

GRADIENTES ALTITUDINAIS: CONCEITOS E IMPLICAÇÕES SOBRE A BIOLOGIA, A DISTRIBUIÇÃO E A CONSERVAÇÃO DOS ANFÍBIOS ANUROS

Carla da Costa Siqueira^{1,2} & Carlos Frederico Duarte Rocha²*

¹ Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Av. Carlos Chagas Filho 373 Bl. A, Cidade Universitária, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 21941-902.

² Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Laboratório de Ecologia de Vertebrados, Rua São Francisco Xavier 524, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 20550-011.

E-mails: carlacsiqueira@yahoo.com.br, cfdrocha@gmail.br

RESUMO

O entendimento dos padrões da riqueza de espécies ao longo de gradientes ambientais tem sido o foco de muitos estudos de ecologia e de biogeografia nas últimas décadas. Dentre estes, a maioria dos casos de distribuição da riqueza de espécies ao longo de gradientes altitudinais mostra uma tendência para um pico de maior riqueza de espécies em altitudes intermediárias ou para um declínio linear da riqueza com o aumento da elevação. Devido à grande diversidade de espécies e por ocuparem uma grande amplitude altitudinal, os anfíbios possuem elevado potencial como organismos modelo para este tipo de estudo. Assim, este trabalho teve o objetivo de verificar o estado atual do conhecimento sobre a biologia, a distribuição e a conservação de anfíbios ao longo de gradientes altitudinais, com base em pesquisas realizadas usando a base de dados do *Web of Science*, *Scielo* e *Google Acadêmico*, bem como nas referências bibliográficas dos artigos encontrados. As implicações de algumas variáveis ambientais (ex. disponibilidade de copos hídricos, temperatura, oxigênio) sobre a biologia dos anfíbios foram discutidas. Foram registrados 30 artigos sobre a distribuição de espécies de anfíbios anuros ao longo de gradientes altitudinais. A maioria dos estudos sobre o tema indica que ocorre diminuição no número de espécies nas altitudes mais elevadas, alguns mostrando a existência de pico de diversidade nas altitudes intermediárias. A maioria dos estudos que testaram o efeito Rapoport mostrou que os anuros tendem a não seguir este padrão. No Brasil, apenas dois estudos consideraram o efeito da altitude sobre a distribuição das espécies de anfíbios. A amplitude altitudinal nesses estudos é restrita, e isso, associado ao efeito de localidades distantes e distintos anos de amostragens, ainda limita a compreensão da distribuição das espécies de anuros ao longo dos gradientes altitudinais no Brasil. De fato, não existem estudos publicados com um desenho experimental delineado para avaliar este tipo de questão para os anuros no Brasil, apesar do grande potencial do país tanto em termos de diversidade de anuros como em termos de disponibilidade de localidades com amplitude altitudinal relativamente elevada.

Palavras-chave: Altitude; Amfíbia; distribuição altitudinal; ecologia; riqueza de espécies.

ABSTRACT

ALTITUDINAL GRADIENTS: CONCEPTS AND IMPLICATIONS ON THE BIOLOGY, THE DISTRIBUTION AND CONSERVATION OF ANURANS. The understanding of the patterns of species richness along environmental gradients has been the focus of many studies of ecology and biogeography in the last decades. Among these, most of the cases of distribution of species richness along altitudinal gradients show a trend for species richness to peak at intermediate altitudes or for a linear decline in richness with increasing elevation. Due to their high diversity of species and the fact that they occupy a wide altitudinal range in the areas where they occur, amphibians have a high potential as model organisms for this type of study. Thus, this study aimed to examine the current state of knowledge on the biology, distribution and conservation of amphibians along altitudinal gradients based on research conducted using the databases of *Web of Science*, *Scielo*, and *Google Scholar*, as well as the reference lists of articles found. The implications of some environmental variables (ex. availability of water bodies, temperature, oxygen) on the biology of amphibians were discussed. We recorded a total of 30 articles on the distribution of species of anuran amphibians along altitudinal gradients. Most studies on the altitudinal distribution of anurans showed that there is a decrease

in the number of species at higher altitudes, with some showing a peak of diversity at intermediate altitudes. Most studies which tested the Rapoport effect showed that anurans do not tend to follow that pattern. In Brazil, only two studies considered the effect of altitude on the distribution of amphibians. The restricted altitudinal range in those studies associated with the effect of distant areas and different years of sampling still limits the understanding of the distribution of anuran species along altitudinal gradients in Brazil. In fact, there is currently no published study with an experimental design designed to evaluate this type of question for anurans in Brazil, despite the great potential of the country both in terms of anuran diversity and in the availability of localities with relatively wide altitudinal range.

Keywords: Altitude; altitudinal distribution; Amphibia; ecology; species richness.

A DISTRIBUIÇÃO DOS ORGANISMOS AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS: COMO A RIQUEZA DE ESPÉCIES VARIA EM FUNÇÃO DA ALTITUDE?

Os organismos estão sujeitos a gradientes ambientais temporais e espaciais que podem limitar a sua distribuição de acordo com a capacidade de ajuste fisiológico (Janzen 1967, Navas 2003). O entendimento desses padrões de mudança na riqueza, na composição e na abundância das espécies ao longo desses gradientes tem sido o foco de muitos estudos de ecologia há mais de meio século (ex. Whittaker 1965, Janzen 1967, Terborgh 1971, Qian *et al.* 2007). De acordo com o princípio de autocorrelação espacial, as condições ambientais variam de uma forma não-aleatória ao longo de gradientes geográficos e locais mais distantes tendem também a ser mais dissimilares (Legendre 1993).

Carl Linnaeus em 1743, Carl Willdenow em 1805 e Alexander von Humboldt em 1849 já haviam reconhecido dois dos principais padrões da biogeografia moderna, os gradientes latitudinais e altitudinais (Lomolino 2001). Segundo Lomolino (2001), Linnaeus conhecia a sucessão de climas, de vegetação e da fauna ao longo de uma vertente montanhosa, enquanto Willdenow atribuiu a distribuição das comunidades vegetais aos fatores climáticos, com base na observação de que há um maior número de espécies de plantas nos climas de temperaturas mais elevadas (Lomolino 2001). Os estudos sobre a distribuição altitudinal das espécies avançaram com o trabalho sobre a zonação de alguns grupos taxonômicos nos Andes, especialmente de plantas (von Humboldt 1849 citado em Lomolino 2001). Portanto, as mudanças não aleatórias nos parâmetros das comunidades (especialmente a riqueza, a composição e as abundâncias) ao longo de gradientes altitudinais têm sido documentadas para os organismos há mais de dois séculos e meio.

Alguns estudos pioneiros mais aprofundados sobre os gradientes altitudinais nas décadas de 60 e de 70 (Whittaker 1965, 1967, Janzen 1967, Terborgh 1971, 1977) promoveram a base do conhecimento sobre a estrutura das comunidades ao longo de gradientes ambientais. Janzen (1967) sugeriu que as barreiras altitudinais seriam mais eficientes em limitar a dispersão nos trópicos do que nos ambientes temperados. Assim, um estudo mostrou que, ao menos para lagartos, serpentes e anfíbios, a similaridade da composição de espécies entre diferentes altitudes é menor nos trópicos do que em ambientes temperados (Huey 1978). Posteriormente, Terborgh (1971) avaliou a influência relativa de fatores bióticos (ex. produtividade vegetal, densidade de insetos) e físicos, de exclusões competitivas e de ecótonos sobre os limites da distribuição altitudinal de uma assembléia de aves dos Andes peruanos.

