

1

1 **INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**

2 **PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

3

4

5

6

8

9

10

11

12 **Evolução da variação intraespecífica em cantos de anúncio de *Allobates***

13

sp.

14

15

16

18

19

20

21

22

23

24

EVELINE SALVÁTICO DE FARIA

25

26

27

28

29

30

31

32

33

34

35

36

37

38

Manaus, Amazonas

39

Março 2014

2

40

EVELINE SALVÁTICO DE FARIA

41

43

44

45

46

47

48

49 **Evolução da variação intraespecífica em cantos de anúncio de *Allobates* sp.**

50

51

52

53

54

55

56 Dra. Albertina Pimentel Lima

57 Dr. Pedro Ivo Simões

58

59

60

61

62

63

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, como parte dos requisitos para obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

64

65

66

67

68

69

70

71

72 Fontes Financiadoras: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) /

73 Centro Integrado de Estudos da Biodiversidade Amazônica (INCT-CENBAM)

74

75

76

77

Manaus, Amazonas

78

Março 2014

F224 Faria, Eveline Salvático de
Evolução da variação intraespecífica em cantos de anúncio de
Allobates sp. / Eveline Salvático de Faria. --- Manaus : [s.n], 2014.
-- , -- f. : il. color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2014.
Orientador : Albertina Pimentel Lima.
Coorientador : Pedro Ivo Simões.
Área de concentração : Ecologia.

1. Bioacústica. 2. Anura. 3. Rã-de-folhiço. I. Título.

CDD 597.8

79
80

81

82

83

Sinopse

84

85

86

87

88

89

90

91

92

93

Atualmente não há consenso sobre a importância do meio ambiente como uma fonte de pressões evolutivas sobre a diferenciação de sinais acústicos de animais. Avaliei a existência de relações entre a diferenciação acústica de uma espécie de anuro, *Allobates* sp., e variações clonais na estrutura da vegetação florestal ao longo de aproximadamente 600 km de ambientes florestais na Amazônia. Adicionalmente, testei se a presença de uma espécie congênica, *Allobates caeruleodactylus*, associa-se à diferenciação acústica espectral de *Allobates* sp. Nossos resultados demonstraram que a estrutura da vegetação está relacionada à diferenciação dos sinais acústicos emitidos por *Allobates* sp. enquanto que a presença *A. caeruleodactylus* não tem efeito sobre a variação dos sinais acústicos da mesma espécie.

94

95

96Agradecimentos

97

98À minha família que me deu todo apoio para realização do mestrado.

99

100Aos meus orientadores Albertina e Pedro Ivo por toda a paciência, pelos ensinamentos e todo
101apoio nesses dois anos. Foi um privilégio ser orientada de vocês.

102

103Ao Guilherme Zamarian Rezende, que esteve presente todo o tempo, com tanto carinho,
104companheirismo e paciência. Vale aqui um agradecimento especial pela ajuda e dedicação nos
105meus trabalhos de campo.

106

107À equipe de campo: Moisés da Silva Mello, o querido Neneco, que me ajudou com tanto
108empenho para realização do trabalho. Rafael de Fraga “Rato”, Miquéias Ferrão, Pinduca e
109Rubico: muito obrigada pela parceria e por tornarem meus dias em campo tão agradáveis!

110

111À Lorena Carneiro, pela confecção do mapa e pelos bons momentos juntas.

112

113Aos amigos Layon Demarchi, Jefferson Barros, Yuri Feitosa, Paula Guarido, Karina Liana que
114encheram meus dias de momentos doces e inesquecíveis.

115

116À turma 2012 que eu tive a honra de compartilhar momentos tão agradáveis. Vocês fizeram e
117fazem parte da minha vida. Muito obrigada!

118

119Durante o tempo que passei em campo, muitas pessoas me cativaram pelo tamanho carinho que
120me receberam e certamente ficarão na minha memória. Por isso cabe aqui um agradecimento
121especial à D. Irene, D. Marlene, Sr. Élcio e Vitor.

122

123Aos amigos de longe Cecília Ferronato e Lucas Eduardo Canesin que mesmo distantes foram tão
124presentes com bons pensamentos, apoio e carinho.

125

126Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia –
127INPA pela inesquecível vivência a formação profissional no bioma Amazônico.

128

129À Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pela concessão da bolsa.

130

131Ao RAN/ICMbio pela autorização concedida para coleta de dados (processo #37028-1).

132

133À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) pelo financiamento da
134coleta de dados através de recursos do PRONEX Ed. 003/2009 – FAPEAM/CNPq - Proc. 586/10
135PRONEX a Albertina P. Lima. À Fundação também pela infra-estrutura de campo, através de
136recursos do PRONEX FAPEAM/CNPq 2006 à William E. Magnusson. Ao Centro Integrado de
137Estudos da Biodiversidade Amazônica (INCT–CENBAM) pelo apoio logístico em campo.

138

139

140

141

142

143

144

145

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158 **Evolução da variação intraespecífica em cantos de anúncio de *Allobates* sp.**

159

160

161**Resumo:** Os sinais acústicos são essenciais para a comunicação em muitos grupos animais e
162carregam informações sobre identidade, tamanho, localização e status sexual do emissor mesmo a
163distâncias relativamente longas. Se algumas propriedades do sinal acústico são degradadas
164durante o caminho de propagação, os sinais perdem a eficiência e podem não cumprir sua função.
165As características do sinal acústico podem ser modificadas devido efeitos ambientais variados,
166relacionados principalmente a variações na estrutura do habitat circundante e ao ruído ambiental
167constituído por sinais acústicos emitidos por organismos simpátricos co- ou heteroespecíficos. A
168hipótese de adaptação acústica (HAA) sugere que a comunicação acústica é adaptada a cada tipo
169de habitat, de forma a maximizar a distância de transmissão do sinal, minimizando sua atenuação
170e a degradação causada por reverberações. Neste trabalho avaliou-se a existência de relações
171entre a diferenciação em sinais acústicos de uma espécie de anuro amazônico (*Allobates* sp.) e
172variações locais na estrutura da vegetação florestal ao longo de aproximadamente 600 km, no
173interflúvio entre dois grandes afluentes do Rio Amazonas. Adicionalmente, testamos se a
174presença de espécies sintópicas cujos cantos se sobrepõem espectralmente aos da espécie-alvo,
175associa-se a padrões de divergência nos limites e amplitude espectrais de seus sinais. Foi
176observado que os sinais acústicos de *Allobates* sp. são mais curtos e emitidos em frequências
177mais baixas em áreas de florestas com maior densidade de árvores e com maiores valores de área
178basal, como previsto pela HAA. No entanto, a modulação do sinal não foi afetada pelos
179parâmetros ambientais. A presença de espécies sintópicas emitindo sinais com frequência
180coincidente a da espécie alvo também não foi associada com a variação de qualquer característica
181acústica de *Allobates* sp. Além disso, nosso trabalho destaca a importância de representar a
182estrutura da vegetação sobre vários parâmetros para relacionar à padrões sutis de variações dos
183sinais acústicos.

184

185

186

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200

201

202

203**Abstract:** The acoustic signals are primordial for communication in a variety of animal groups
204and they may contain information about the informer's identity, body size, physical location,
205species and sexual status even at relatively long distances. If some properties of the acoustic
206signal is degraded during of their propagation path, the signal lose their effectiveness and cannot
207fulfill its function. The characteristics of the acoustic signal can be modified due to various
208environmental effects, mainly related to changes in the structure of the surrounding habitat and
209background noise consisting of acoustic signals emitted by sympatric organisms conspecific or
210heterospecific. The Acoustic Adaptation Hypothesis (AAH) suggests that the acoustic
211communication is adapted to each habitat type, to maximize the transmission distance by
212minimizing the call attenuation and degradation caused by reverberations. In this paper we
213evaluate the existence of relations between differentiation into acoustic signals of a species of an
214Amazonian anuran species (*Allobates* sp.). The work was conducted in forests along a 600 km,
215of the interfluve between two large southern tributaries of the Amazon River. Additionally, we
216searched the acoustic environment across for species that emitted signals that overlapped in
217bandwidth with those of the focal species. We observed that the acoustic signals of *Allobates* sp.
218are shorter and emitted at lower frequencies in forests with higher tree densities and larger tree
219basal areas, as predicted by AAH. However, signal modulation was not affected by
220environmental parameters. The presence of a syntopics species that emitted signals with
221overlapping frequency was not associated with the variation of any acoustic trait of the focal
222species. Furthermore, our study highlights the importance of representing the structure of the
223vegetation on several parameters relate to the subtle patterns of variation of acoustic signals.

224

225

226

227

228

229

230

231

232

233

234

235

236

237

13		
14		
238		
239	Sumário	
240		
241	Capa	I
242	Contra-capa	II
243	Ficha catalográfica	III
244	Sinopse	III
245	Agradecimentos	IV
246	Resumo	VI
247	Abstract	VII
248		
249	Introdução geral	1
250	Dissertação - Capítulo único – Artigo	6
251		
252	Resumo	8
253	1. Introdução	9
254	2. Materiais e Métodos	12
255	3. Resultados	19
256	4. Discussão	23
257	5. Agradecimentos	27
258	6. Referências Bibliográficas	28
259	7. Material Suplementar	46
260	8. Conclusão Geral	53

261 **Introdução geral**

262

263 Os sinais acústicos são essenciais para a comunicação em muitos grupos animais
264 e carregam informação sobre a identidade, tamanho, localização e status sexual do
265 emissor (Ey e Fisher, 2009). Esta informação pode ser transmitida a distâncias
266 relativamente longas, reduzindo a probabilidade de encontros desvantajosos entre
267 emissores e receptores, e portanto tendo implicações sobre seu sucesso reprodutivo e
268 sobrevivência. Entretanto, na maioria das situações naturais, os sinais não chegam aos
269 receptores exatamente como foram emitidos (Narins e Zelick, 1988; Forrest, 1994) já
270 que algumas características do sinal acústico são modificadas durante seu caminho de
271 propagação, decorrentes de propriedades físicas das ondas sonoras, como a atenuação
272 natural de sua amplitude, decorrente da dispersão esférica do som no espaço (Kuczynski
273 et al. 2010) ou de efeitos ambientais variados, comprometendo a qualidade da
274 informação captada pelo receptor e comprometendo sua função ecológica (Gerhard e
275 Huber, 2002; Ey e Fisher, 2009). A magnitude destes efeitos ambientais relaciona-se
276 principalmente a variações na estrutura do habitat circundante (Morton, 1975; Nemeth
277 et al. 2001; Brown e Handford, 2003; Erdtmann e Lima, 2013) e ao ruído ambiental
278 constituído por sinais acústicos emitidos por organismos simpátricos co- ou
279 heteroespecíficos (Amézquita et al. 2006).

280 Considerando seu papel em interações intra-específicas (*i.e.* localização e
281 escolha de parceiros para a reprodução, delimitação de territórios), é esperado que
282 características do ambiente de propagação capazes de atenuar ou degradar os sinais
283 acústicos exerçam alguma forma de pressão seletiva sobre seus componentes temporais
284 e espectrais. A hipótese de adaptação acústica (HAA – Morton, 1975) sugere que a
285 comunicação acústica é adaptada a cada tipo de habitat, de forma a maximizar a
286 distância de transmissão do sinal, minimizando sua atenuação e a degradação causada
287 por reverberações. Assim, sinais acústicos emitidos em áreas abertas seriam
288 caracterizados por durações mais curtas, por maiores taxas de repetição, pela existência
289 de modulação de frequência, por maiores valores de frequências mínima, máxima e
290 dominante (*i.e.* frequência de pico) e maior amplitude de frequência (*i.e.* bandwidth) em
291 comparação com sinais acústicos emitidos em áreas densamente vegetadas (Morton,

2921975). As previsões da HAA foram observadas em aves, mamíferos e anuros (Ey e
293Fischer, 2009; Erdtmann e Lima, 2013).

294 A estrutura da vegetação pode alterar a distância de transmissão acústica e a
295precisão do sinal já que árvores e folhagens podem representar barreiras físicas à
296propagação do som, diminuindo a intensidade de sinal e causando maior atenuação em
297frequências altas do que frequências baixas (Wiley e Richards, 1982; Forrest, 1994;
298Boncoraglio e Saino, 2007; Barker, 2008; Ey e Fisher, 2009; Ziegler et al. 2011).
299Como é possível que os sinais acústicos evoluam para se adequar às características de
300transmissão do habitat local e atingir sistemas de reconhecimento intraespecíficos de
301forma efetiva, sua variabilidade pode representar adaptações locais mesmo ao longo de
302habitats contíguos (Boch e de La Riva, 2004).

303 Sinais acústicos heteroespecíficos também podem interferir na comunicação
304acústica quando sinais de espécies sintópicas tiverem características espectrais
305semelhantes, dificultando ou inibindo a comunicação simultânea entre os indivíduos de
306uma espécie em particular (Páez et al. 1993). A sobreposição no espaço acústico de
307sinais emitidos por espécies sintópicas pode, portanto, relacionar-se à evolução de
308características dos sinais acústicos (Amézquita et al. 2011). Em ambientes com grande
309interferência acústica, como em locais onde há presença de muitas espécies utilizando
310simultaneamente a comunicação acústica, os emissores tendem a apresentar menor
311variação em seus cantos para garantir o reconhecimento conspecífico preciso (Naugler e
312Ratcliffe, 1994).

313 Em anuros neotropicais, variações intraespecíficas em sinais acústicos são
314comumente observadas entre grupos de indivíduos alopátricos ou parapátricos (Fouquet
315et al. 2007; Loughheed et al. 2006; Pröhl et al. 2007; Amézquita et al. 2009). Estas
316variações são normalmente atribuídas a efeitos históricos desencadeados por isolamento
317por distância geográfica (Pröhl et al. 2007; Amézquita et al. 2009; Kaefer et al. 2012) ou
318pela interposição de barreiras vicariantes (Funk et al. 2007; Simões et al. 2008; Kaefer
319et al. 2012). Outras linhas de evidência apontam para a atuação de mecanismos de
320seleção sexual relacionada a diversas fontes de pressão evolutiva mediada pela
321frequência de emissão de sinais mais ou menos complexos, como a vulnerabilidade
322diferencial a predadores (Page e Ryan, 2008) ou a ectoparasitas (Bernal et al. 2006).

