da vegetação
Altura média	1.000	-0.900	-0.787	-0.989
Abertura de dossel	-0.900	1.000	0.614	0.914
Sub-bosque	-0.787	0.614	1.000	0.822
Estrutura da vegetação	-0.989	0.914	0.822	1.000

Tabela S4. Correlação de Pearson entre variáveis preditoras estrutura da vegetação, profundidade de raiz e proporção de argila.

	Vegetação	Raiz	Argila
Vegetação	1.000	-0.351	-0.376
Raiz	-0.351	1.000	-0.006
Argila	-0.376	-0.006	1.000

Tabela S5: lista de espécies de anuros registradas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro e números de registro em cada fitofisionomia.

Família/Espécie	Campina (n=5)	Campinarana não-ripária (n=9)	Campinarana ripária (n=6)
Arombatidae			
<i>Allobates femoralis</i> (Boulenger, 1884)	0	3	3
Bufonidae			
<i>Rhinella</i> sp.	0	8	11
<i>Rhinella marina</i> (Linnaeus, 1758)	2	3	5
Centrolenidae			
<i>Vitreorana ritae</i> (Lutz, 1952)	0	0	14
Eleutherodactylidae			
<i>Phyzelaphryne miriamae</i> (Heyer, 1977)	0	30	39
Hylidae			
<i>Boana boans</i> (Linnaeus, 1758)	0	3	3
<i>Boana lanciformis</i> (Cope, 1871)	0	0	6
<i>Osteocephalus vilarsi</i> (Melin, 1941)	2	27	7
<i>Scinax</i> sp.	2	10	0
<i>Trachycephalus cunauaru</i> (Gordo, Toledo, Suárez, Kawashita-Ribeiro, Ávila, Morais & Nunes, 2013)	22	15	4
Leptodactylidae			

<i>Adenomera andreae</i> (Müller, 1923)	6	123	67
<i>Adenomera</i> sp.	0	37	27
<i>Leptodactylus pentadactylus</i> (Laurenti, 1768)	0	4	7
<i>Leptodactylus petersii</i> (Steindachner, 1864)	0	1	4
<i>Leptodactylus rhodomystax</i> (Boulenger, 1884)	0	16	4
<i>Leptodactylus riveroi</i> (Heyer & Pyburn, 1983)	0	0	3
Microhylidae			
<i>Chiasmocleis hudsoni</i> (Parker, 1940)	0	5	0
Phyllomedusidae			
<i>Phyllomedusa vaillantii</i> (Boulenger, 1882)	0	0	3
Pipidae			
<i>Pipa pipa</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	0