Os padrões altitudinais observados na riqueza das espécies podem ser explicados pelos fatores climáticos, biológicos, geográficos e/ou históricos (Rahbek 1995, Lomolino 2001). A altitude pode ser considerada um substituto para um conjunto de fatores bióticos e abióticos que influenciam a estrutura das comunidades (Rahbek 2005). Portanto, com o aumento da altitude há, dentre outros fatores, uma diminuição da temperatura, da produtividade primária e da área disponível para ocupação, há mudanças na complexidade do habitat, na quantidade de recursos alimentares, nas interações interespecíficas, no balanço hídrico, na umidade e na pressão parcial de O₂ e CO₂, e há maior intensidade de radiação ultravioleta. Todos estes fatores podem limitar, em alguma extensão, a distribuição e a biologia das espécies vivendo em um ambiente com gradiente altitudinal (ex. Halloy 1989, Navas 2003, Naniwadekar & Vasudevan 2007).

Como originalmente proposta, na Teoria da Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson 1967),

tanto a área insular como o seu grau de isolamento geográfico tendem a ser correlacionados com a riqueza de espécies vivendo em ilhas oceânicas. Portanto, estendendo este conceito (MacArthur 1972) aos gradientes altitudinais, é possível que a diminuição da área superficial do ambiente local e o maior isolamento nas porções mais altas das montanhas expliquem, ao menos parcialmente, uma tendência à diminuição na riqueza de espécies com o aumento da altitude (ex. Brown 1971, Stevens 1992). MacArthur (1972) assume que, ao menos para as aves, as áreas de altitudes maiores não são ocupadas por espécies de áreas de baixada e, além disso, faunas dessas mesmas áreas tendem a ser mais relacionadas a faunas de outros maciços e a formas de áreas temperadas. De acordo com a relação espécies-área (MacArthur & Wilson 1967), como os ecossistemas das montanhas são pequenos e isolados de outras áreas montanhosas, pode haver relativamente altas taxas de extinção e baixas taxas de imigração nas áreas mais elevadas. Alguns estudos sugerem que o número de espécies de anfíbios (Scott 1976) e de aves (Terborg 1971) das áreas mais elevadas estaria sujeito ao mesmo balanço entre imigração, extinção e tamanho de ilha que MacArthur e Wilson (1967) utilizaram para prever faunas insulares.

O declínio na riqueza de espécies com o aumento da altitude é largamente aceito como um padrão (Rahbek 1995). Essa generalização foi estabelecida principalmente a partir de um estudo desenvolvido com aves ao longo de um gradiente altitudinal nos Andes peruanos (Terborg 1977). O padrão de variação na riqueza de espécies em gradientes ambientais pode diferir entre táxons (Owen 1990), e em um mesmo táxon o padrão pode diferir entre localidades (Rahbek 1995, Almeida-Neto *et al.* 2006). A maior parte desses estudos foi desenvolvida em áreas tropicais, provavelmente devido aos gradientes altitudinais nos trópicos compreenderem uma maior variação climática do que os gradientes altitudinais nas áreas temperadas (Rahbek 1995).

Alguns fatores podem acarretar em interpretações equivocadas do entendimento do declínio da riqueza com a altitude. Por exemplo, a falta de padronização das metodologias de amostragem e o efeito da área (maiores altitudes têm menores áreas disponíveis à ocupação) podem enviesar os resultados e ambos são difíceis de ser eliminados das análises (Fauth *et al.* 1989, Rahbek 1995, 2005). Portanto, como a

riqueza de espécies varia diretamente com a intensidade de amostragem, é importante que o esforço amostral seja padronizado para não resultar em conclusões errôneas devido à sub-amostragem de alguma faixa altitudinal específica. Adicionalmente, para avaliar a variação da riqueza de espécies com a altitude é necessário que todo o gradiente seja amostrado em intervalos altitudinais regulares, caso contrário as conclusões podem ser inapropriadas (Rahbek 2005).

DE QUE FORMA A RIQUEZA VARIA EM FUNÇÃO DA ALTITUDE?

A riqueza de espécies pode declinar linearmente com a altitude (ex. Heatwole 1982, Graham 1990, Hunter & Yonzon 1993) ou pode haver um pico de maior riqueza de espécies em altitudes intermediárias (*hump-shaped species-richness curve*) (ex. Janzen 1973, Terborg 1977, Rahbek 2005). O efeito da área pode influenciar a forma como a riqueza de espécies varia em função da altitude, o que foi discutido primeiramente por Beehler (1981), que observou que a diminuição linear da riqueza de aves com o aumento da altitude nas florestas de Nova Guiné estava diretamente associada a uma diminuição em área. Duas possibilidades de interpretação dos dados (declínio linear da riqueza com o aumento da altitude *vs.* um pico de diversidade em altitudes intermediárias) resultaram dos estudos com aves andinas (Terborg 1977) e aves terrestres tropicais (Rahbek 1995), dependendo se os dados eram ou não padronizados pela área.

O padrão de distribuição altitudinal com um pico de abundância de espécies em altitudes intermediárias parece ser mais típico (ca. 50% dos casos) do que o padrão de declínio linear (ca. 25%) (Rahbek 1995, 2005). A partir de análises de dados de vertebrados, invertebrados e plantas, o padrão em que há um pico de diversidade em elevações intermediárias e o padrão onde a variação da riqueza de espécies é quase horizontal até certa altitude antes de declinar parece ser mais comum do que um declínio linear do número de espécies (Rahbek 1995, Almeida-Neto *et al.* 2006).

QUAIS SÃO OS FATORES QUE DETERMINAM A DISTRIBUIÇÃO ALTITUDINAL DAS ESPÉCIES?

Algumas hipóteses têm sido propostas para explicar a relação entre a riqueza de espécies e a altitude, tais como o aumento na sobreposição de

distribuição das espécies em altitudes intermediárias (= efeito do domínio médio; *mid-domain effect*, Colwell & Lees 2000), maior produtividade primária, o efeito da área, limitações ambientais sobre a distribuição das populações, mudanças abruptas do hábitat (ecótonos), redução da disponibilidade de alimento e competição (ex. Randall 1982, Navarro 1991, Stevens 1992, Almeida-Neto *et al.* 2006). No entanto, nenhum fator único é responsável por todos os padrões de riqueza observados (Romdal & Grytnes 2007).

A alta sobreposição de distribuição de espécies nas elevações intermediárias, a maior produtividade primária e os limites ambientais de distribuições de populações têm sido considerados os fatores causais do efeito do domínio médio (Janzen 1973, Terborgh 1977, Gagne 1979). Outros trabalhos tentaram explicar a diminuição da riqueza em topos de montanhas, sugerindo como causas as condições climáticas desfavoráveis (climas mais variáveis e/ou mais extremos) e o isolamento geográfico de áreas com altitudes similares (MacArthur 1972, Scott 1976). As maiores riquezas nas áreas de altitudes mais baixas têm sido interpretadas como uma consequência de efeitos combinados dos mecanismos que promovem os padrões do efeito do domínio médio e do declínio linear de espécies com a altitude (Lomolino 2001).