323 Relações entre a diferenciação acústica intraespecífica em anuros neotropicais e
324variações graduais em características de seu habitat são pouco conhecidas, tendo sido
325investigadas em poucos sistemas (Hödl, 1977; Erdtmann, 2012; Röhr e Juncá, 2013).
326Esta escassez de estudos ocorre a despeito de discussões sobre a importância de
327processos de seleção divergente ao longo de gradientes ambientais sobre a origem e
328manutenção do elevado número de espécies na região (Endler, 1977;1982; Haffer, 1997;
329Schilthuisen, 2000). Especificamente, variações em composição de espécies e estrutura
330da vegetação são comuns em escala regional ao longo de paisagens florestais da planície
331amazônica (Ximenes, 2008). O mesmo ocorre com a composição de espécies de anuros,
332mesmo considerando escalas regionais menores contidas em um mesmo local (e.g.
333Ávila-Pires et al. 2010; Rojas-Ahumada e Menin, 2010; Ribeiro Jr. et al. 2012). Desta
334forma, é esperado que o regime de seleção sobre sinais acústicos de uma determinada
335espécie de anuro varie na mesma escala, respondendo a mudanças locais do ambiente
336de propagação do som e da composição de espécies de anuros sintópicas.

337 Neste trabalho avaliamos a existência de relações entre a diferenciação em sinais
338acústicos de uma espécie de rã-de-folhíço (*Allobates* sp.) e variações locais na estrutura
339da vegetação florestal ao longo de aproximadamente 600 km, no interflúvio entre dois
340grandes rios amazônicos, rio Madeira e rio Purus. Adicionalmente, testamos se a
341presença de uma espécie congênica (*Allobates caeruleodactylus*) cujos cantos se
342sobrepõem espectralmente aos da espécie-alvo, associa-se a padrões de divergência nos
343limites e amplitude espectrais de seus sinais.

344 Anuros do gênero *Allobates* (Família Aromobatidae) são diurnos, habitam a
345serrapilheira de florestas, e são amplamente distribuídos na Bacia Amazônica (Santos et
346al. 2009). Depositam ovos em ninhos de gelatina sobre o folhíço ou folhas de arbustos,
347e o desenvolvimento larval ocorre no ninho de gelatina ou, mais frequentemente, em
348pequenas poças d'água ou em fitotelmata, após transporte do girinos, geralmente feito
349pelo macho (Lötters et al. 2007; Schulte e Lötters, 2013). Este modo reprodutivo
350característico, aliado ao comportamento territorial dos machos, determina uma intensa
351filopatria e distâncias de dispersão curtas (Lötters et al. 2007). Assim, é esperado que
352mudanças adaptativas dos sinais acústicos em resposta a pressões seletivas ambientais
353ocorram e se fixem localmente, havendo pouca probabilidade de efeitos
354homogenizadores decorrentes de fluxo gênico em escala regional. Até hoje, estudos que

355investigaram padrões de diferenciação acústica em *Allobates* se concentraram em
356hipóteses biogeográficas relacionadas ao efeito viacariante de grandes rios Amazônicos
357e ao isolamento por distância (Simões et al. 2008; Amézquita et al. 2009; Kaefer et al.
3582012; Kaefer e Lima, 2012). Ambos parecem influenciar, com maior ou menor
359magnitude, a distribuição da variabilidade em sinais acústicos das espécies estudadas.
360Porém, estes estudos indicam que uma porcentagem significativa desta variabilidade
361não é explicada por estes fatores, podendo relacionar-se a adaptações locais ao ambiente
362acústico.

363 Para testar efeitos ambientais sobre a diferenciação acústica usamos *Allobates*
364sp., que distribui-se em toda a extensão de um único interflúvio, o Purus-Madeira
365(removendo um possível efeito vicariante dos grandes rios). Trata-se de uma espécie de
366coloração marrom críptica, distinta de outras espécies do mesmo gênero por seu
367pequeno tamanho (15.0 mm, em média) e coloração amarela do saco-vocal dos machos
368(Fig.1). Apesar de ainda encontrar-se em processo de descrição taxonômica formal, a
369espécie é filogeneticamente distinta das demais espécies reconhecidas dentro do gênero
370*Allobates* (clado “Manaus 1” da filogenia dos Dendrobatoidea proposta por Grant et al.
3712006). Suas vocalizações são compostas por cantos formados por grupos de notas
372tonais, variando em número de 1 a 9, moduladas em frequência.

373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385



386 **Figura 1.** Foto de macho de *Allobates* sp. vocalizando. Fonte: Pedro Ivo Simões.

387 A combinação de um hábito críptico e a necessidade de ambientes úmidos para a
388reprodução (que envolve desova em ninhos de gelatina sobre folhas no chão da floresta)
389deve tornar a espécie restrita a ambientes florestais. Os indivíduos ocorrem em áreas de
390mosaicos de florestas e formações abertas. Esta região conta com um programa de
391levantamentos biológicos padronizados, que permitem utilizar dados detalhados sobre a
392estrutura de vegetação presentes nas unidades amostrais e detectar em quais delas
393ocorrem espécies de hábitos semelhantes, cujos sinais acústicos poderiam interferir na
394comunicação entre indivíduos da espécie-focal. Portanto, a espécie *Allobates* sp.
395representa um bom modelo para testar a HAA em fina escala.

396

397

398Objetivos

399 Neste trabalho avaliamos a existência de relações entre a diferenciação em sinais
400acústicos de uma espécie de rã-de-folhíço (*Allobates* sp.) e variações clinais na estrutura
401da vegetação florestal ao longo de aproximadamente 600 km, no interflúvio entre dois
402grandes rios amazônicos, rio Madeira e rio Purus. Adicionalmente, testamos se a
403presença de espécies sintópicas cujos cantos se sobrepõem espectralmente aos da
404espécie-alvo, associa-se a padrões de divergência nos limites e amplitude espectrais de
405seus sinais.

406

407

408

409

410

411

412

413

414

415

416

417

418

419

420

Parágrafo único

422Salvatico, E.F.; Simões, P.I.; Schietti, J.; Lima, A.P.

423O estudo da hipótese de adaptação acústica em fina escala

424utilizando anuro amazônico. *Manuscrito a ser submetido*

425para *Evolutionary Ecology*

426

427

428

429

430

431

432

433

434

435

436

437

438

439

440

441

442

443

444

445

446

447

448

449

450

451

452 *Title:* O estudo da hipótese de adaptação acústica em fina escala utilizando anuro amazônico.

453 *Authors:* Eveline Salvático de Faria^{1*}, Pedro Ivo Simões², Juliana Schietti², Albertina Pimentel

454 Lima²

455 *Corresponding author: Eveline Salvático (e-mail: vesalvatico@hotmail.com)

456 *Author affiliations:*

4571 -Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av.

458 André Araújo, 2936, 69011-970, Manaus, AM, Brazil.

4592- Coordenação de Biodiversidade (CBIO), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av.

460 André Araújo, 2936, 69060-001, Manaus, AM, Brazil (pedroivo@inpa.gov.br;

461 jujuschiatti@gmail.com; lima@inpa.gov.br).

462 *Keywords:* 5

463 *Total word count:* 5890

464 Word count in each section: Introduction = 902; Materials and Methods = 2284; Results =

465 1009; Discussion = 1334

466 *Number of figures:* 6

467 *Number of tables:* 3

468 *Number of cited references:* 50

469 *Appendices:* 3

470

471

472

473

474**Abstract:** Os sinais acústicos são essenciais para a comunicação em muitos grupos animais e
475carregam informações sobre identidade, tamanho, localização e status sexual do emissor
476mesmo a distâncias relativamente longas. Se algumas propriedades do sinal acústico são
477degradadas durante o caminho de propagação, os sinais perdem a eficiência e podem não
478cumprir sua função. As características do sinal acústico podem ser modificadas devido efeitos
479ambientais variados, relacionados principalmente a variações na estrutura do habitat
480circundante e ao ruído ambiental constituído por sinais acústicos emitidos por organismos
481simpátricos co- ou heteroespecíficos. A hipótese de adaptação acústica (HAA) sugere que a
482comunicação acústica é adaptada a cada tipo de habitat, de forma a maximizar a distância de
483transmissão do sinal, minimizando sua atenuação e a degradação causada por reverberações.
484Neste trabalho avaliamos a existência de relações entre a diferenciação em sinais acústicos de
485uma espécie de rã-de-folhiço (*Allobates* sp.) e variações locais na estrutura da vegetação
486florestal ao longo de aproximadamente 600 km, no interflúvio entre dois grandes afluentes do
487Rio Amazonas. Adicionalmente, testamos se a presença de espécies sintópicas cujos cantos se
488sobrepoem espectralmente aos da espécie-alvo, associa-se a padrões de divergência nos
489limites e amplitude espectrais de seus sinais. Foi observado que *Allobates* sp. tende a emitir
490cantos mais curtos e com frequências mais baixas em áreas de florestas com maior densidade
491árvores e com maiores valores de área basal, como previsto pela HAA. No entanto, a
492modulação do sinal não foi afetada por nenhum parâmetro ambiental. A presença de espécies
493sintópicas emitindo sinais com frequência coincidente a da espécie alvo também não foi
494associada com a variação de qualquer característica acústica de *Allobates* sp. Além disso,
495nosso trabalho destaca a importância de representar a estrutura da vegetação sobre vários
496parâmetros para relacionar à padrões sutis de variações dos sinais acústicos.

497

498**Keywords:** *Allobates* sp., bioacústica, estrutura da vegetação, comunicação acústica, Anura.

499**Introdução**

500 Os sinais acústicos são essenciais para a comunicação em muitos grupos animais e
501carregam informação sobre a identidade, tamanho, localização e status sexual do emissor (Ey
502and Fisher 2009). Esta informação pode ser transmitida a distâncias relativamente longas,
503reduzindo a probabilidade de encontros desvantajosos entre emissores e receptores e,
504portanto, tendo implicações sobre seu sucesso reprodutivo e sobrevivência. Entretanto, na
505maioria das situações naturais, os sinais não chegam aos receptores exatamente como foram
506emitidos (Narins and Zelick 1988; Forrest 1994). Algumas características do sinal acústico
507são modificadas durante seu caminho de propagação devido, por exemplo, à atenuação de sua
508amplitude decorrente da dispersão esférica do som no espaço, ou a efeitos ambientais que
509modificam a qualidade da informação captada pelo receptor e comprometem sua função
510ecológica (Gerhard and Huber 2002; Ey and Fisher 2009; Kuczynski et al 2010). A magnitude
511destes efeitos relaciona-se principalmente a variações na estrutura do habitat circundante e ao
512ruído ambiental constituído por sinais acústicos emitidos por organismos simpátricos co- ou
513heteroespecíficos (Morton 1975; Nemeth et al 2001; Brown and Handford 2003; Amézquita
514et al 2006; Erdtmann and Lima 2013).

515 Considerando seu papel em interações intra-específicas (*i.e.* localização e escolha de
516parceiros para a reprodução, delimitação de territórios), é esperado que características do
517ambiente de propagação capazes de atenuar ou degradar os sinais acústicos exerçam alguma
518forma de pressão seletiva sobre seus componentes temporais e espectrais. A hipótese de
519adaptação acústica (HAA – Morton 1975) sugere que a comunicação acústica é adaptada a
520cada tipo de habitat, de forma a maximizar a distância de transmissão do sinal, minimizando a
521atenuação diferencial de algumas faixas de frequência e a degradação da estrutura temporal do

522 sinal causada por reverberações. Previsões gerais da AAH sugerem que sinais acústicos
523 emitidos por espécies que habitam ambientes abertos (*i.e.* não florestais) seriam
524 caracterizados por uma maior modulação em frequência, por ocuparem uma faixa de
525 frequência (~bandwidth) mais larga, em porções mais baixas do espectro, em comparação
526 com sinais acústicos emitidos em áreas densamente vegetadas. Também é previsto que, em
527 ambientes abertos, sinais acústicos sejam formados por elementos com durações mais curtas e
528 com maior taxa de repetição (Morton 1975; Ey and Fischer 2009; Erdtmann and Lima 2013).

529 A estrutura da vegetação pode alterar a distância de transmissão acústica e a precisão
530 do sinal já que árvores e folhagens podem representar barreiras físicas à propagação do som,
531 diminuindo a intensidade de sinal e causando atenuação diferencial de certas faixas de
532 frequência (Wiley and Richards 1982; Forrest 1994; Boncoraglio and Saino 2007; Barker
533 2008; Ey and Fisher 2009; Ziegler et al 2011). Como é possível que os sinais acústicos
534 evoluam para se adequar às características de transmissão do habitat local e atingir sistemas
535 de reconhecimento intraespecíficos de forma efetiva, sua variabilidade pode, teoricamente,
536 representar adaptações locais mesmo ao longo de habitats contíguos, desde que exista
537 variação suficiente em estrutura da vegetação (Boch and de La Riva 2004).

538 Sinais acústicos heteroespecíficos também podem interferir na comunicação acústica
539 quando sinais de espécies sintópicas tiverem características espectrais semelhantes,
540 dificultando ou inibindo a comunicação simultânea entre os indivíduos de uma espécie em
541 particular (Páez et al 1993). A sobreposição no espaço acústico de sinais emitidos por
542 espécies sintópicas pode, portanto, relacionar-se à evolução de características dos sinais
543 acústicos (Amezquita et al 2011). Em ambientes com grande interferência, como em locais
544 onde há presença de muitas espécies utilizando simultaneamente o mesmo canal acústico, os

545emissores tendem a apresentar menor variação espectral em seus cantos para garantir a
546precisão do reconhecimento co-específico (Naugler and Ratcliffe, 1994).

547 Em anuros neotropicais, variações intraespecíficas em sinais acústicos são comumente
548observadas entre grupos de indivíduos alopátricos ou parapátricos (Fouquet et al 2007;
549Lougheed et al 2006; Pröhl et al 2007; Amézquita et al 2009). Estas variações são
550normalmente atribuídas a efeitos históricos desencadeados por isolamento por distância
551geográfica (Pröhl et al 2007; Amézquita et al 2009) ou pela interposição de barreiras
552vicariantes (Funk et al 2007; Simões et al 2008; Kaefer et al 2012). Outras linhas de evidência
553apontam para a atuação de mecanismos de seleção sexual relacionada a diversas fontes de
554pressão evolutiva mediada pela frequência de emissão de sinais mais ou menos complexos,
555como a vulnerabilidade diferencial a predadores (Page and Ryan 2008) ou a ectoparasitas
556(Bernal et al 2006).