Um estudo avaliando as assembléias de aves dos Andes peruanos (Terborgh 1971) mostrou a influência da combinação de vários fatores sobre a distribuição das espécies. Metade dessas espécies de aves teve o seu limite de distribuição altitudinal explicado pelos fatores ambientais físicos (ex. temperatura, umidade) ou bióticos (ex. produtividade vegetal, densidade de insetos) que covariaram com a altitude (Terborgh 1971). Já os ecótonos e a exclusão competitiva explicaram, respectivamente, ca. 20% e ca. 30% dos limites de distribuição altitudinal das espécies de aves andinas estudadas (Terborgh 1971).

O EFEITO RAPOPORT SE APLICA A TODOS OS GRUPOS DE ORGANISMOS?

Uma tendência relacionada à distribuição das espécies ao longo de gradientes altitudinais é a relação positiva entre a média da amplitude de distribuição altitudinal das espécies e a altitude, que é conhecida como o efeito Rapoport (Stevens 1992). A hipótese original de Eduardo H. Rapoport, idealizada para entender a origem de gradientes latitudinais na riqueza

de espécies (Rapoport 1975), foi posteriormente estendida aos gradientes altitudinais (Stevens 1992). A Regra Latitudinal de Rapoport sugere que a distribuição latitudinal das espécies é menor nas menores latitudes e, conseqüentemente, também tem sido aplicada aos gradientes altitudinais, ou seja, haveria uma relação positiva entre a média da amplitude de distribuição altitudinal das espécies e a altitude (= efeito Rapoport; Stevens 1992).

O efeito Rapoport pode ser explicado como sendo o resultado de diferenças na variação das condições climáticas que as espécies estão sujeitas ao longo dos gradientes altitudinais (Stevens 1992). Portanto, a hipótese postula que: i) espécies de altitudes mais elevadas têm maiores tolerâncias às mudanças ambientais, como variabilidade climática, do que espécies de baixada e, conseqüentemente, ii) espécies de altas altitudes potencialmente possuem menor limitação para expandir a distribuição altitudinal para áreas mais baixas, enquanto espécies de baixada são limitadas pela sua tolerância às condições ambientais das altitudes superiores (Stevens 1992). Assim, nas áreas de baixada haveria espécies com menor amplitude altitudinal quando comparado às áreas de topos de montanhas (Stevens 1992). Para explicar o efeito Rapoport, foi proposto um processo no qual as maiores taxas de emigração de espécies ocorreriam das áreas altas para as áreas de baixada, sendo conhecido como o efeito de resgate de Rapoport (*the Rapoport rescue effect*; Stevens 1992). O efeito de resgate (*rescue effect*, originalmente proposto por Brown & Kodric-Brown 1977) sugere uma tendência de uma contínua emigração de indivíduos para fora da distribuição ótima, ou seja, onde as espécies não são capazes de se manter por si só, prevenindo um possível desaparecimento dessas espécies nestes locais. O efeito Rapoport tem sido detectado em algumas comunidades de árvores, de mamíferos, de aves, de anfíbios e de artrópodos (Stevens 1992, Navas 2003, Valgas *et al.* 2003, Almeida-Neto *et al.* 2006). No entanto, o padrão encontrado para a distribuição das espécies de aves andinas, não parece seguir esse modelo; quando os efeitos geométricos (neste caso, a área) foram controlados esta tendência desapareceu (Ruggiero & Lawton 1998).

Apesar de o efeito Rapoport ter sido detectado nos dados de comunidades de opiliões da Mata Atlântica brasileira, não houve suporte de que isso foi explicado pelo proposto efeito de resgate de Rapoport (Almeida-Neto *et al.* 2006). As espécies de opilião com as maiores

amplitudes altitudinais foram mais abundantes nas áreas de baixada, indicando que a distribuição ótima para estas espécies está abaixo das altitudes intermediárias (Almeida-Neto *et al.* 2006). Assim, para explicar o efeito Rapoport nas comunidades de opiliões estudadas, Almeida-Neto *et al.* (2006) propuseram que o efeito de resgate pode seguir três caminhos distintos nas comunidades: (i) um efeito de resgate não direcional; (ii) um efeito de resgate das altitudes mais altas para as mais baixas (Stevens 1992); e (iii) um efeito de resgate das altitudes mais baixas para as mais altas. O modelo (i) gera um pico nas elevações intermediárias de acordo com o efeito do domínio médio, no qual há populações fonte tanto nas altitudes altas como nas baixas, enquanto ambos os modelos (ii) e (iii) geram o padrão de diminuição da riqueza de espécies nas maiores altitudes, apesar de diferirem quanto aos processos que determinam esse padrão (Almeida-Neto *et al.* 2006). Portanto, enquanto Stevens (1992) propôs uma imigração na riqueza de espécies das áreas de maiores para as menores altitudes, o efeito de resgate alternativo de Almeida-Neto *et al.* (2006) propõe que a diminuição da riqueza nas altitudes mais elevadas ocorra devido aos diferentes limites superiores de distribuição das espécies, com populações fonte ocorrendo nas áreas de baixada.

LITERATURA ESPECIALIZADA SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DE VERTEBRADOS TERRESTRES AO LONGO DE GRADIENTES ALTITUDINAIS

De forma a obter uma aproximação da extensão do conhecimento atual sobre respostas a gradientes altitudinais por vertebrados, foi realizada uma pesquisa no *Web of Science* do *Institute for Scientific Information* (acesso: <http://apps.isiknowledge.com>), no dia 27 de outubro de 2012 (buscas no período de 1945 a 2012), usando os seguintes termos em “Title” (“elevatio*” ou “altitud*”) e (“transec*” ou “gradien*” ou “patter*” ou “variat*” ou “distribut*”). Em seguida, estes termos foram combinados (= AND, opção “Combine Sets”), caso a caso, com (“mammal*”), (“ave*” ou “bird*”), (“reptil*” ou “squamata*”) e (“amphibia*” ou “anura*” ou “frog*”).

Esta pesquisa revelou que, dentre os grupos de vertebrados pesquisados, as aves representaram o grupo mais estudado em termos de distribuição altitudinal das

espécies (N = 64 estudos) sendo o dos répteis (N = 8) aquele com o menor número de trabalhos publicados (Figura 1). Para avaliar se o número de artigos publicados sobre a variação altitudinal em cada um desses táxons reflete o número de artigos publicados na grande área de Ecologia, foi realizada uma busca por artigos no *ISI Web of Science*, no dia 27 de outubro de 2012 (publicações de 1945 a 2012). O termo “ecolog*” foi combinado (= AND, opção “Combine Sets”), caso a caso, com (“mammal*”), (“ave*” ou “bird*”), (“reptil*” ou “squamata*”) e (“amphibia*” ou “anura*” ou “frog*”).

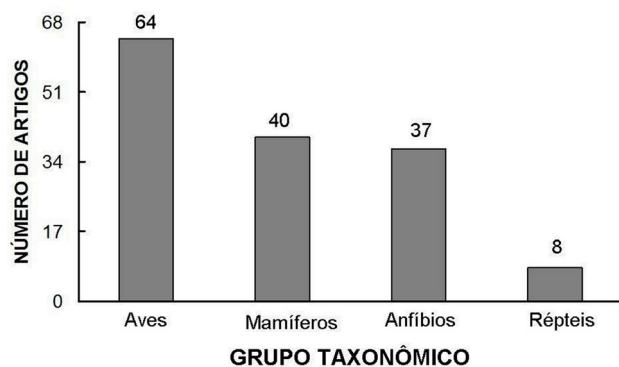


Figura 1. Número de artigos (em cima de cada barra) sobre a variação altitudinal das comunidades de vertebrados. Pesquisa realizada usando o *ISI Web of Science* no dia 27 de outubro de 2012, para os artigos publicados no período entre 1945 e 2012 (veja os detalhes no texto).

Figure 1. Number of articles (on top of each bar) about the altitudinal variation of vertebrate communities. Research performed using the *ISI Web of Science* on October 27, 2012, for articles published between 1945 and 2012 (see details in text).

FATORES QUE INFLUENCIAM A DIVERSIDADE E A HISTÓRIA NATURAL DE ANFÍBIOS ANUROS EM ÁREAS DE ALTITUDES ELEVADAS

Os fatores ecológicos que influenciam a riqueza e a biologia das espécies variam em função dos gradientes altitudinais (Colwell & Lees 2000, Romdal & Grytnes 2007). Entre os vertebrados terrestres, os anfíbios são considerados o grupo de animais mais sensíveis às variações nos fatores ambientais (Duellman & Trueb 1986, Starnes *et al.* 2000, Licht 2003). Anfíbios são animais ectotérmicos que dependem de fontes ambientais para a obtenção de calor, diferente dos tetrápodos endotérmicos, que mantêm uma elevada temperatura pela produção metabólica de calor (Duellman & Trueb 1986, Navas 1997, 2006). Além disso, o considerável grau de permeabilidade da pele dos anfíbios em conjunto com

uma respiração em grande parte cutânea (Duellman & Trueb 1986) resulta em grande susceptibilidade à qualidade do ar, às mudanças climáticas ou microclimáticas ou à aquisição de patógenos tais como fungos (ex. *Batrachochytrium dendrobatidis*; Berger *et al.* 1998, Toledo *et al.* 2006). Poucos vertebrados terrestres são tão dependentes da umidade do ambiente como os anfíbios, devido à permeabilidade da sua pele, bem como a dependência de habitats aquáticos durante a fase larvar (Duellman & Trueb 1986). Portanto, a ocorrência de anfíbios anuros nas áreas de altitudes elevadas depende da tolerância das espécies a algumas condições ambientais (Navas 2003, Naniwadekar & Vasudevan 2007).

A seguir, são detalhados alguns dos principais fatores que afetam a distribuição e os aspectos da biologia dos anfíbios anuros.

FATORES BIÓTICOS

Ao longo dos gradientes altitudinais, há mudanças significativas na estrutura das comunidades, do habitat e, conseqüentemente, ocorrem mudanças na diversidade e na densidade de predadores e presas (Janzen 1967, Scott 1976). Em especial, a densidade das presas tem um efeito significativo sobre a distribuição, sobre as taxas de crescimento e sobre outras características relacionadas à história de vida dos anfíbios anuros (Toft 1980, Duellman & Trueb 1986). As associações entre a distribuição das espécies de anuros e a estrutura da vegetação também têm sido relatadas (ex. Martín 1958, Brown & Alcalá 1961, Heyer 1967), assim como a relação entre a maior riqueza de espécies e a maior produtividade primária (Scott 1976). No entanto, para os anfíbios e répteis de Camarões, na África, os fatores bióticos tiveram uma influência menor sobre a distribuição altitudinal das espécies do que os fatores físicos (Hofer *et al.* 1999).

DISPONIBILIDADE DE CORPOS HÍDRICOS

Este é um dos fatores mais importantes modulando a distribuição das espécies de anfíbios no habitat (Duellman & Trueb 1986), incluindo a de suas larvas aquáticas (Fatorelli & Rocha 2008). A disponibilidade de água em riachos, poças e bromélias-tanque pode variar com a altitude. Quando há uma redução na disponibilidade de água, as espécies de anfíbios que dependem desses ambientes aquáticos

para depositar ovos podem não ser capazes de sobreviver nestas localidades (Pombal & Haddad 2007, Siqueira *et al.* 2011). Portanto, o modo reprodutivo é particularmente importante aos anfíbios vivendo em habitats montanhosos, onde o modo mais primitivo (ovos e girinos em água lântica) pode ser raro ou ausente na falta de corpos hídricos favoráveis (ex. Hofer *et al.* 1999, Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla 2004, Naniwadekar & Vasudevan 2007, Siqueira *et al.* 2011). Porém, as espécies de anuros podem ser bastante abundantes nas altitudes elevadas na presença de água disponível para a reprodução (ex. Weber *et al.* 2007, Navas 1996). Por exemplo, anuros da família Hylidae dependentes de riachos para a reprodução foram abundantes nas altitudes intermediárias das florestas da América Central, enquanto os anuros da família Hylidae que se reproduzem em poças dominaram a comunidade de anfíbios nas baixas altitudes (Moen *et al.* 2009). As espécies de anfíbios de desenvolvimento direto geralmente têm sucesso de ocupação nas áreas de altas altitudes por não dependerem de corpos hídricos para sobreviver (Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla 2004, Cadavid *et al.* 2005, Siqueira *et al.* 2011).

UMIDADE

Devido à alta permeabilidade da pele, os anfíbios são sujeitos à desidratação (Duellman & Trueb 1986). Altas umidades relativas no ambiente reduzem a perda de calor e de água dos indivíduos e permitem que as temperaturas corpóreas se mantenham altas em relação à temperatura do ambiente, o que resulta em maiores taxas metabólicas e maiores taxas de crescimento e de desenvolvimento dos anfíbios (Berven 1982). A umidade do ambiente influencia o comportamento de termorregulação dos anfíbios, uma vez que o tempo de exposição às fontes de calor é limitado tanto pelo nível de tolerância das espécies em perder água por desidratação como pela disponibilidade de água para a reidratação (Sinsch 1989).

RADIAÇÃO ULTRAVIOLETA

Locais em altitudes elevadas potencialmente recebem maiores níveis de radiação ultravioleta (UV). Ovos e girinos de anfíbios anuros podem sofrer alta mortalidade/deformação por exposição à radiação UV nas áreas de montanhas (Broomhall *et al.* 2000).

Portanto é fundamental que os anfíbios anuros de áreas de altitudes elevadas possuam algum tipo de proteção contra este tipo de radiação. Alguns estudos mostraram que o revestimento gelatinoso pigmentado dos ovos que alguns anfíbios anuros tropicais de altas altitudes possuem, pode proteger os ovos contra a radiação UV (Licht & Grant 1997, Starnes *et al.* 2000, Licht 2003). Porém, este revestimento pigmentado dos ovos pode não ter esta função protetora contra a radiação UV e uma revisão bibliográfica mostrou que os resultados dos estudos testando esta hipótese são bastante divergentes (Licht 2003). Outra possível forma de proteção dos ovos contra a radiação UV é o comportamento de alguns anfíbios anuros de envolver os ovos com folhas, que pode reduzir significativamente a mortalidade dos ovos por radiação (Marco *et al.* 2001).