557 Relações entre a diferenciação acústica intraespecífica em anuros neotropicais e
558variações graduais em características de seu habitat são pouco conhecidas, tendo sido
559investigadas em poucos sistemas (Hödl 1977; Röhr and Juncá 2013). Ainda não há um
560consenso sobre a importância do meio ambiente como uma pressão evolutiva que interfere na
561diferenciação dos sinais acústicos em anuros. Para investigar os efeitos ambientais sobre a
562evolução dos sinais acústicos são necessárias medidas mais precisas da estrutura da
563vegetação, já que atualmente a maioria dos trabalhos que tratam do assunto comparam
564ambientes muito discrepantes (*i.e.* florestas e pastagens) e, portanto, caracterizar a
565microestrutura da vegetação permitirá testar adequadamente a hipótese de adaptação acústica
566especialmente para pequenos táxons como anuros (Erdtmann and Lima 2013). Neste trabalho
567avaliamos a existência de relações entre a diferenciação em sinais acústicos de uma espécie de
568rã-de-folhicho (*Allobates* sp.) e variações clinais na estrutura da vegetação florestal ao longo de

569aproximadamente 600 km, no interflúvio entre dois grandes rios amazônicos, rio Madeira e
570rio Purus. Adicionalmente, testamos se a presença de espécies sintópicas cujos cantos se
571sobrepõem espectralmente aos da espécie-alvo, associa-se a padrões de divergência nos
572limites e amplitude espectrais de seus sinais.

573

574**Materiais e Métodos**

575Espécie Alvo

576*Allobates* sp. (Família Aromobatidae) é uma espécie diurna e terrestre, distribuída em áreas
577florestais ao longo do interflúvio entre os rios Purus e Madeira, afluentes meridionais do rio
578Amazonas. Possui coloração marrom críptica e é distinta de outras espécies do mesmo gênero
579por seu pequeno tamanho (~150 mm, em média) e pela coloração amarela do saco-vocal dos
580machos (Fig. 1). A espécie não possui descrição taxonômica formal, mas é filogeneticamente
581distinta das demais espécies reconhecidas dentro do gênero *Allobates* (ver clado “Manaus 1”
582da filogenia dos Dendrobatoidea proposta por Grant et al 2006). Como outras espécies de
583*Allobates*, a espécie desova sobre ninhos de gelatina sobre folhas mortas no chão úmido de
584áreas de floresta. Os girinos são transportados posteriormente pelo pai para poças de chuva
585isoladas (obs. pess. dos autores). Entre espécies de *Allobates*, as vocalizações de anúncio
586emitidas pelos machos são multifuncionais, tendo papel na atração de fêmeas a longa
587distância e em interações territoriais (Hödl et al 2004). As vocalizações de *Allobates* sp. são
588formadas por grupos de 1 a 9 notas tonais, com modulação ascendente em frequência,
589variando em número de 1 a 9 (Fig. 2), emitidos entre intervalos de silêncio longos e
590irregulares (média= 33,84; desvio padrão= 7,77; valor mais alto= 49,34; valor mais
591baixo=23,30 observados para o intervalo entre cantos, em segundos). Devido ao
592comportamento territorial da espécie e à necessidade de ambientes florestais úmidos para sua

593reprodução, é esperado que o fluxo gênico entre grupos de indivíduos geograficamente
594distantes seja reduzido, tornando a espécie um bom modelo para estudos sobre padrões de
595variação fenotípica.

596

597Área de estudo

598 A amostragem foi realizada em um transecto de aproximadamente 600 km, com
599orientação NE-SO, ao longo do interflúvio entre os rios Purus e Madeira, Estado do
600Amazonas, Brasil, correspondendo à distribuição de nove módulos de pesquisa estabelecidos
601ao longo da rodovia BR319 (Fig. 3). A área possui ecossistemas ainda isolados da ação
602antrópica (Fearnside and Graça 2006), quase toda sua extensão sendo dominada por Floresta
603Ombrófila (Olson et al 2001). Um mapeamento ecológico da região baseado em 21 variáveis
604ambientais sugere que 13 ecorregiões distintas podem ser identificadas nesta área, refletindo
605uma grande diversidade de ambientes (Ximenes 2008).

606

607Delineamento amostral

608 A coleta de dados ocorreu de janeiro a fevereiro de 2013, durante a estação chuvosa
609prevista para a região, correspondendo à época de reprodução esperada para a maior parte das
610espécies de aromobatídeos. Os nove módulos de pesquisa visitados estão distantes
611aproximadamente 60 km entre si e consistem em um sistema padronizado de trilhas e
612parcelas de amostragem (Sistema RAPELD - Magnusson et al 2013), utilizados por diversos
613grupos de pesquisa e para as quais dados ambientais e de biodiversidade são disponibilizados
614via repositório online (<http://ppbio.inpa.gov.br>). Em cada um destes módulos, foram
615utilizadas de 2 à 5 parcelas para as quais dados ambientais e biológicos estavam prontamente
616disponíveis para coleta de dados acústicos de *Allobates* sp. (Tabela 1). As parcelas de

617 amostragem consistem em transectos de 250 m de comprimento, estabelecidos ao longo da
618 mesma cota topográfica, de forma a minimizar o efeito de variações ambientais decorrentes
619 de mudanças edáficas ao longo de uma mesma parcela.

620

621 Obtenção de dados

622

623 *Gravações dos cantos de anúncio de Allobates sp.*

624 Em cada parcela de amostragem, procuramos machos de *Allobates sp.* em atividade de
625 vocalização por meio de buscas visuais e auditivas. Gravamos as vocalizações de anúncio de
626 12 a 29 machos de *Allobates sp.* (Tabela 1) com um gravador digital Marantz PMD-660 e
627 microfone direcional Sennheiser ME-66, posicionado 1.5 m do macho focal. Cada gravação
628 conteve um mínimo de 10 cantos de anúncio do macho focal. A temperatura do ar no
629 momento da gravação foi aferida por um termômetro digital. Todos exemplares gravados
630 foram capturados manualmente e tiveram seu comprimento rostro-uróstilo medido com
631 paquímetro. Cinquenta e seis machos gravados foram coletados, transportados a um
632 laboratório improvisado em campo, mortos por aplicação tópica de solução tópica de
633 benzocaína 20%, fixados em formalina, preservados em etanol 70% e depositados como
634 espécimes-testemunho na Seção de Herpetologia das Coleções Zoológicas do Instituto
635 Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA-H). O restante dos machos foi solto no local de
636 gravação.

637

638 *Caracterização dos sinais acústicos*

639 Todas as gravações foram visualmente inspecionadas através de audioespectrogramas
640no programa Raven Pro 1.3 soft-ware (Charif et al. 2008). A partir da sessão completa de
641gravação de cada macho, nós selecionados visualmente os cinco cantos de melhor qualidade
642(*i.e.* que tinham menos interferência causada por ruído de fundo). Para cada canto
643selecionado, nós medimos o número notas por canto (NN), a duração da primeira nota, nota
644mais central e da última nota do canto (DN1, DNC e DNF, respectivamente), a duração do
645intervalo silencioso entre a primeira e a segunda nota (ISN1), a duração do intervalo
646silencioso entre a nota mais central do canto e a nota seguinte (ISNC), a duração do canto
647(DC), a duração do intervalo silencioso entre cantos (ISC), a frequência mais baixa da
648primeira nota, da nota mais central e da última nota do canto (FBN1, FBNC e FBNF,
649respectivamente), a frequência mais alta da primeira nota, da nota mais central e da última
650nota do canto (FAN1, FANC e FANF, respectivamente), a frequência de pico da primeira
651nota, da nota mais central e da da última nota do canto (FMN1, FMNC e FMNF,
652respectivamente) e as frequências mais baixa, mais alta e de pico do canto como um todo
653(FBC, FAC e FMC, respectivamente). Adicionalmente, medimos a largura da banda de
654frequência da primeira nota, da nota mais central e da última nota (AFN1, AFNC e AFNF).
655A determinação das frequências mais alta e mais baixa de cada nota foi feita 20dB abaixo do
656pico de intensidade da frequência máxima, evitando a sobreposição com o ruído de fundo. As
657análises espectrais foram realizadas com resolução de 44.1 kHz e 16 bits, utilizando janela
658tipo Blackman.

659 A partir das medidas obtidas para os cinco cantos amostrados, foram calculadas
660médias aritméticas individuais. Estas foram utilizadas para calcular valores médios das
661variáveis acústicas em cada parcela de amostragem, os quais foram utilizados nas análises
662estatísticas.

663

664 *Caracterização variáveis preditoras*

665 As distâncias geográficas entre parcelas de amostragem foram calculadas a partir das
666 coordenadas geográficas de seu ponto inicial (disponíveis em <http://ppbio.inpa.gov.br/>). A
667 estrutura da vegetação nas áreas estudadas foi caracterizada pela (i) densidade de caules
668 (árvores e palmeiras) e pelo (ii) somatório da área basal ocupada por indivíduos de porte
669 arbóreo na parcela. Nas parcelas, foram inventariadas todas as plantas de porte arbóreo com
670 diâmetro mínimo de 1 cm a 1,30 m do chão (Schietti, 2013). A amostragem da vegetação
671 seguiu um sistema hierárquico (Magnusson et al 2013) em que indivíduos acima de 30 cm
672 são medidos em 20 x 250 m (1 ha), indivíduos com diâmetro ≥ 10 cm e < 30 cm são medidos
673 em uma subparcela de 10 x 250 m (0,5 ha) e indivíduos com diâmetro ≥ 1 cm e < 10 cm são
674 medidos em um subparcela de 1 m x 250 m (0,025 ha). O número de indivíduos das
675 subparcelas foi corrigido para área de 1 ha. Portanto, a densidade de caules está expressa em
676 número indivíduos arbóreos/ha. A área basal da parcela foi calculada por meio do somatório
677 da área basal individual (Área basal individual = Π (diâmetro/2)²) de caules com diâmetro
678 mínimo de 1 cm também corrigidos para área de 1 ha.

679 Para avaliar se a sobreposição espectral no espaço acústico com sinais emitidos por
680 espécies simpátricas poderia influenciar a variação de propriedades dos sinais de *Allobates*
681 sp., realizamos três gravações do ambiente acústico de cada parcela amostragem utilizando
682 microfone semi-direcional modelo AKG D-1200E, posicionado a 30 cm do solo. As
683 gravações foram feitas no ponto inicial, no ponto mais central e no fim de cada parcela de
684 amostragem, no mesmo período de gravação dos cantos de anúncio de *Allobates* sp.. Cada
685 gravação teve duração total de quatro minutos e a direção do microfone foi invertida a 180°
686 após segundo minuto de gravação.

687 Os ambientes acústicos foram analisados visualmente através de audioespectrogramas
688no programa Raven 1.3 e todos os sinais acústicos observados foram morfotipados.
689Características espectrais (frequências mínima, máxima e de pico) de cada morfotipo de sinal
690acústico foram estimadas a partir de três amostras oriundas de cada parcela onde foi
691detectado, utilizando os mesmos parâmetros descritos acima para a caracterização dos cantos
692de *Allobates* sp.. Através de comparações diretas entre as amplitudes de variação destas
693características espectrais, detectamos os sinais acústicos heteroespecíficos que se
694sobrepujam aos sinais de *Allobates* sp. no espaço de frequência. Utilizamos dados de
695levantamentos biológicos disponibilizados pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade
696(<http://ppbio.inpa.gov.br/>) para identificar e determinar a distribuição de espécies de anuros
697diurnos com sinais acústicos potencialmente interferentes aos de *Allobates* sp., minimizando o
698efeito de problemas relacionados à detectabilidade das espécies em um período curto de
699gravação do ambiente acústico.

700

701Análise de dados

702 Utilizamos análises de variância (ANOVA) para testar se havia diferenças
703significativas entre os valores de caracteres acústicos espectrais e temporais entre a primeira,
704a nota mais central e última nota do canto de anúncio, a fim de reduzir o número de variáveis
705dependentes em análises posteriores. Para esta análise, foram utilizadas as médias individuais
706de cada variável acústica ($n = 175$). Em média, nenhum dos caracteres acústicos teve valores
707diferentes entre os três tipos de nota (duração da nota: $F_{2,114}=1,868$, $p=0,1591$; frequência de
708pico: $F_{2,114}=0,1599$, $p=0,8524$; frequência mais baixa: $F_{2,114}=0,1112$, $p=0,8949$; frequência
709mais alta: $F_{2,114}=1,003$, $p=0,3698$). Portanto, utilizamos os caracteres referentes à primeira
710nota para representar as demais notas nas análises descritas abaixo.

711 Como as propriedades espectrais dos cantos de anúncio de outras espécies do gênero
712 *Allobates* normalmente são influenciadas pelo tamanho do corpo do macho (Kaefer et al,
713 2012; Kaefer and Lima 2012), utilizamos regressões lineares para testar a existência de efeitos
714 do comprimento rostro-cloacal de cada macho gravado de *Allobates* sp. utilizando as médias
715 individuais das variáveis espectrais de seu canto de anúncio (frequências mais baixa, mais alta
716 e de pico da primeira nota e do canto como um todo). Também utilizamos regressões lineares
717 para testar a existência de relações entre a variação da temperatura do ar no momento da
718 gravação de cada indivíduo e mudanças em características temporais dos cantos utilizando as
719 médias individuais das variáveis temporais dos cantos (número notas por canto, duração da
720 primeira nota, a duração do intervalo silencioso entre a primeira e a segunda nota, duração do
721 canto, duração do intervalo silencioso entre cantos).

722 Utilizamos os coeficientes de variação ($CV=100\% \times (\text{média} / \text{desvio padrão})$) das
723 médias individuais agrupadas por módulo de amostragem dos caracteres acústicos
724 selecionados, para identificar caracteres acústicos dinâmicos e estáticos.