OXIGÊNIO

Os baixos níveis de oxigênio podem limitar as funções fisiológicas dos anfíbios, especialmente em ambientes aquáticos de altas altitudes (Hutchison *et al.* 1976, Ruiz *et al.* 1989, Weber *et al.* 2002). Assim, o anuro andino *Telmatobius peruvianus* (Ceratophryidae) tem adaptações comportamentais, morfológicas e fisiológicas que compensam as baixas taxas de oxigênio no ambiente nas altas altitudes (Weber *et al.* 2002). A área de superfície da pele deste anuro é aumentada pela presença de dobras pronunciadas, onde penetram capilares cutâneos até as camadas mais externas da pele, que podem ser drenadas, e assim oxigenadas, de forma comportamental pelos indivíduos (Weber *et al.* 2002). Além disso, alguns estudos mostraram que há maior contagem de eritrócitos e maior capacidade de transporte e afinidade de O₂ pelo sangue em anfíbios de altas altitudes do que o observado em outros anuros que vivem no nível do mar (Hutchison *et al.* 1976, Weber *et al.* 2002). No entanto, quando comparado aos outros fatores abióticos, é pouco provável que o oxigênio limite a distribuição altitudinal dos anfíbios devido às suas comparativamente menores necessidades energéticas, ou seja, baixos metabolismos (Pough 1980).

TEMPERATURA

Este fator será detalhado a seguir, na próxima seção.

BAIXAS TEMPERATURAS EM ALTITUDES ELEVADAS: IMPLICAÇÕES SOBRE A DIVERSIDADE E A BIOLOGIA DOS ANFÍBIOS ANUROS

A temperatura é considerada uma das variáveis mais importantes limitando a diversidade em altitudes elevadas, especialmente nos trópicos, onde as condições frias nos topos de montanha são permanentes e a flutuação térmica diária ultrapassa a variação térmica anual (Berven 1982, Sarmiento 1986, Sinsch 1989). A temperatura do habitat pode afetar não apenas a performance comportamental dos anfíbios, mas também as taxas de crescimento individual, as taxas de desenvolvimento e o tamanho corpóreo dos adultos (Berven 1982). Alguns anfíbios têm comportamentos de termorregulação como a exposição a fontes de calor, o aumento da atividade diurna, alternâncias periódicas entre tigmotermia e heliotermia, ou uma seleção de microhabitats mais quentes ou menos variáveis para as atividades (Sinsch 1989, Navas 2006).

Anfíbios andinos podem regular a temperatura de seus corpos através do comportamento se deslocando periodicamente entre locais expostos ao sol e à sombra durante o dia e por pressionar a superfície ventral do corpo ao substrato para aumentar por condução a temperatura corpórea durante a noite (Sinsch 1989). Já os indivíduos de *Lithobates sylvaticus* (Ranidae) nas áreas de montanha amadurecem de forma tardia e a um maior tamanho corpóreo do que os indivíduos de baixada (Berven 1982). Outro caso conhecido é o do anuro andino *Rhinella spinulosa* (Bufonidae), que alcança áreas de altas altitudes (mais de 4000 m) onde as temperaturas diárias variam entre -14°C a +30°C (Sinsch 1989). Nestes locais, para controlar a temperatura corpórea à noite, os indivíduos de *R. spinulosa* diminuem o tempo em atividade à noite a cerca de 4h, o que sugere que o limite altitudinal da espécie seja a redução das atividades noturnas abaixo dos limites vitais (Sinsch 1989).

Apesar de alguns anfíbios termorregularem, a maioria das espécies tem essa capacidade limitada devido ao ajuste entre a temperatura corpórea e o balanço hídrico, uma vez que a exposição a fontes de calor pode levar a altas taxas de evaporação e, conseqüentemente, de desidratação (Navas 1996, 1997). Portanto, a maioria das espécies de anfíbios

contrasta com outros vertebrados ectotérmicos porque a maioria conserva os padrões gerais comportamentais e ecológicos, e alteram a sua fisiologia para ajustar a atividade a temperaturas menores nas áreas de altas altitudes (Navas 1997, 2006). Esta plasticidade, evolutiva ou fenotípica, sugere que estes ajustes na biologia térmica são fundamentais para anfíbios anuros ocuparem as áreas de altitudes elevadas (Navas 2006). Por exemplo, nas montanhas andinas, a extensão da amplitude altitudinal da maioria dos anfíbios anuros não era explicada por adaptações envolvendo comportamento e seleção de microhabitats, mas sim por adaptações fisiológicas (Navas 2006). Assim, as espécies do gênero *Pristimantis* (= *Eleutherodactylus*) (Brachycephalidae) eram noturnas em qualquer altitude nos Andes, aumentando a exposição a baixas temperaturas, e nenhuma modificação direcionada a um comportamento de atividade diurna é evidente, mesmo a 3500m de altitude (Navas 2006). Já o gênero *Atelopus* (Bufonidae) inclui espécies com atividade diurna desde o nível do mar até mais de 4400m de altitude nos Andes (Navas 2006). Portanto, os padrões ecológicos e comportamentais permanecem constantes dentro dos gêneros ao longo destes gradientes altitudinais (Navas 2006). A baixa eficiência de comportamentos de termorregulação na maioria das espécies de anuros aumenta a importância de adaptações fisiológicas, como a diminuição da temperatura corpórea, associadas às baixas temperaturas em ambientes de altas altitudes (Navas 1997).

A temperatura do habitat pode afetar as taxas de crescimento e de desenvolvimento dos anfíbios anuros (Berven 1982). Por exemplo, a taxa de crescimento dos indivíduos de *Bufo bufo* diminui com a altitude (Cvetkovic *et al.* 2009). No entanto, é importante ressaltar que além das baixas temperaturas, outros fatores como competição, alimento, permanência do habitat e predação também têm, simultaneamente, um importante papel na determinação das taxas de crescimento e desenvolvimento dos anfíbios (Morrison & Hero 2003). De forma geral, as variáveis físicas e bióticas mudam simultaneamente, então os efeitos sinérgicos podem aumentar a mudança ecofisiológica de ectotérmicos terrestres vivendo em áreas de altas altitudes (Navas 2006).

Segundo a Regra de Bergmann, o tamanho corpóreo de espécies endotérmicas aumenta dos climas quentes a frios e, portanto, de baixas a altas altitudes

(Bergmann 1847 citado em Ray 1960). Ray (1960) propôs que espécies ectotérmicas também seguem esta regra e alguns estudos realizados com os anfíbios confirmaram esta hipótese (Ashton 2002a, Olalla-Tárraga & Rodríguez 2007). Apesar desta tendência para organismos em climas mais frios serem maiores em tamanho ser bem documentada para aves e mamíferos (Ashton *et al.* 2000, 2002b, Freckleton *et al.* 2003), a generalização para os vertebrados ectotérmicos ainda é controversa. Alguns estudos mostraram que com o aumento da altitude o tamanho corpóreo dos anfíbios anuros diminuiu, o que indica que a generalização da regra de Bergmann ainda é questionável para este grupo (Naniwadekar & Vasudevan 2007, Adams & Church 2008, Cvetkovic *et al.* 2009, Hu *et al.* 2011).

Devido às baixas temperaturas, alguns anfíbios vivendo em áreas de altas altitudes podem a: i) ter períodos de atividade mais curtos e, portanto, de estações reprodutivas mais curtas; ii) ter período larvar mais longo; iii) ser maiores em todos os estágios larvares inclusive na metamorfose; iv) ser maiores na fase adulta; v) alcançar a maturidade sexual em idades maiores; vi) produzir menos ninhadas por ano; vii) produzir ninhadas maiores em números absolutos, porém, menores em relação ao tamanho corpóreo; viii) produzir ovos maiores (Berven 1982, Ashton 2002a, Luddecke 2002, Morrison & Hero 2003). Por exemplo, *Dendropsophus labialis* (Hylidae), uma das espécies com a maior amplitude de distribuição altitudinal nos Andes, tendeu a possuir maior tamanho corpóreo nas áreas de altas altitudes e as fêmeas geralmente produziram ninhadas com maiores ovos (Luddecke 2002). Indivíduos do anuro americano *Lithobates sylvaticus* (Ranidae) de áreas de maiores altitudes possuíram um tamanho corpóreo relativamente maior, reprodução tardia e ninhadas com mais e maiores ovos do que aqueles registrados nas áreas de baixada (Berven 1982).