725 Considerando predições específicas da hipótese de adaptação acústica, testamos
726 modelos lineares gerais (GLM) para avaliar a existência de relações entre a densidade de
727 árvores (número total de árvores/1 ha) e as médias das características espectrais dos cantos de
728 *Allobates* sp. (FBN1, FAN1, FMN1, AFN1) em cada parcela de amostragem. A posição
729 geográfica de cada parcela (latitude*longitude, expressas em graus decimais) foi utilizada
730 como covariável nos modelos, representando a distância entre as parcelas, uma vez que
731 características acústicas podem variar devido a isolamento por distância em espécies de
732 *Allobates* (Amezquita, 2009). O mesmo modelo foi testado substituindo a densidade de
733 árvores pela área basal ocupada por árvores estimada para a mesma área de parcela (1 ha). De
734 acordo com a AAH, era esperado que as notas que foram os sinais acústicos de machos

735 gravados em florestas mais densas fossem emitidas em frequências relativamente mais baixas,
736 e em larguras de banda mais estreitas que os sinais de machos gravados em florestas com
737 menos árvores por unidade de área. Outros modelos lineares gerais (GLM) foram usados para
738 avaliar a existência de relações entre a densidade de árvores (número total de árvores/1 ha) e
739 as médias das características temporais dos cantos de *Allobates* sp. (DC, DN1, ISN1, ISC) em
740 cada parcela de amostragem. O mesmo modelo foi testado substituindo a densidade de
741 árvores pela área basal ocupada por árvores. Assim como nos outros modelos, a posição
742 geográfica de cada parcela foi utilizada como covariável. Em *Allobates* sp., a variação na
743 duração do canto (DC) representa principalmente a variação em número de notas (NN) que o
744 constituem (Pearson correlation's $r=0,86$, $n = 35$). Segundo a AAH, sinais mais curtos e com
745 menor taxa de repetição são esperados em ambientes com menor densidade de vegetação.

746 Para avaliar a existência de relações não previstas pela AAH entre a variação em
747 características acústicas dos cantos de *Allobates* sp. e a variação clinal em estrutura da
748 vegetação ao longo da área de estudo, utilizamos uma análise de componentes principais
749 (PCA) para obter um número menor de variáveis dependentes não correlacionadas a partir de
750 11 variáveis acústicas (NN, DN1, ISN1, DC, ISC, FBN1, FAN1, FMN1, FBC, FAC e FMC).
751 Os três primeiros componentes principais resultantes foram usados como variáveis
752 dependentes em um modelo de regressão múltipla multivariada, considerando como variáveis
753 independentes o número total de árvores em cada parcela e sua área basal correspondente. A
754 posição geográfica cada parcela foi incluída no modelo como covariável.

755 As análises de sobreposição espectral entre sinais acústicos heteroespecíficos e os
756 cantos de anúncio de *Allobates* sp. indicaram que apenas uma espécie sintópica (o
757 congênico *Allobates caeruleodactylus*) emite cantos em uma faixa de frequência
758 razoavelmente coincidente (ver Resultados). Para avaliar se co-ocorrência de *Allobates*

759 *caeruleodactylus* relaciona-se a ajustes espectrais canto de *Allobates* sp., minimizando a
760 interferência entre os sinais acústicos interespecíficos, foram realizadas análises de variância
761 (ANOVA) considerando a presença de *A. caeruleodactylus* na parcela de amostragem como
762 fator e as médias por parcela de cada variável espectral da primeira nota e do canto todo de
763 *Allobates* sp. (FBN1; FAN1; FMN1; FBC; FAC; FMC) como variáveis dependentes. Todas
764 as análises estatísticas descritas acima foram realizadas no programa SYSTAT 12.0
765 (Wilkinson, 2007).

766

767 Resultados

768 No total, foram gravados 186 machos de *Allobates* sp., totalizando 930 cantos
769 analisados (Tabela 1). O comprimento rostro-cloacal dos machos gravados variou entre 15,1–
770 15,8 mm (média = 15,4 mm) e sua variação não afetou a variação em características espectrais
771 dos cantos de *Allobates* sp. (FBN1: $R^2=0,003$; $F_{1,33}=0,097$; $p=0,757$ FAN1: $R^2=0,007$;
772 $F_{1,33}=0,220$; $p=0,642$ FMN1: $R^2=0,002$; $F_{1,33}=0,059$; $p=0,809$ FBC: $R^2=0,009$; $F_{1,33}=0,307$;
773 $p=0,583$ FAC: $R^2=0,028$; $F_{1,33}=0,963$; $p=0,333$ FMC: $R^2=0,000$; $F_{1,33}=0,000$; $p=0,995$)
774 (apêndice 1). A temperatura do ar variou entre 24.8–27.9°C entre todas as gravações (média =
775 26.4°C) e sua variação não se relacionou com a variação em características temporais dos
776 cantos (NN: $R^2=0,049$; $F_{1,33}=1,712$; $p=0,200$ DN1: $R^2=0,002$; $F_{1,33}=0,082$; $p=0,777$ ISN1:
777 $R^2=0,068$; $F_{1,33}=2,395$; $p=0,131$ DC $R^2=0,006$; $F_{1,33}=0,187$; $p=0,668$ ISC $R^2=0,032$;
778 $F_{1,33}=1,084$; $p=0,305$) (Apêndice 2).

779 As características temporais dos cantos de *Allobates* sp. tiveram coeficientes de
780 variação maiores que os das características espectrais (Tabela 2, Fig. 4). Segundo critérios
781 sugeridos por Gerhardt (1991), os caracteres temporais (NN; ISC; ISN1; DN1 E DC) podem

782ser considerados dinâmicos, enquanto os caracteres espectrais (FBN1; FAN1; FMN1; FBC;
783FAC e FMC) são estáticos, ou altamente estereotipados em cada sítio de amostragem.

784 Parcelas de amostragem localizadas nos módulos mais centrais da área de estudo
785tiveram, em média, maior densidade e maior área basal de árvores por ha (Tabela 1).
786Mudanças clinais na densidade de árvores influenciaram a variação do valor médio das
787frequências de pico ($R^2= 0,193$; $F_{2,32}=3,816$; $p=0,028$) e da frequência mais baixa ($R^2=0,138$;
788 $F_{2,32}=2,567$; $p=0,040$) da primeira nota do canto de *Allobates* sp. em cada parcela, as notas
789sendo emitidas em frequências geralmente mais baixas em florestas com maior número de
790árvores por ha. A frequência mais alta e largura de banda da primeira nota não foram afetadas
791por variações na densidade de árvores ($R^2=0,205$; $F_{2,32}=4,12$; $p= 0,088$ e $R^2= 0,388$; $F_{2,32}$
792 $=10,134$; $p=0,996$, respectivamente) . A frequência de pico da primeira nota do canto foi em
793média influenciada negativamente pelo aumento da área basal das árvores em cada parcela
794área (FMN1: $F_{2,32}=9,689$; $p= 0,001$). No entanto, mudanças clinais da área basal entre parcelas
795não afetaram significativamente a variabilidade das frequências mais alta, mais baixa e da
796largura de banda da primeira nota do canto ($R^2= 0,304$; $F_{2,32}=6,993$; $p= 0,008$ / $R^2=0,219$;
797 $F_{2,32}=4,499$; $p= 0,007$; $R^2=0,395$; $F_{2,32}=10,464$; $p= 0,530$, respectivamente).

798 A duração dos cantos também foi negativamente afetada pelo aumento da densidade
799de árvores nas parcelas ($R^2= 0,501$; $F_{2,32}=16,084$; $p= 0,000$), machos que habitam parcelas
800com mais árvores por unidade de área emitindo cantos formados por um menor número de
801notas (Fig. 5b, c). Uma relação negativa também foi observada entre a variação em área basal
802de árvores e a média de duração dos cantos (Fig. 5a, c), essa relação margeou o valor
803considerado a priori como estatisticamente significativo ($R^2= 0,219$; $F_{2,32}=4,481$; $p= 0,06$).|

804 Uma análise de componentes principais sobre as médias, por parcela, de 11 variáveis
805acústicas dos cantos de *Allobates* sp. gerou um primeiro componente (PC1) explicou 46,249%

806da variação acústica total e as variáveis espectrais tiveram altos *loadings* nesse componente.
807O segundo componente (PC2) explicou 24,609% da variação acústica, relacionando-se
808principalmente à variáveis acústicas temporais. O terceiro componente (PC3) explicou
809aproximadamente 14,069% da variação acústica total, contendo informação relacionada à
810duração média dos cantos e à mediana do número de notas (Tabela 3). Um modelo de
811regressão múltipla multivariada mostrou que a variação na densidade de árvores entre
812parcelas afetou, de forma geral, as características acústicas dos cantos de *Allobates* sp. (*Pillai*
813*trace* = 0,523; p=0,000), mesmo levando em consideração o efeito da distância geográfica
814entre as parcelas de amostragem sobre esta variação (*Pillai trace* = 0,715; p=0,000). A área
815basal das árvores em cada parcela, incluída no mesmo modelo, não teve efeito significativo
816sobre a variação acústica de *Allobates* sp. (*Pillai trace* = 0,190; p= 0,102). A análise dos
817efeitos das variáveis preditoras sobre cada componente principal individualmente sugere que a
818variação em densidade de árvores afetou principalmente variações relacionadas ao PC3 (PC1:
819 $F_{1,31}=0,117$; p=0,734 PC2: $F_{1,31}=3,771$; p=0,061 PC3: $F_{1,31}=13,830$ p=0,001). A distância
820geográfica teve efeito principalmente sobre PC1 e PC2 (PC1: $F_{1,31}=6,618$; p=0,015 PC2:
821 $F_{1,31}=48,696$; p=0,000; PC3: $F_{1,31}=0,632$; p=0,433) e a área basal influenciou variações
822relacionadas ao PC1 (PC1: $F_{1,31}=5,791$; p=0,022 PC2: $F_{1,31}=3,245$; p=0,081 PC3: $F_{1,31}=1,565$;
823p=0,220).

824 À partir das gravações do ambiente acústico das 35 parcelas de amostragem, 59
825morfotipos de sinais acústicos foram identificados e destes, 11 morfotipos foram analisados
826para estimativa de suas características espectrais (Apêndice 3). Apenas três morfotipos de
827sinais acústicos foram emitidos em uma faixa de frequência parcialmente sobreposta àquela
828ocupada pelos cantos de *Allobates* sp.: uma espécie não identificada de grilo (ordem
829Orthoptera - frequência de pico = 5742,20 – 6495,87 Hz; frequência mais baixa = 5165,23 –

8306251,27 Hz; frequência mais alta = 6023,10 – 6777,63 Hz; $n = 18$ sinais analisados) e duas
831espécies de anuros: *Leptodactylus andreae* (frequência de pico = 4371,20 – 4902,38 Hz;
832frequência mais baixa = 1744,90 - 1988,27 Hz; frequência mais alta = 4903,53 – 5497,83 Hz;
833 $n = 30$ sinais analisados) e *Allobates caeruleodactylus* (frequência de pico = 6449,23 –
8346711,20 Hz; frequência mais baixa = 6029,93 – 6459,90 Hz; frequência mais alta = 6714,78 –
8356846,00 Hz; $n = 18$ sinais analisados). A espécie de grilo foi detectada em apenas seis
836parcelas. *Leptodactylus andreae* ocorreu em todas as parcelas. *Allobates caeruleodactylus* foi
837detectada em 6 parcelas. Dados oriundos de quatro levantamentos exaustivos de espécies de
838anfíbios conduzidos nas mesmas unidades amostrais (disponíveis mediante pedido em
839<http://ppbio.inpa.gov.br/>) indicaram que a espécie estava presente em um total de 15 parcelas
840de amostragem, distribuídas em 8 módulos. Assim, apenas a última espécie foi considerada
841em análises sobre potenciais efeitos da sobreposição no uso do espaço de frequências sobre a
842variação em características espectrais dos cantos de *Allobates* sp. Em média, não houve
843diferenças significativas entre as características espectrais de cantos emitidos por machos em
844parcelas onde *A. caeruleodactylus* está presente ou ausente (FBN1: *ANOVA*, $F_{1,33}=0,002$;
845 $p=0,962$; FAN1: *ANOVA*, $F_{1,33}=0,002$, $p=0,882$; FMN1: *ANOVA*, $F_{1,33}=0,522$, $p=0,475$;
846AFN1: *ANOVA*, $F_{1,33}=0,023$; $p=0,880$) (Fig. 6).

847

848 **Discussão**

849 Nossos resultados demonstraram que variações graduais na estrutura da vegetação são
850capazes de influenciar os sinais acústicos emitidos por *Allobates* sp. e a magnitude dos efeitos
851ambientais pode depender dos parâmetros que usamos para descrever o habitat. É sabido que
852os cantos de anuros são compostos por características espectrais e temporais, que podem
853responder diferentemente às pressões evolutivas (Erdtmann e Amézquita, 2009). Alguns

854 traços dos sinais acústicos de *Allobates* sp. são consistentes com a HAA mas outras pressões
855 evolutivas podem ter um papel importante na diferenciação e evolução dos sinais acústicos
856 de *Allobates* sp. já que os sinais acústicos emitidos por *Allobates* sp. em áreas com maior
857 densidade de árvores tendem a apresentar frequências mais baixas enquanto que a modulação
858 do sinal não foi afetada por nenhum parâmetro ambiental, pois tanto as áreas de floresta mais
859 fechada quanto as áreas de floresta mais aberta não diferiram significativamente em amplitude
860 de frequência. No trabalho de Morton (1975), o autor não especifica como tende a variar
861 diferenciação temporal dependendo da estrutura da vegetação, mas sugere que o
862 reconhecimento co-específico pode depender de padrões temporais dos cantos. Morinay e
863 colaboradores (2013) observaram que densidade de vegetação tem um efeito significativo
864 sobre a produção de trinados em pássaros, sendo trinados menos frequentes em espécies de
865 habitats fechados do que em habitats abertos. Dentre os poucos estudos que tratam da
866 influência do ambiente sobre a diferenciação de traços acústicos de anuros, ainda não havia
867 sido encontrada nenhuma relação entre o habitat e o número de notas por canto (Erdtman and
868 Lima 2013) como demonstrado no presente estudo. Além disso, nós usamos uma
869 representação quantitativa da estrutura da vegetação para identificar uma resposta do canto de
870 *Allobates* sp. sobre a pressão do meio ambiente em uma escala fina já que a representação
871 qualitativa de tipos de habitats não é adequada (Boncoraglio and Saino 2007; Erdtman and
872 Lima 2013). Aliás nem todos os parâmetros representam a floresta da mesma forma, por isso
873 é interessante que para a descrição quantitativa do ambiente, vários parâmetros sejam
874 incluídos nas análises para representar estrutura da vegetação.