ABUSCA PELOS ARTIGOS DE DISTRIBUIÇÃO ALTITUDINAL DE ESPÉCIES DE ANFÍBIOS ANUROS

Os 37 artigos registrados para os anfíbios na pesquisa realizada no ISI Web of Science foram analisados cuidadosamente. Após esta avaliação, apenas quatro destes estudos (10,8%) tratavam especificamente de variação altitudinal de comunidades

de anfíbios anuros. Porém, além destes, outros artigos que tratavam do tema em questão foram encontrados em outras fontes de pesquisa [*Google Acadêmico* (<http://scholar.google.com.br>), arquivos do Laboratório de Ecologia de Vertebrados da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) e a partir de citações nos próprios artigos científicos localizados]. O critério para a seleção foi de que os estudos tivessem, ao menos, três cotas altitudinais analisadas e não tratassem apenas de uma família específica.

Após o levantamento refinado da bibliografia, foi registrado um total de 30 artigos sobre a distribuição de comunidades de anfíbios anuros ao longo de gradientes altitudinais (Tabela 1). No entanto, é importante destacar que, possivelmente, alguns artigos publicados podem não ter sido detectados durante esta pesquisa. Os países com os maiores números de artigos publicados foram Colômbia (N = 4), Costa Rica (N = 4) e Camarões (N = 3) (Tabela 1). O número de artigos publicados aumentou significativamente a partir do ano 2000. Apenas entre os anos de 2010 e 2012 o número de artigos publicados foi maior do que o de cada década anterior ao ano 2000 (Figura 2).

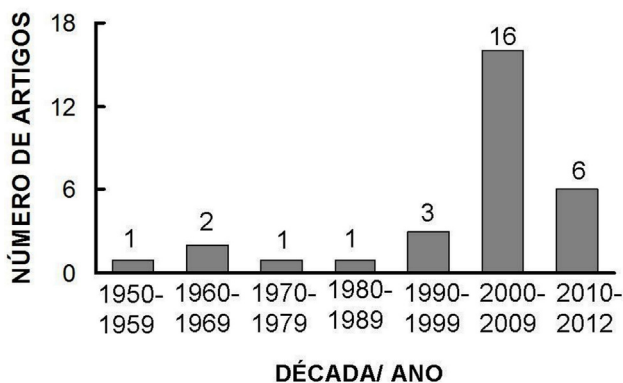


Figura 2. Número de artigos publicados sobre a variação altitudinal das comunidades de anfíbios anuros entre as décadas de 1950 e 2000, e entre 2010 e 2012.

Figure 2. Number of published articles on the altitudinal variation of communities of anuran amphibians between the decades of 1950 and 2000, and between 2010 and 2012.

RELAÇÃO ENTRE OS PARÂMETROS DAS COMUNIDADES DOS ANUROS E A ALTITUDE: QUAIS SÃO AS TENDÊNCIAS E O QUE INFLUENCIA A DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES?

Os primeiros estudos que contemplaram dados de anfíbios para descrever os padrões de distribuição

das espécies ao longo de gradientes altitudinais datam das décadas de 50 e 60 (Martín 1958, Brown & Alcalá 1961, Heyer 1967, Scott 1976) (Tabela 1). Estes estudos pioneiros foram desenvolvidos sobre a distribuição da herpetofauna em vertentes montanhosas no México (Martín 1958), nas Filipinas (Brown & Alcalá 1961) e na Costa Rica (Heyer 1967) e, em todos, há uma descrição da ocorrência das espécies em algumas faixas altitudinais. Já na década de 70, um estudo sobre as tendências na distribuição da herpetofauna de serrapilheira nas florestas tropicais utilizou os dados obtidos na Costa Rica (Scott 1976), os quais foram comparados com dados da literatura de Bornéu, do Panamá e das Filipinas. Tudo indica que este trabalho de Scott (1976) foi o primeiro estudo direcionado ao entendimento da variação da riqueza de espécies da herpetofauna ao longo dos gradientes altitudinais (Heatwole 1982) e ainda é referência para pesquisas atuais, mesmo tendo algumas falhas no delineamento das análises (ex. amostragens feitas em locais distantes, com diferenças no esforço amostral e desenvolvidas em diferentes anos). Posteriormente, na década de 80, foi realizado um estudo que delineou um desenho experimental especificamente para avaliar a variação da riqueza da herpetofauna de serrapilheira ao longo de um gradiente altitudinal na Costa Rica (Fauth *et al.* 1989).

Os primeiros trabalhos que contemplaram os anfíbios nos estudos da variação altitudinal da riqueza de espécies registraram uma diminuição da riqueza da herpetofauna com a altitude, no entanto como os autores analisaram os dados de anfíbios e de répteis juntos, as conclusões acerca dos padrões de distribuição especificamente da anurofauna são limitadas (Scott 1976, Fauth *et al.* 1989). A maioria dos estudos sobre as variações altitudinais das espécies de anfíbios anuros mostra que, com o aumento da altitude, há uma diminuição no número de espécies (ex. Lemckert 1999, Poynton 2003, Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla 2004, Cortez-Fernandez 2006, Qian *et al.* 2007, Behangana *et al.* 2009, Flesch *et al.* 2010, Laurêncio & Fitzgerald 2010, Lemckert & Mahony 2010, Phochayavanich *et al.* 2010, Hu *et al.* 2012) (Tabela 1), refletindo a mesma tendência de outros grupos taxonômicos (ex. Janzen 1973, Terborgh 1977, Rahbek 2005, Almeida-Neto *et al.* 2006). Em áreas de montanha na Costa Rica (Heyer 1967) e na China (Fu *et al.* 2006, Hu *et al.* 2012), a relação entre a riqueza de anuros e a altitude mostrou um pico de

diversidade nas altitudes intermediárias. Já na Índia, um estudo detectou um aumento da riqueza de anfíbios típicos de riachos com o aumento da altitude no nível alfa e três picos de diversidade (padrão multi-modal) no nível gama (Naniwadekar & Vasudevan 2007).

Análises da distribuição altitudinal de anuros da Colômbia mostraram que a maioria das espécies era especialista em uma determinada elevação, ou seja, poucas espécies de anuros têm uma distribuição altitudinal ampla, enquanto a maioria possuía uma estreita amplitude ao longo do gradiente altitudinal (Navas 2006, Bernal & Lynch 2008). A distribuição altitudinal das assembléias de anfíbios pode ser estruturada principalmente por ecótonos, por fatores físicos associados ao gradiente de altitude e por competição (Hofer *et al.* 1999, 2000, 2004, Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla 2004, Fu *et al.* 2006, Vasconcelos *et al.* 2010). Alguns estudos mostraram que a distribuição das espécies da herpetofauna e/ou dos anuros ao longo dos gradientes altitudinais foi o resultado da maior produtividade primária das florestas em altitudes intermediárias (ex. Scott 1976, Naniwadekar & Vasudevan 2007). Os fatores físicos como temperatura, precipitação e evaporação têm efeitos significativos sobre a distribuição espacial das espécies ao longo do gradiente altitudinal (Hofer *et al.* 1999, Vasconcelos *et al.* 2010). Por exemplo, a estruturação altitudinal de assembléias de anfíbios de Camarões foi explicada de forma mais significativa pelos ecótonos, especialmente a presença/ausência de riachos e microhabitats específicos disponíveis para a reprodução ao longo do gradiente altitudinal (Hofer *et al.* 2000). As interações competitivas tiveram menor importância em limitar a distribuição altitudinal destas espécies de anfíbios (Hofer *et al.* 1999, 2004) e, portanto, o padrão de estruturação dessas assembléias parece ser determinado principalmente pelos limites de tolerância fisiológica das espécies (Hofer *et al.* 2000).