875 Como os indivíduos presentes em áreas com maior número de árvores emitem cantos
876 mais curtos, com menor número de notas, acreditamos que possa ser uma estratégia de
877 redução do gasto energético, já que as reverberações são mais severas em áreas com alta

878densidade de árvores e os intervalos entre notas podem tornar-se indistintos por estes efeitos
879(Wells 2007). Além disso, este “preenchimento” dos intervalos silenciosos por reverberação
880poderia prejudicar o reconhecimento de padrões de canto com base na percepção da estrutura
881temporal da chamada (Kuczynski 2010) e isto seria mais um motivo para estes cantos mais
882curtos serem mais facilmente percebidos pelos receptores, especialmente porque os indivíduos
883de *Allobates* sp. emitem cantos muito próximos ao chão, que degradam mais facilmente do
884que cantos que são emitidos em alturas mais elevadas do solo (Wells 2007).

885 Há um efeito da distância geográfica sobre a diferenciação dos traços acústicos da
886espécie. Diferentemente dos outros trabalhos, a amostragem foi realizada dentro de um único
887interflúvio, não tendo portanto, variações no canto devido à efeitos biogeográficos já que não
888há nenhum grande rio cortando a área de amostragem. A variação geográfica em cantos de
889anúncio pode surgir devido a pressões seletivas exclusivas para a área geográfica ocupada
890pela população (Littlejohn 1988; Coyne and Orr 2004). As diferenças das propriedades de
891transmissão do som dependentes do habitat podem levar à divergência de sinais acústicos
892entre populações de uma espécie e essa diferenciação intraespecífica pode se desenvolver
893principalmente se a distribuição da espécie abrange vários habitats onde as propriedades de
894transmissão do som selecionam diferentes propriedades acústicas (Slabbekoorn 2002; Parris
895and McCarthy 2013). Como sabe-se que existe grande variação ambiental na transmissão de
896sinal dentro de micro-habitats contíguos (Boch and de La Riva 2004), acredita-se que
897*Allobates* sp. tenham diferenciação no canto porque o ambiente local esteja representando
898uma força seletiva para diferenciação dos sinais acústicos.

899 Com aumento do número de espécies e indivíduos emitindo sons em frequências
900sobrepostas, haverá inevitavelmente um decréscimo nas chances de a comunicação acústica
901ser efetiva. No entanto, para evitar os efeitos da competição acústica, o nicho acústico

902 costuma ser partilhado entre as espécies (Schmidt 2013). Nossos dados demonstram isso. Os
903 cantos presentes nas gravações das áreas amostradas praticamente não sobrepõem em
904 frequência. No entanto a espécie congênica *Allobates caeruleodactylus*, tem cantos que se
905 sobrepõem espectralmente aos da espécie-alvo e assim como *Allobates* sp., a espécie é
906 habitante de floresta, ocorre na mesma área, tem atividade reprodutiva durante a estação
907 chuvosa e inclui repertório vocal para atração de fêmeas e defesa de territórios (Lima et al
908 2002). Por isso, era esperado que a presença da espécie se associasse a padrões de divergência
909 do canto de *A. sp.* nos limites e amplitude espectrais de seus sinais. Mas foi observado que a
910 presença de *A. caeruleodactylus* não tem efeito sobre os sinais acústicos de *Allobates* sp.,
911 muito provavelmente porque estas espécies já competiram no passado e atualmente partilham
912 o espaço acústico de maneira a maximizar a comunicação efetiva.

913 Normalmente as variáveis espectrais de cantos de anuros são influenciadas pelo tamanho
914 corpóreo dos indivíduos. Há uma tendência que machos maiores emitam cantos com
915 frequências mais baixas do que machos menores (Lougheed 2006). Mais especificamente, a
916 frequência dominante costuma estar correlacionada com o tamanho do corpo, seja em
917 comparações intra ou interespecíficas (Gerhardt 1996). Para espécies diurnas do gênero
918 *Allobates* como *A. femoralis*, *A. masniger*, *A. nidicola* e *A. paleovarzensis* as características
919 espectrais do canto são afetadas pelo tamanho do corpo, o que não acontece com a espécie
920 estudada. Surpreendentemente, não foi detectada variação espectral significativamente
921 correlacionada com o comprimento rostro-uróstilo dos indivíduos amostrados

922 Em anuros, que são animais ectotérmicos, a temperatura deve influenciar os atributos
923 de sinais acústicos controlados pelo sistema neuromuscular (Gerhardt and Huber 2002), já que
924 a emissão de som só é possível pela contração de músculos que forçam a passagem do ar dos
925 pulmões para laringe (Prestwich 1994). É conhecida uma correlação positiva entre a taxa de

926repetição do canto e a temperatura ambiental, considerando que existe uma correlação
927negativa entre a temperatura e a duração do canto (Richard 1959). Trabalhos com outras
928espécies do gênero *Allobates* apontam para uma forte correlação da temperatura ambiental
929com as características temporais dos cantos de anúncio e algumas espécies, como *A. masniger*
930e *A. nidicola*, ainda apresentam alguma diferenciação em caracteres espectrais induzida pela
931temperatura do ar. No entanto, a temperatura ambiental durante o período de amostragem teve
932pequena amplitude de variação o que provavelmente não foi suficiente para desencadear
933diferenciação nos cantos da espécie estudada.

934 Como esperado, as características temporais dos cantos da espécie estudada
935apresentaram maiores coeficientes de variação do que as características espectrais já que as
936características do canto de anúncio relacionadas com características morfológicas, como as
937frequências, são evolutivamente mais conservativas do que aquelas relacionadas às
938características comportamentais ou fisiológicas, como os aspectos temporais dos cantos
939(Cocroft and Ryan 1995). O tamanho do corpo dos anuros indiretamente serve como uma
940restrição geral sobre a evolução da frequência de chamada (Gerhardt 1996; Boch and de La
941Riva 2004) e como a espécie estudada apresentou pouquíssima variação em tamanho, muito
942provavelmente, isso seria mais uma restrição para a diferenciação espectral dos cantos. Além
943disso, há uma tendência que componentes mais curtos do canto apresentem menores
944coeficientes de variação que componentes mais longos (Gerhardt and Huber 2002). Segundo
945Gerhardt (1991), as características espectrais participam do processo de reconhecimento
946específico e apresentam baixa variabilidade intra e interindividual enquanto que as
947características temporais apresentam alta variabilidade intra e interindividual, estando
948associadas ao processo de escolha sexual.

949 Este foi o primeiro estudo a revelar uma relação direta entre variações contínuas na
950 estrutura florestal e características específicas dos sinais acústicos em anuro Amazônico.
951 Como ainda não há um consenso sobre como o ambiente afeta as características de outros
952 organismos que utilizam a comunicação acústica é muito importante que os habitats sejam
953 mantidos e que haja repositórios de dados ecológicos para que futuros estudos demonstrem os
954 caminhos da evolução dos sinais acústicos animais.

955

956 **Agradecimentos.** À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM)
957 pelo financiamento da coleta de dados através de recursos do PRONEX Ed. 003/2009 –
958 FAPEAM/CNPq - Proc. 586/10 PRONEX a Albertina P. Lima. À Fundação também pela
959 infra-estrutura de campo, através de recursos do PRONEX FAPEAM/CNPq 2006 à William
960 E. Magnusson. Ao Centro Integrado de Estudos da Biodiversidade Amazônica (INCT–
961 CENBAM) pelo apoio logístico em campo. Nós agradecemos ao Guilherme Zamarian
962 Rezende e a Moisés Silva pelo apoio em campo. ESF agradece FAPEAM pela concessão da
963 bolsa de Mestrado. PIS agradece CNPq pela concessão da bolsa de pós-doutorado (proj.
964 401327/2012-4, prog. Ciência Sem Fronteiras).

965

966

967

968

969

970 **Referências**

971 Amézquita A, Hödl W, Lima AP, Castellanos L, Erdtmann L, Araújo MC (2006) Masking
972 interference and the evolution of the acoustic communication system in the Amazonian
973 dendrobatid frog *Allobates femoralis*. *Evolution* 60: 1874-1887.

974

975 Amézquita A, Lima AP, Jehle R, Castellanos L, Ramos O, Crawford AJ, Gasser H, Hödl W
976 (2009) Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic
977 variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biological Journal of the Linnean
978 Society* 98: 826-838

979

980 Angulo A, Reichle S (2008) Acoustic signals, species diagnosis, and species concepts: the
981 case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the
982 Chapare region, Bolivia. — *Zoological Journal of the Linnean Society* 152: 59-77.

983

984 Barker NK (2008) Bird song structure and transmission in the Neotropics: trends, methods
985 and future directions. *Ornitología Neotropical* 19, 175-199.

986

987 Barrio-Amorós CL, Santos JC, Jovanovic O (2010) A new dendrobatid frog (Anura:
988 Dendrobatidae: *Anomaloglossus*) from the Orinoquian rainforest, southern Venezuela.
989 *Zootaxa* 2413:37-50.

990

991 Bernal XE, Rand AS, Ryan MJ (2006) Acoustic preferences and localization performance of
992 blood-sucking flies (*Corethrella Coquillett*). *Behavioral Ecology* 17, 709-415 715.

993

994Boncoraglio G, Saino N (2007) Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-
995analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology* 21: 134-
996142.

997

998Brasil (1978) Projeto RADAMBRASIL. Folha SB.20 Purus; geologia, geomorfologia,
999pedologia, vegetação e uso potencial da terra. Departamento Nacional de Produção Mineral.
1000Volume 17. P.256.

1001

1002Brown JL, Morales V, Summers K (2009) Home range size and location in relation to
1003reproductive resources in poison frogs: a Monte Carlo approach using GIS data. — *Animal*
1004*Behaviour* 77: 547-554.

1005

1006Brown T J, Handford P (2003) Why birds sing at dawn: the role of consistent song
1007transmission. *Ibis* 145: 120–129.

1008

1009Charif RA, Waack AM, Strickman, LM (2008) Raven Pro 1.3 user's manual. Cornell
1010Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.

1011

1012Duellman WE, Trueb L (1994). *Biology of Amphibians*. — McGraw-Hill, New York, NY.

1013Erdtmann LK, Lima AP (2013) Environmental effects on anuran call design: what we know
1014and what we need to know. *Ethology Ecology & Evolution*.

1015Ey E, Fischer J (2009) The “acoustic adaptation hypothesis” – a review of the evidence from
1016birds, anurans & mammals. *Bioacoustics* 19(1-2): 21-48

1017Fearnside PM, Graça PMLA (2006) BR-319: Brazil’s Manaus-Porto Velho highway and the
1018potential impact of linking the arc of deforestation to central Amazonia. *Environ Manage* 38:
1019705-716.

1020

1021Forrest TG (1994) From sender to receiver: propagation and environmental effects on 316
1022acoustic signals. *American Zoologist* 34: 644-654.

1023

1024Forti LR, Strussmann C, Mott T (2010) Acoustic communication and vocalization
1025microhabitat in *Ameerega braccata* (Steindachner, 1864) (Anura, Dendrobatidae) from
1026Midwestern Brazil. *Braz. J. Biol.*, v. 70, n. 1. ([http://www.scielo.br/scielo.php?](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-9842010000100029&lng=en&nrm=iso)
1027[script=sci_arttext&pid=S1519-9842010000100029&lng=en&nrm=iso](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-9842010000100029&lng=en&nrm=iso)). Acesso em
102823/07/2012.

1029

1030Fouquet A, Gilles A, Vences M, Marty C, Blanc M, Gemmell NJ (2007) Underestimation of
1031species richness in Neotropical frogs revealed by mtDNA analyses *Plos One* 10, 1-10.

1032

1033Geange SW, Pledger S, Burns KC, Shima JS (2011) A Unified Analysis of Niche Overlap
1034Incorporating Data of Different Types. *Methods in Ecology and Evolution* 2:175-184.

1035

1036Gerhardt HC (1991) Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria.
1037*Anim Behav* 42:615–635

1038

1039Gerhardt HC, Huber F (2002) Acoustic communication in insects and anurans: common
1040problems and diverse solutions. The University of Chicago Press, Chicago, 2002, 531p.

1041

1042Grant T, Frost DR, Caldwell JP, Gagliardo R, Haddad CFB, Kok PJR, Means DB, Noonan

1043BP, Schargel WE, Wheeler WC (2006) Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and

1044their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American

1045Museum of Natural History 299: 6-262.

1046

1047Hödl W, Amézquita A, Narins PM (2004) The role of call frequency and the auditory papillae

1048in phonotactic behavior in male Dart-poison frogs *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae). J

1049Comp. Physiol. A 190:823–829.

1050

1051Irwin DE, Thimgan MP, Irwin JH (2008) Call divergence is correlated with geographic and

1052genetic distance in greenishwarblers (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity

1053in signal evolution? Journal of Evolutionary Biology 21:435–448.

1054

1055Kaefer IL, Lima AP (2012) Sexual signals of the Amazonian frog *Allobates paleovarzensis*:

1056geographic variation and stereotypy of acoustic traits. Behaviour 149(1):15–33

1057

1058Kaefer IL, Tsuji-Nishikido BM, Lima AP (2012) Beyond the river: underlying determinants

1059of population acoustic signal variability in Amazonian direct-developing *Allobates* (Anura:

1060Dendrobatoidea). Acta Ethologica, 15, 187–194.

1061

1062Kisel Y, Barraclough TG (2010) Speciation has a spatial scale that depends on levels of gene
1063flow. *American Naturalist* 175(3): 316–334

1064

1065Kok PJR, Ernst R (2007) A new species of *Allobates* (Anura: Aromobatidae: Allobatinae)
1066exhibiting a novel reproductive behaviour. *Zootaxa* 1555: 21-38

1067Kuczynski MC, Velez A, Schwartz JJ, Bee MA (2010) Sound transmission and the
1068recognition of temporally degraded sexual advertisement signals in Cope's gray treefrog
1069(*Hyla chrysoscelis*). *J Exp Biol* 213: 2840–2850

1070

1071Lima AP, Sanchez DEA, Souza JRD (2007) A new Amazonian specie of the frogs genus
1072*Colostethus* (Dendrobatidae) that lays its eggs on undersides of leaves. *Copeia* 2007:114-122.

1073

1074Lougheed SC, Austin JD, Bogart JP, Boag PT, Chek AA (2006) Multicharacter perspectives
1075on the evolution of intraspecific differentiation in a neotropical hyliid frog. *BMC Evolutionary*
1076*Biology* 6: 1471-2148

1077

1078Magnusson WE, Lima AP, Luizao R, Luizao F, Costa FRC, Castilho CV, Kinupp VF (2005)
1079RAPELD: A modification of the Gentry method for biodiversity srveys in long-tern
1080ecological research sites. *Biota Neotropica* 5: 1-6.

1081

1082Narins PM, Zelick RD (1988) The effects of noise on auditory processing and behavior in
1083amphibians. *BioScience* 51: 933-938.

1084

- 1085Naugler CT, Ratcliffe L (1994) Character release in bird song: a test of the acoustic
1086competition hypothesis using American tree sparrow *Spizella arborea*. *J Avian Biol* 25: 142-
1087148.
- 1088
- 1089Nemeth E, Winkler H, Dabelsteen T (2001) Differential degradation of antbird songs in a
1090Neotropical rainforest: adaptation to perch height? *Journal of the Acoustical Society of*
1091*America* 110, 3263–3274.
- 1092
- 1093Páez VP, Bock BC, Rand AS (1993) Inhibition of evoked calling of *Dendrobates pumilio* due
1094to acoustic interference from cicada calling. *Biotropica* 25(2):242-245.
- 1095
- 1096Pröhl H, Hagemann S, Karsch J, Höbel G (2007) Geographic variation in male sexual signals
1097in Strawberry Poison Frogs (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 113:825–837
- 1098
- 1099Ryan MJ (1988) Energy, calling, and selection. *American Zoologist* 28: 885-898.
- 1100
- 1101Ryan MJ, Wilczynski W (1991) Evolution of intraspecific variation in the advertisement call
1102of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 44:
1103249-271.
- 1104
- 1105Santos JC, Coloma LA, Summers K, Caldwell JP, Ree R, Cannatella DC (2009) Amazonian
1106amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *Plos Biol* 7:
1107e1000056.
- 1108

1109Schmidt AKD, Römer H, Riede K (2013) Spectral niche segregation and community

1110organization in a tropical cricket assemblage. *Behavior Ecology* 24(2):470 – 480.

1111

1112Schulte LM, Lötters S (2013) The power of the seasons: rainfall triggers parental care in

1113poison frogs. *Evol Ecology*

1114

1115Simões PI, Lima AP, Magnusson WE, Hödl W, Amézquita A (2008) Acoustic and

1116morphological differentiation in the frog *Allobates femoralis*: Relationships with the upper

1117Madeira River and other potential geological barriers. *Biotropica* 40(5): 607– 614.

1118

1119Tese Schiatti J (2013) Interações entre floresta, chuva e solo em áreas com lençol freático

1120superficial na Amazônia Central. Tese, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 144 p.

1121

1122Verdade VK, Rodrigues MT (2007) Taxonomic review of *Allobates* (Anura, Aromobatidae)

1123from the Atlantic forest, Brazil. *Journal of Herpetology* 41: 566–580.

1124

1125Ximenes AC (2008) Mapas auto-organizáveis para a identificação de ecorregiões no

1126interflúvio Madeira-Purus: uma abordagem da biogeografia ecológica. Master thesis. Instituto

1127Nacional de Pesquisas Espaciais: São José dos Campos.

1128

1129Wells KD (2007) The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press,

1130Chicago 1148p.

1131

1132Wiley RH, Richards DG (1982) signal detection. Adaptations for acoustic communication in
1133birds: sound propagation and signal detection. In Kroodsma DE, Miller EH (eds.). Acoustic
1134communication in birds. Volume 1. Academic Press, New York.

1135

1136Wilkinson L (2007) SYSTAT: the system for statistics. — SYSTAT, Evanston, IL.

1137

1138Ziegler L, Arim M, Narins PM (2011) Linking amphibian call structure to the environment:
1139the interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. Behavioral Ecology 22:
1140520-526.

1141

1142

1143

1144

1145

1146

1147

1148

1149

1150

1151

1152

1153

1154

1155

1156

1157

1158

1159

1160

1161

1162

1163 **Tabela 1.** Descrição das variáveis coletadas em cada módulo de amostragem.

1164

	Módulo	Latitude	Longitude	N Parcelas	N Indivíduos Gravados	Área Basal	Total Árvores
1165	M2	-3.687508	-60.331696	5	29	28.13	4197
1166	M3	-4.133011	-60.735975	2	12	28.65	7726
1167	M4	-4.383405	-60.943185	3	20	33.37	9091
1168	M5	-4.609644	-61.250088	5	22	37.19	8257
1169	M7	-5.272130	-61.938101	5	22	30.93	5788
1170	M8	-5.629281	-62.193704	3	16	33.46	5725
	M9	-5.959575	-62.497573	3	19	32.53	5725
1171	M10	-6.571935	-62.938252	4	19	32.30	6980
1172	M11	-7.202951	-63.125171	5	27	28.02	4676

1173

1174

1175

1176

1177

1178

1179 **Tabela 2.** Descrição dos parâmetros acústicos calculados à partir dos valores médios de 186
1180 machos de *Allobates* sp.

Trait	Mean	SD	CV	Type
NN	4.41	1.36	32.16	Dynamic
ISC	31.64	9.94	32.04	Dynamic
ISN1	0.14	0.03	20.77	Dynamic
DN1	0.05	0.01	12.17	Dynamic
DC	0.72	0.24	34.19	Dynamic
FBN1	5104.37	141.30	2.76	Static
FAN1	6171.14	175.24	2.84	Static
FMN1	5705.04	229.05	4.01	Static
FBC	4989.38	150.91	3.02	Static
FAC	6237.65	206.31	3.30	Static
FMC	5692.33	241.81	4.25	Static

1181

1182

1183

1184

1185

1186

1187

1188

1189

1190

1191 **Tabela 3.** Pesos (“loadings”) das variáveis acústicas temporais e espectrais nos três primeiros
 1192 componentes da Análise de Componentes Principais realizada para as médias individuais das
 1193 variáveis acústicas de *Allobates* sp.

Variável	Tipo de Variável	"Loadings"		
		CP - I	CP - II	CP - III
NN	Temporal	0,29	-0,66	-0,657
ISC	Temporal	0,351	0,496	-0,397
DN1	Temporal	-0,086	0,829	-0,405
ISN1	Temporal	0,045	0,882	-0,148
DC	Temporal	0,405	-0,347	-0,818
FBN1	Espectral	0,889	-0,297	0,194
FAN1	Espectral	0,903	0,309	0,049
FMN1	Espectral	0,898	0,144	0,078
FBC	Espectral	0,861	-0,379	0,174
FAC	Espectral	0,843	0,248	0,073
FMC	Espectral	0,918	0,176	0,146
<i>"Eigenvalues"</i>		5,087	2,707	1,548
% da Variação Explicada		46,249	24,609	14,069

1194

1195

1196

1197

1198

1199

1200

1201

1202

1203**Figura 1.** Foto de macho de *Allobates* sp. vocalizando. Fonte: Pedro Ivo Simões.

1204

1205**Figura 2.** Representação gráfica dos cantos de anúncio de *Allobates* sp. (A) e (B) são
1206oscilogramas representando dois cantos de anúncio de um macho de *Allobates* sp. separados
1207por intervalo de silêncio. (C) e (D) são oscilogramas mostrando as notas de um mesmo canto
1208ampliado. Os registros foram gravados à temperatura de 25.2°C.

1209

1210**Figura 3.** Distribuição geográfica dos locais de amostragem na Amazônia Ocidental. +
1211representam os sítios de coleta do interflúvio Purus-Madeira ao longo da BR-319, Estado
1212Amazonas, Brasil.

1213

1214**Figura 4.** Variação nos traços acústicos de *Allobates* sp.

1215

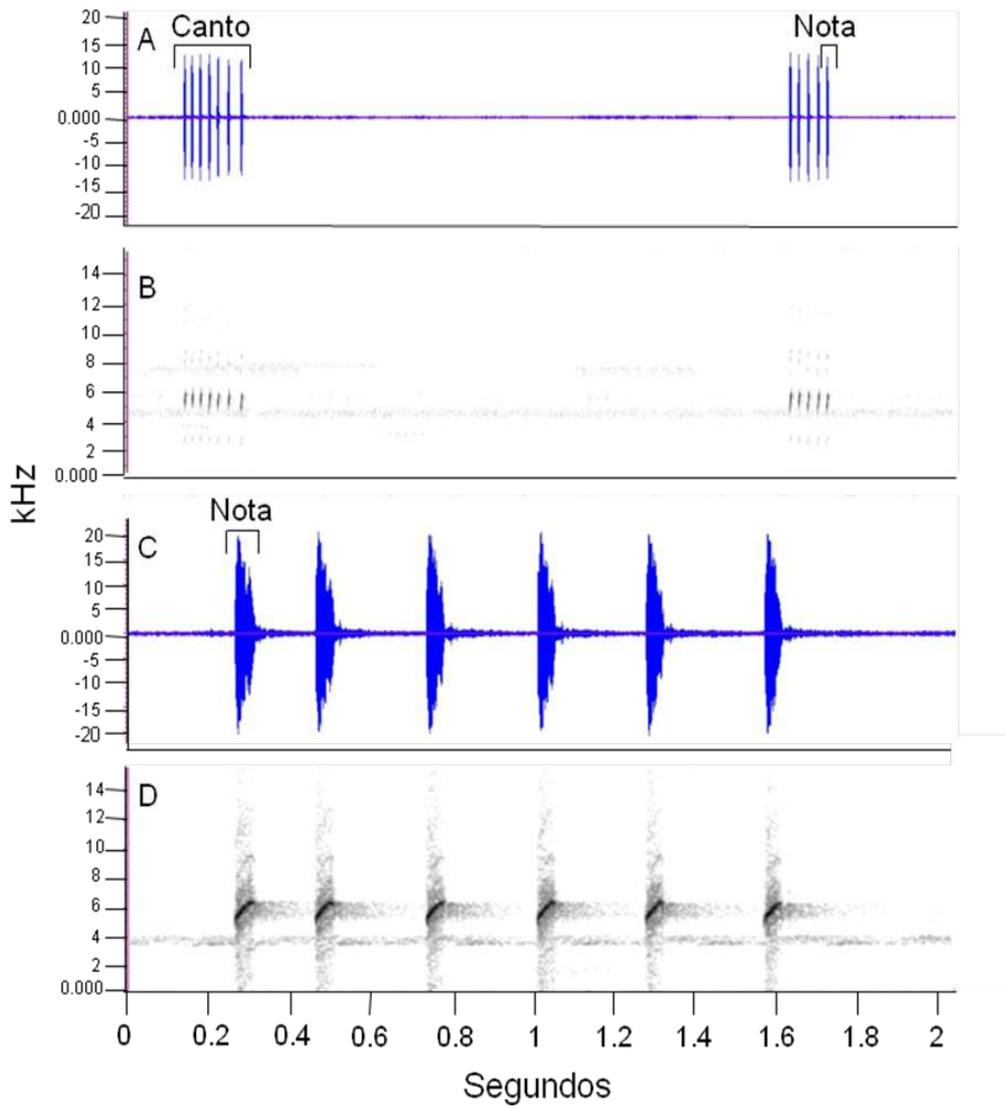
1216**Figura 5.** Em cada sítio de amostragem estão respresentados: (a) os valores de área basal de
1217árvores acima de 1cm, (b) número de árvores e (c) a duração média, em segundos, dos cantos
1218de *Allobates* sp.

1219

1220**Figura 6.** Valores médios das características espectrais de *Allobates* sp. na ausência e na
1221presença de *Allobates caeruleodactylus* nos sítios de amostragem.