Os limites de distribuição das espécies, os endemismos, as diferenças em guildas e os modos reprodutivos dos anuros da Índia podem ser influenciados pelo efeito de *Massenerhebung* (Naniwadekar & Vasudevan 2007). O efeito de *Massenerhebung* (*mountain mass elevation*) descreve a variação na linha de árvores baseada na altitude. Este efeito ocorre, portanto, quando os limites altitudinais nos quais ocorrem as mudanças na vegetação das montanhas variam muito e são influenciados pelo tipo de vegetação regional, pela inter-relação entre altitude

e latitude, pelos diferentes padrões de precipitação e pela influência do tamanho e isolamento da montanha sobre a taxa de diminuição da temperatura com a altitude. Ao menos para as espécies de anfíbios anuros, as áreas de altas altitudes podem ter uma contínua invasão por espécies de baixada que sejam tolerantes àquelas condições ambientais ou ter uma imigração gradual de populações de baixada, seguida por uma modificação adaptativa (Scott 1976). Para os anuros da família Hylidae da Costa Rica, a origem das formas de altitude oriundas de outras áreas altas tem sido uma menor fonte de espécies e as áreas altas são habitadas principalmente por espécies derivadas de espécies de baixada em conjunto com os resultados de radiação *in situ* (Scott 1976).

O efeito Rapoport foi constatado para 63 espécies de anuros não-endêmicas (conhecidas para mais de uma localidade) da Colômbia, as quais tiveram uma forte correlação entre a distribuição altitudinal e o limite altitudinal superior (Navas 2003). No entanto, este efeito não foi detectado para os anfíbios em outros estudos (Stevens 1992, Bernal & Lynch 2008, Hu *et al.* 2011, 2012), indicando que os fatores que levam a esta relação positiva entre a distribuição altitudinal dos anfíbios e o limite altitudinal superior ainda necessitam ser elucidados.

A taxa de alteração na composição de espécies de anfíbios ao longo de gradientes ambientais (*turnover*), ou seja, a diversidade beta, pode ter uma relação positiva com a altitude. Por exemplo, a diversidade beta em vertentes montanhosas na Índia aumentou com a altitude, ou seja, a taxa de mudança na composição de espécies de anfíbios foi maior entre as áreas de altitudes mais elevadas e as outras áreas ao longo do gradiente (Vasudevan *et al.* 2006). Nas áreas tropicais, a diversidade beta foi maior nos gradientes altitudinais do que nos gradientes latitudinais (Poynton *et al.* 2007), o que ajuda a explicar parcialmente a diversidade gama (da paisagem) em áreas do México (Pineda & Halffter 2004) e da Índia (Naniwadekar & Vasudevan 2007, Poynton *et al.* 2007).

Não apenas a riqueza e a composição das espécies de anfíbios podem variar em relação à altitude, mas também os modos reprodutivos dos anuros (Vasconcelos *et al.* 2010). A partir da compilação de registros da anurofauna de 36 localidades no Brasil, associados a dados altitudinais e climáticos, foi observado que a riqueza e o número de modos reprodutivos de anfíbios estiveram diretamente associados com a altitude e com a

quantidade total de chuva anual (Vasconcelos *et al.* 2010). No entanto, os autores constataram que a maior parte da variação das comunidades de anfíbios (76,5%) não pôde ser explicada pelas variáveis ambientais analisadas e, portanto, sugeriram que outros fatores (ex. a produtividade primária e os eventos estocásticos) poderiam influenciar na variação da riqueza e no número de modos reprodutivos de anfíbios ao longo dos gradientes altitudinais (Vasconcelos *et al.* 2010).

Com o aumento da altitude, pode haver um aumento na abundância/densidade de anuros (Scott 1976, Giaretta *et al.* 1999, Germano *et al.* 2003, Cortez-Fernandez 2006). Na Costa Rica, as áreas mais altas (1200m de altitude) tiveram uma densidade quatro vezes maior do que as áreas de baixada (Scott 1976). Este padrão foi similar ao encontrado por Janzen (1973) que observou altas densidades de insetos em áreas de altas altitudes na Costa Rica e sugeriu, em seu estudo, que talvez acontecesse o mesmo com os anuros. Na Costa Rica, com o aumento da altitude, houve um aumento na profundidade da serrapilheira, o que poderia oferecer mais oportunidade de refúgios contra predadores e auxiliar a explicar a maior densidade da herpetofauna em áreas de maiores altitudes (Scott 1976). No entanto, alguns estudos constataram uma diminuição na abundância/densidade de anuros com a altitude (Fauth *et al.* 1989, Lemckert & Mahony 2010), enquanto em outros estudos não houve variação das abundâncias ao longo dos gradientes altitudinais (Behangana *et al.* 2009). Portanto, apesar de a oferta de alimento e dos abrigos contra predadores parecerem estar entre os fatores mais importantes afetando as maiores abundâncias/densidades de anuros, os resultados da variação do número de indivíduos ao longo dos gradientes altitudinais ainda são bastante controversos para os anfíbios e as causas ainda não são bem conhecidas.

VARIAÇÃO ALTITUDINAL DAS ESPÉCIES: O ESTADO ATUAL DO CONHECIMENTO NO BRASIL

A fim de efetuar um levantamento dos artigos relacionados à distribuição das espécies ao longo de gradientes altitudinais no Brasil, uma pesquisa foi realizada no *ISI Web of Science*, no dia 27 de outubro de 2012 (buscas no período de 1945 a 2012), usando os seguintes termos em “Title” (“eleva*” ou “altitud*”), (“transec*” ou “gradien*” ou “patter*” ou “padr*” “varia*” ou “distribu*”) e (“brazil*” ou “brasil*”). Em

seguida, estes termos foram combinados (= AND, opção “Combine Sets”), caso a caso, com (“plant*” ou “vegeta*”), (“arthropod*” ou “artrópod*” ou “hexapod*” ou “inse*”), (“mammal*” ou “mamífer*”), (“ave*” ou “bird*”), (“reptil*” ou “squamata*” ou “répt*”) e (“amphibia*” ou “anfíbio*” ou “anur*” ou “frog*”). Além do *ISI Web of Science*, a página do Google Acadêmico (<http://scholar.google.com.br>) e a da *Scielo* (www.scielo.org) também foram consultadas para fazer um levantamento bibliográfico adicional utilizando distintas palavras-chave relacionadas ao tema. Esta pesquisa registrou um total de 34 trabalhos publicados (Tabela 2), sendo 16 de vertebrados, 12 de artrópodos e seis de plantas (Tabela 2). Dentre os vertebrados pesquisados, as aves tiveram o maior número de estudos (N = 10; Figura 3), enquanto, no outro extremo, não foi encontrado qualquer estudo sobre a distribuição altitudinal das espécies de répteis. Apesar das buscas, além dos artrópodos, não foi encontrado qualquer trabalho publicado com outro grupo de invertebrado. Nunes & Santos (2011) ressaltaram que, no Brasil, nada foi publicado a respeito da distribuição dos moluscos em gradientes altitudinais, apesar do grande potencial deste táxon para este tipo de estudo devido à elevada diversidade de espécies.