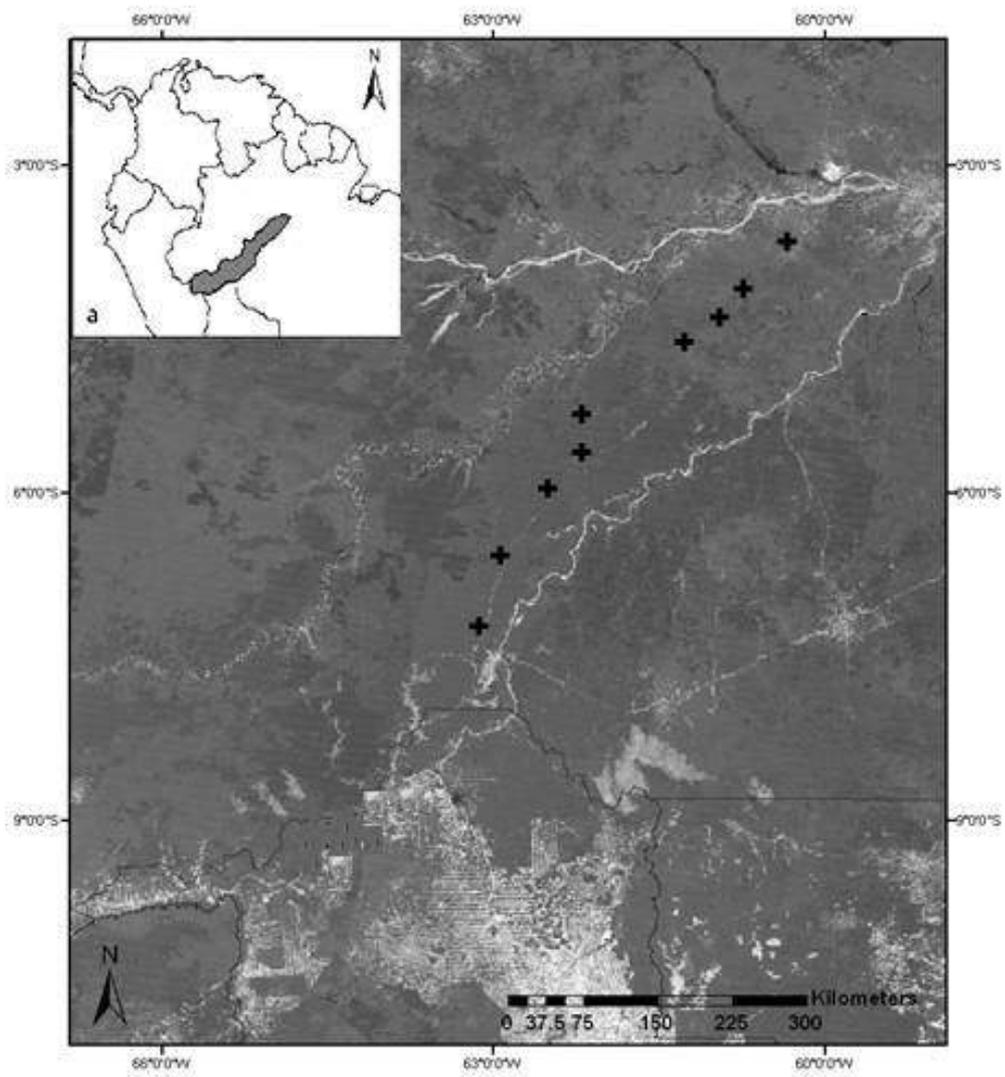
1222



1223

1224

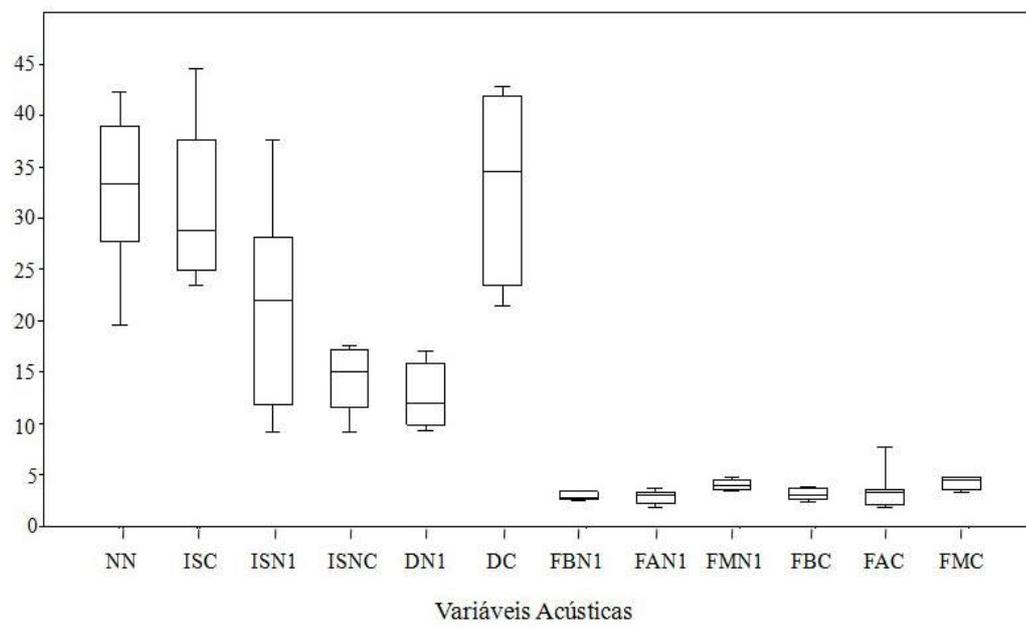
1225



1226

1227

1228



1229

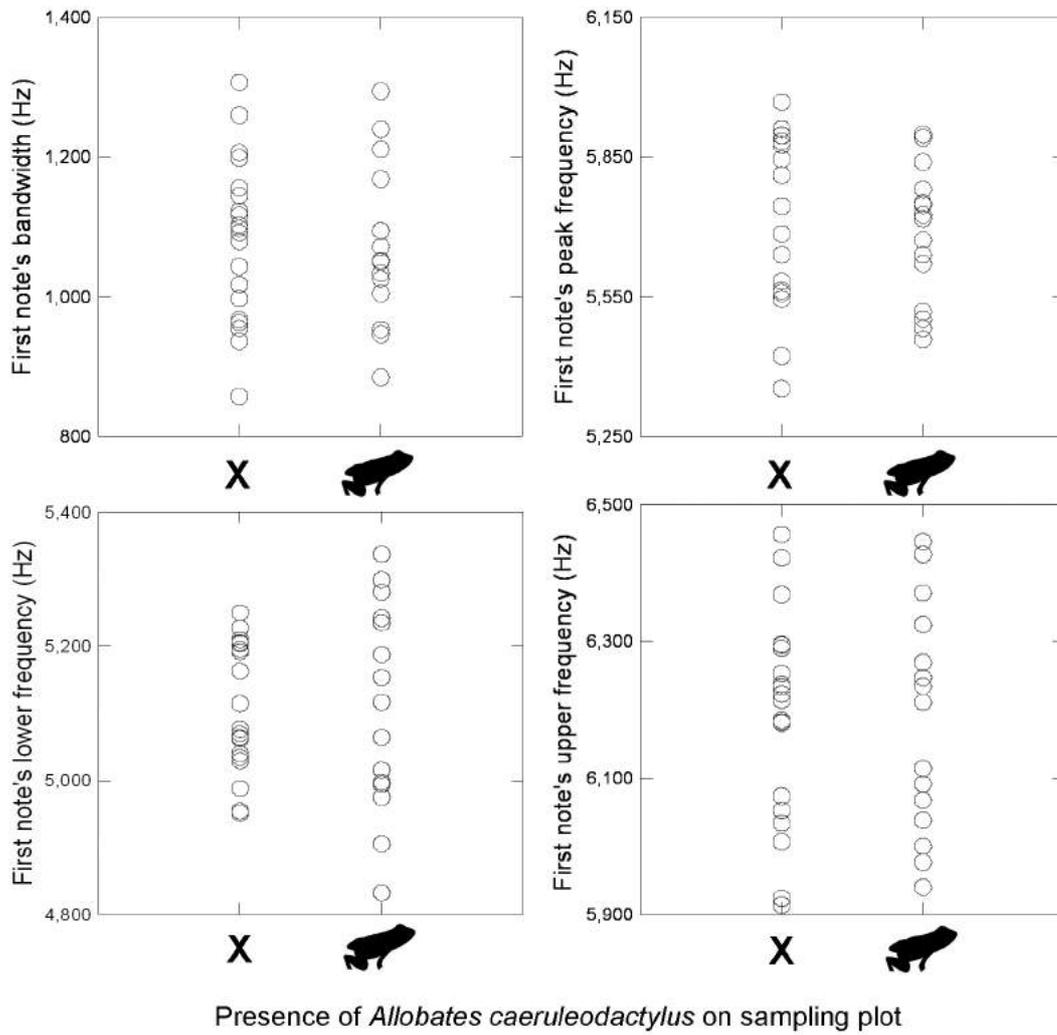
1230

1231

1232

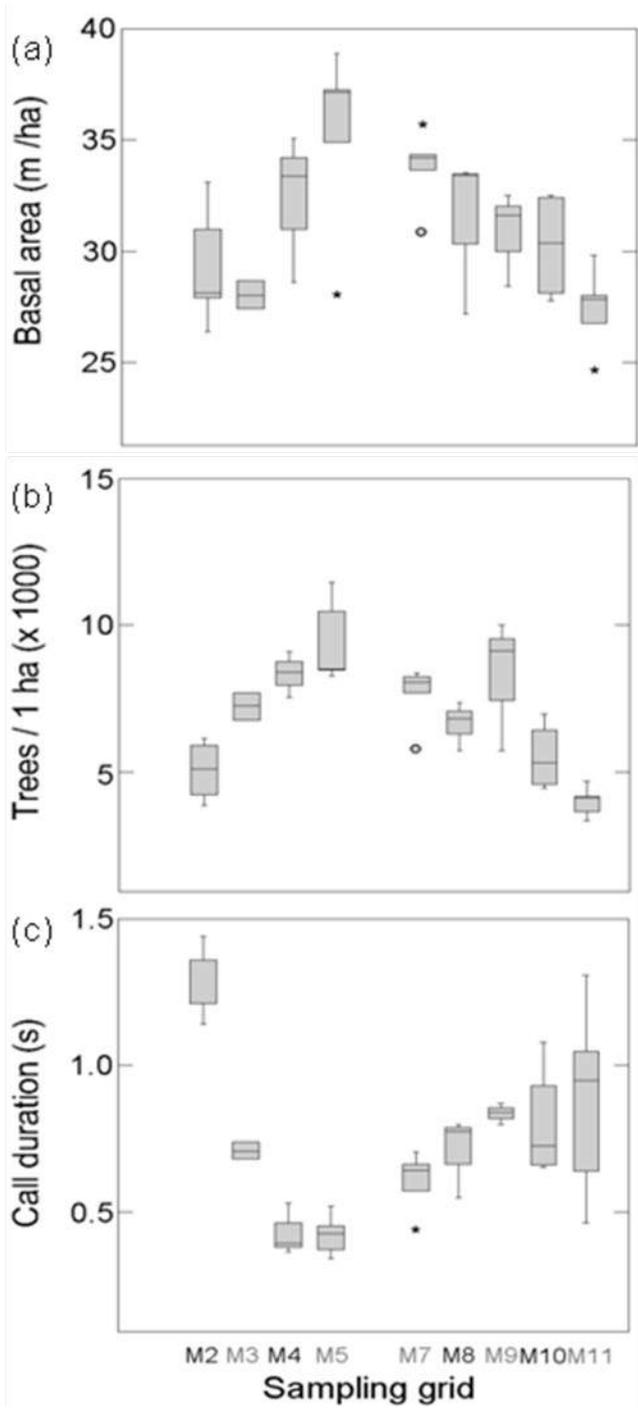
1233

1234



1235

1236



1237
1238
1239
1240
1241

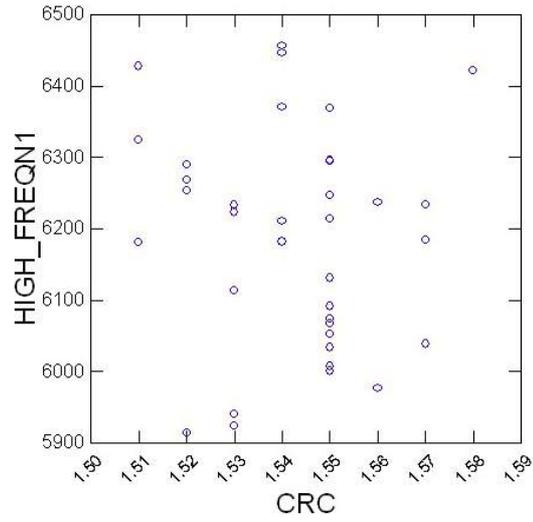
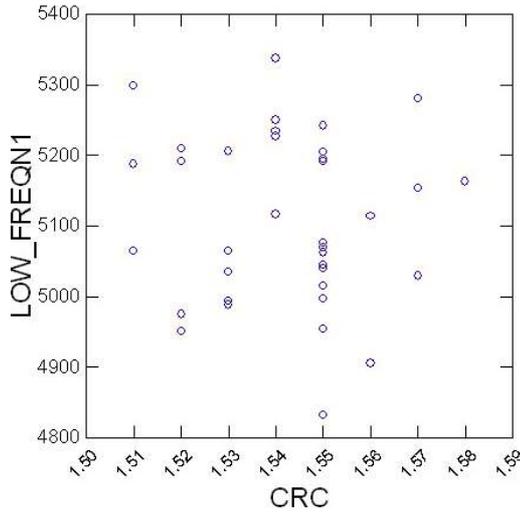
1242

1243 **Material Suplementar**

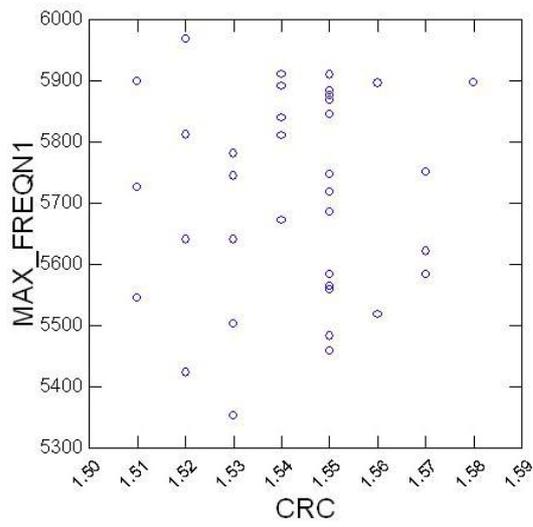
1244 **Apêndice 1.** Relação entre comprimento rostro cloacal dos machos de *Allobates* sp. e as
1245 características espectrais dos sinais acústicos dos respectivos indivíduos gravados.

1246

1247 **Apêndice 2.** Relação entre a temperatura do ar (°C) aferida no momento da gravação dos
1248 cantos de *allobates* sp. e as características temporais dos sinais acústicos dos respectivos
1249 indivíduos gravados.



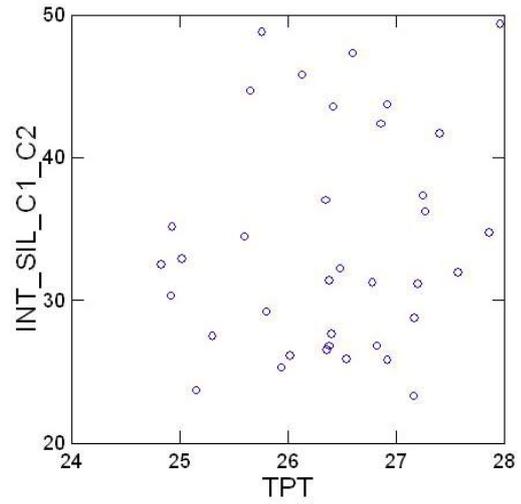
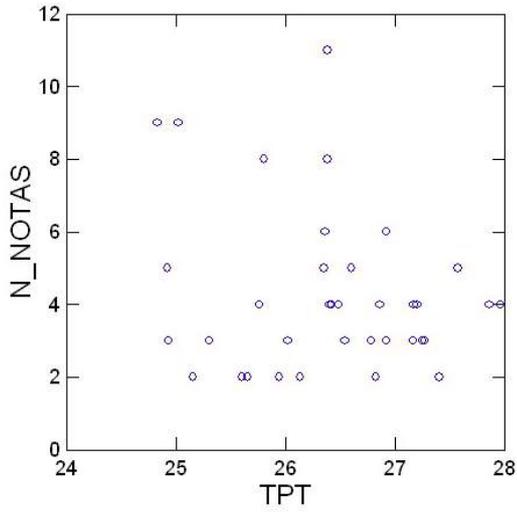
1250



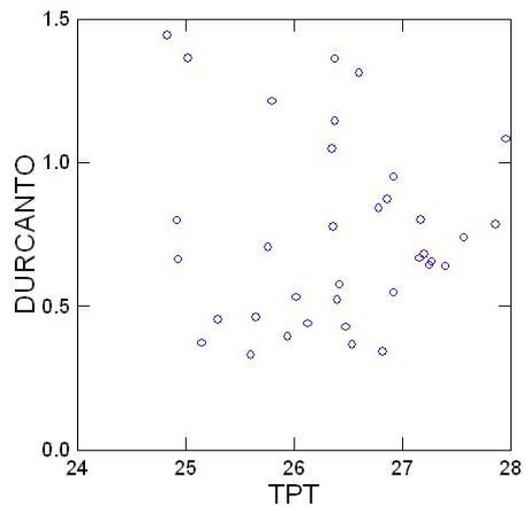
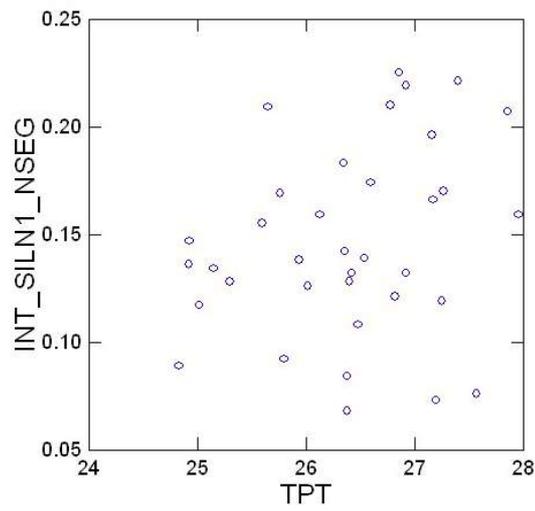
1251

1252

1253



1254



1255

1256

1257

1258

1259

1260**Apêndice 3.** Valores médios das características espectrais dos três cantos analisados de cada
1261morfotipo de sinal acústico encontrado nos sítios de amostragem e as respectivas localizações
1262que estes morfotipos foram gravados.

Tipo de Som	Módulo	Parcela	LOW_FREQ	HIGH_FREQ	MAX_FREQ	Bandwidth
1	M1	M1_TN_1500	2439.20	2891.87	2691.67	452.67
1	M2	M2_TN_500	2411.82	2945.02	2691.67	533.20
1	M2	M2_TN_2500	2469.30	2946.13	2698.87	476.83
1	M2	M2_TN_3500	2489.34	2940.98	2691.66	451.64
1	M2	M2_TN_4500	2294.67	2899.87	2619.90	605.20
1	M11	M11_TN_2500	2508.82	2968.18	2752.65	459.37
2	M1	M1_TN_1500	1810.87	5195.40	4536.30	3384.53
2	M2	M2_TN_1500	1744.90	4903.53	4371.20	3158.63
2	M2	M2_TN_3500	1843.62	4969.94	4469.32	3126.32
2	M5	M5_TN_1500	1903.64	5178.32	4487.52	3274.68
2	M7	M7_TS_3500	1804.22	5306.93	4579.40	3502.72

2	M8	M8_TS_500	1907.87	5213.67	4486.10	3305.80
2	M8	M8_TS_1500	1895.52	5145.70	4562.63	3250.18
2	M9	M9_TS_1500	1934.00	5143.72	3974.08	3209.72
2	M10	M10_TS_3500	1942.10	5431.30	4816.27	3489.20
2	M11	M11_TN_2500	1988.27	5497.83	4902.38	3509.57
3	M2	M2_TN_500	7794.40	8364.97	8092.93	570.57
3	M2	M2_TN_1500	7596.40	8376.00	8046.23	779.60
3	M2	M2_TN_2500	7797.70	8318.85	8085.75	521.15
3	M2	M2_TN_4500	7609.00	8308.57	8010.40	699.57
3	M3	M3_TS_500	7576.93	8123.37	7773.50	546.43
3	M4	M4_TN_3500	8131.72	8755.28	8494.82	623.57
3	M4	M4_TN_(-)500	7444.20	8358.90	8053.40	914.70
3	M4	M4_TN_500	7913.52	8407.08	8171.85	493.57
3	M5	M5_TN_(-)500	7888.37	8673.33	8390.77	784.97
3	M5	M5_TN_500	8184.60	8818.63	8469.72	634.03
3	M5	M5_TN_1500	7678.97	8030.63	7838.10	351.67
3	M5	M5_TN_3500	7881.10	8562.13	8340.50	681.03
3	M7	M7_TS_500	7647.87	8334.43	8053.43	686.57
3	M7	M7_TS_3500	7846.30	8484.85	8193.35	638.55
3	M7	M7_TS_4500	7700.97	8392.33	8010.40	691.37
3	M8	M8_TS_1500	7661.55	8377.32	8035.50	715.77
3	M8	M8_TS_4500	7687.70	8470.77	8053.47	783.07
3	M9	M9_TS_1500	7823.92	8589.27	8189.80	765.35
3	M10	M10_TS_500	8113.07	8787.07	8476.87	674.00
3	M10	M10_TS_1500	7667.10	8258.00	8017.57	590.90
3	M10	M10_TS_3500	7443.87	8214.30	7909.87	770.43
3	M11	M11_TN_500	7750.28	8468.47	8236.43	718.18
3	M11	M11_TN_2500	7787.67	8407.40	8082.12	619.73
3	M11	M11_TN_4500	7718.40	8439.65	8053.43	721.25
6	M2	M2_TN_500	9790.24	10227.14	10004.30	436.90
6	M2	M2_TN_1500	9267.78	9982.07	9639.68	714.28
6	M2	M2_TN_2500	9210.40	9596.60	9453.10	386.20

6	M2	M2_TN_3500	8484.13	9103.67	8799.90	619.53
6	M3	M3_TS_3500	9062.27	9751.17	9374.10	688.90
6	M4	M4_TN_(-)500	8998.27	9505.57	9244.90	507.30
6	M4	M4_TN_500	9187.50	9706.50	9431.50	519.00
6	M5	M5_TN_(-)500	8750.50	9241.20	8957.80	490.70
6	M7	M7_TS_500	9333.93	9933.43	9646.87	599.50
6	M7	M7_TS_1500	9110.50	9594.73	9395.67	484.23
6	M8	M8_TS_4500	9322.53	9969.90	9639.70	647.37
6	M9	M9_TS_(-)500	8686.53	9212.73	8929.10	526.20
6	M9	M9_TS_500	8870.30	9526.53	9205.41	656.23
6	M9	M9_TS_1500	9538.93	9989.92	9750.93	450.98
6	M9	M9_TS_3500	9364.20	9762.50	9582.30	398.30
6	M10	M10_TS_1500	9264.20	9743.80	9510.47	479.60
6	M10	M10_TS_2500	9099.65	9570.88	9329.28	471.22
6	M10	M10_TS_3500	9664.48	10227.82	9944.75	563.33
6	M11	M11_TN_500	9340.57	9772.07	9539.20	431.50
6	M11	M11_TN_1500	9151.50	9687.60	9410.00	536.10
6	M11	M11_TN_4500	9418.22	10032.67	9745.56	614.45
7	M2	M2_TN_500	6890.70	7329.27	7127.50	438.57
7	M2	M2_TN_2500	6709.52	7260.93	7019.85	551.42
7	M2	M2_TN_3500	6621.86	7368.93	6992.93	747.07
7	M2	M2_TN_4500	6804.63	7486.90	7156.23	682.27
7	M3	M3_TS_500	6817.25	7273.60	7073.67	456.35
7	M3	M3_TS_3500	6809.77	7207.88	6998.30	398.12
7	M4	M4_TN_(-)500	6456.40	6990.77	6754.27	534.37
7	M4	M4_TN_500	6761.80	7162.33	6998.30	400.53
7	M5	M5_TN_1500	6903.67	7578.52	7281.83	674.85
7	M5	M5_TN_3500	6638.08	7426.60	7116.73	788.52
7	M7	M7_TS_500	6753.93	7316.13	7012.63	562.20
7	M7	M7_TS_3500	6857.13	7519.63	7170.60	662.50
7	M7	M7_TS_4500	6918.27	7666.87	7407.40	748.60
7	M9	M9_TS_500	6434.20	7067.30	6739.90	633.10

7	M9	M9_TS_1500	7221.73	7819.40	7536.63	597.67
7	M9	M9_TS_3500	6610.43	7223.10	6976.77	612.67
7	M10	M10_TS_1500	6684.63	7320.65	7041.40	636.02
7	M10	M10_TS_2500	6969.27	7811.07	7536.63	841.80
7	M10	M10_TS_3500	6918.30	7631.13	7335.67	712.83
7	M11	M11_TN_500	6836.60	7583.60	7306.93	747.00
7	M11	M11_TN_1500	6639.76	7426.40	7174.88	786.64
7	M11	M11_TN_2500	7224.60	7843.27	7558.20	618.67
7	M11	M11_TN_3500	6551.30	7216.65	6912.15	665.35
7	M11	M11_TN_4500	6800.42	7527.59	7180.14	727.17
8	M2	M2_TN_500	6459.90	6846.00	6711.20	386.10
8	M2	M2_TN_1500	6183.00	6831.13	6495.87	648.13
8	M2	M2_TN_3500	6411.63	6791.97	6596.37	380.33
8	M3	M3_TS_500	6049.70	6607.80	6316.43	558.10
8	M3	M3_TS_3500	5791.63	6251.73	6029.30	460.10
8	M4	M4_TN_(-)500	4992.93	6396.30	5900.07	1403.37
8	M4	M4_TN_500	5111.26	6173.94	5753.66	1062.68
8	M5	M5_TN_(-)500	5619.77	6649.60	6215.93	1029.83
8	M5	M5_TN_2500	5474.17	6316.80	5946.75	842.63
8	M5	M5_TN_3500	5765.53	6496.27	6226.68	730.73
8	M8	M8_TS_4500	4945.10	6051.23	5641.70	1106.13
8	M9	M9_TS_(-)500	5184.44	6251.47	5792.44	1067.02
8	M9	M9_TS_500	6084.33	7174.47	6546.10	1090.13
8	M9	M9_TS_1500	4969.45	6506.78	5991.63	1537.33
8	M10	M10_TS_500	5463.70	6269.17	5889.32	805.47
8	M10	M10_TS_1500	5821.13	6491.73	6158.50	670.60
8	M11	M11_TN_500	6029.93	6714.78	6449.23	684.85
10	M4	M4_TN_500	6195.70	6902.40	6589.20	706.70
10	M4	M4_TN_3500	5171.44	6294.64	5811.57	1123.20
10	M7	M7_TS_4500	5165.23	6023.10	5742.20	857.87
10	M9	M9_TS_(-)500	5307.00	6510.67	5864.23	1203.67
10	M10	M10_TS_1500	5966.67	6529.23	6058.03	562.57

10	M10	M10_TS_2500	6251.27	6777.63	6495.87	526.37
15	M1	M1_TN_1500	3931.73	4639.93	4299.43	708.20
15	M2	M2_TN_3500	2758.73	3322.23	3063.10	563.50
15	M3	M2_TN_1500	3125.67	3575.07	3351.97	449.40
15	M7	M7_TS_500	3156.17	3649.67	3423.80	493.50
15	M7	M7_TS_1500	3684.50	4169.05	3951.30	484.55
15	M9	M9_TS_500	4138.60	4707.20	4414.30	568.60
15	M9	M9_TS_1500	3784.35	4300.77	4037.45	516.42
15	M9	M9_TS_3500	3832.64	4414.92	4143.00	582.28
15	M10	M10_TS_500	3796.90	4215.60	4023.12	418.70
15	M10	M10_TS_2500	3807.70	4230.23	4041.07	422.53
15	M11	M11_TN_500	3742.17	4273.97	4041.03	531.80
15	M11	M11_TN_1500	3709.50	4197.03	3976.43	487.53
15	M11	M11_TN_3500	3462.07	4076.70	3786.27	614.63
16	M2	M2_TN_2500	3885.05	4212.50	4069.80	327.45
16	M2	M2_TN_4500	3611.90	4032.50	3847.27	420.60
16	M3	M3_TS_500	3969.17	4712.30	4543.50	743.13
16	M3	M3_TS_3500	4077.40	4706.80	4392.80	629.40
16	M5	M5_TN_2500	4037.65	4520.65	4295.85	483.00
16	M7	M7_TS_3500	3642.95	4394.30	4001.58	751.35
16	M8	M8_TS_4500	3781.93	4238.43	4012.37	456.50
16	M9	M9_TS_500	3653.27	4229.13	3947.73	575.87
16	M9	M9_TS_1500	3505.30	3970.60	3725.20	465.30
16	M9	M9_TS_3500	3648.00	4055.10	3832.90	407.10
16	M11	M11_TN_4500	3458.67	3973.52	3757.52	514.85
18	M2	M2_TN_3500	8512.87	9113.77	8814.25	600.90
18	M3	M3_TS_500	8327.70	8684.30	8484.10	356.60
18	M5	M5_TN_1500	8424.90	9154.40	8649.13	729.50
18	M5	M5_TN_2500	8003.32	9023.78	8566.62	1020.47
18	M8	M8_TS_1500	8099.50	8732.47	8426.63	632.97
18	M9	M9_TS_1500	8148.83	8980.73	8519.93	831.90
18	M11	M11_TN_3500	7845.10	8940.60	8412.30	1095.50

25	M5	M5_TN_3500	6831.23	7367.53	7141.83	536.30
25	M7	M7_TS_3500	6631.20	7350.00	7041.37	718.80
25	M9	M9_TS_500	7257.13	7833.43	7594.07	576.30
25	M9	M9_TS_1500	6910.30	7333.87	7127.50	423.57
25	M10	M10_TS_2500	7319.47	8057.33	7637.10	737.87

1263

1264

1265

1266

1267

1268

1269

1270

1271

1272

1273 Conclusão Geral

1274

1275 Este foi o primeiro estudo a revelar uma relação direta entre variações contínuas na estrutura
1276 florestal e características específicas dos sinais acústicos em um anuro amazônico e, portanto,
1277 nosso trabalho ressalta a importância de repositórios de dados ambientais para possibilitar a
1278 aceleração da pesquisa bioacústica.