Há dois estudos publicados relacionados à variação altitudinal de anfíbios anuros no Brasil. Um deles foi desenvolvido na Mata Atlântica do Parque Florestal do Itapetinga (Serra da Mantiqueira, estado de São Paulo) em três cotas altitudinais entre 900 e 1250m de altitude (Giaretta *et al.* 1999). Neste estudo, a densidade e a biomassa de anuros variaram positivamente com a elevação (Giaretta *et al.* 1999). O pequeno tamanho amostral deste estudo (somente três pontos) e a baixa amplitude altitudinal estudada (apenas 350 m) (Giaretta *et al.* 1999) limitaram o entendimento da variação dos parâmetros da comunidade ao longo do gradiente altitudinal da região.

O segundo estudo publicado (Vasconcelos *et al.* 2010) avaliou os efeitos das variáveis climáticas e da altitude como preditores da riqueza e do número de modos reprodutivos dos anuros no Brasil (dados de 36 localidades obtidos da literatura). De acordo com os resultados, foi observado que a riqueza e o número de modos reprodutivos de anfíbios estiveram positivamente associados com a altitude e com a quantidade total de chuva anual, apesar de que a maior parte da variação dos dados das comunidades de anfíbios (76,5%) não pôde ser explicada pelas variáveis ambientais

analisadas (Vasconcelos *et al.* 2010).

Apesar de duas das principais vertentes montanhosas do leste do Brasil, a Serra do Mar e a Serra da Mantiqueira, ocasionalmente alcançarem mais de 2000m de elevação, a maioria dos estudos publicados sobre a anurofauna são de áreas de altitudes baixas a intermediárias (ex. Rocha *et al.* 2000, 2007, 2008, Almeida-Gomes *et al.* 2008, 2010, Silva *et al.* 2008, Salles *et al.* 2009, Siqueira *et al.* 2009, Silva-Soares *et al.* 2010). Nestas localidades, o conhecimento da anurofauna ocupando as áreas de altas altitudes ainda é insuficiente (ex. Cruz & Feio 2007, Siqueira *et al.* 2011), o que impede que tentativas de explanação das tendências da variação dos parâmetros das comunidades ao longo destes gradientes ambientais possa ser realizada.

Portanto, o pequeno número de estudos realizados, a amplitude altitudinal em geral restrita, associados ao efeito de diferentes localidades e distintos anos de coleta de dados ainda dificultam a compreensão da relação entre a distribuição das espécies de anuros ao longo dos gradientes altitudinais no Brasil e o entendimento dos fatores ecológicos causais. De fato, não há estudo com um desenho experimental delineado para avaliar este tipo de questão para os anuros.

BASE DE DADOS E IMPLICAÇÃO PARA A CONSERVAÇÃO DOS ANFÍBIOS

As implicações das histórias de vida, especialmente os aspectos reprodutivos, dos anfíbios que vivem em altas altitudes resultam em um maior tempo de geração e menores taxas de fecundidade (Morrison & Hero 2003). Assim, essas populações podem ser menos resilientes (tempo para retornar ao equilíbrio após perturbação) e, conseqüentemente, mais sujeitas a declínios ou extinções (Pimm *et al.* 1988, Morrison & Hero 2003, Forero-Medina *et al.* 2010).

Enquanto a destruição de habitats são as ameaças primárias à fauna mundial, muitos declínios e desaparecimento de anfíbios têm ocorrido em áreas protegidas onde nenhuma causa óbvia pode ser identificada (Hero & Morrison 2004). Portanto, os fatores causais responsáveis pelo declínio de muitas populações de anfíbios em altitudes elevadas ainda não são bem conhecidos (Morrison & Hero 2003, Eterovick *et al.* 2005, Kriger & Hero 2008). No entanto, de forma geral, estudos recentes associaram o declínio mundial das populações de anfíbios a alguns fatores, como os padrões de mudanças climáticas e doenças (Davidson

et al. 2002, Collins & Storfer 2003, Morrison & Hero 2003, Kriger & Hero 2008). Nas montanhas da América Central, 67% das 110 espécies endêmicas de anfíbios tornaram-se extintas em duas décadas (Pounds *et al.* 2006, Kannan & James 2009). A maior infecção pelo fungo quitrídio (*Batrachochytrium dendrobatidis*, que infecta a pele dos anfíbios) tem sido atribuída ao aumento da temperatura global (Pounds *et al.* 2006).

É esperado que, com o aumento das temperaturas, as espécies de anfíbios mudem a sua distribuição altitudinal com deslocamentos em direção aos topos de montanhas (Peters & Darling 1985, Pounds *et al.* 1999, 2006), o que já tem sido registrado para espécies de anuros nos Andes (Bustamante *et al.* 2005) e em Madagascar (Raxworthy *et al.* 2008). Regiões de montanhas tropicais geralmente têm altas taxas de endemismos locais, que podem também incluir espécies que ocupam uma estreita faixa altitudinal próxima ao topo (Naniwadekar & Vasudevan 2007, Cruz & Feio 2007, Siqueira *et al.* 2011). Estas espécies podem ser especialmente vulneráveis a sofrer a completa perda de habitat devido ao aquecimento global (Raxworthy *et al.* 2008). Portanto, para a proteção específica destas espécies de áreas altas, muitas pequenas áreas de montanhas são necessárias para preservar a diversidade de espécies de topos de montanha.

O Brasil atualmente possui cerca de 900 espécies conhecidas de anfíbios (SBH 2012), sendo o país com a maior riqueza de anfíbios do mundo (Araújo *et al.* 2009). Dentre as espécies de anuros, 32 constam na lista das espécies ameaçadas de extinção da "International Union for Conservation of Nature" (IUCN, 2012) nas categorias "Vulnerável" (15 spp.), "Em Perigo" (7 spp.), "Criticamente em Perigo" (9 spp.) e "Extinta" (1 sp.). Destas, ao menos nove espécies (ca. 30%) são conhecidas a ocupar áreas de elevadas altitudes (> 900 m). Muitos destes casos de declínio de populações de anfíbios brasileiros em altas altitudes referem-se às espécies comumente associadas a riachos, em áreas aparentemente bem preservadas (Eterovick *et al.* 2005). A imediata detecção de respostas biológicas às mudanças climáticas é fundamental para melhorar as previsões e tentar diminuir os impactos sobre a biodiversidade (Shoo & Williams 2004). Portanto, relacionar os estudos sobre as mudanças na distribuição altitudinal das espécies com os impactos ecológicos das mudanças climáticas e outros processos de ameaças pode ajudar a elaborar planos de manejo e de conservação das espécies de anfíbios.

Tabela 1. Registros dos artigos (em ordem cronológica) que avaliaram a distribuição de espécies de anfíbios ao longo de gradientes altitudinais. As informações contidas na tabela, quando disponibilizadas nos artigos, são: autor (ou primeiro autor, seguido por “*et al.*”); ano de publicação; país de procedência dos autores (número entre parênteses indicam quantos autores são provenientes de cada país); país onde foi realizado o estudo; amplitudes (mín. – máx.) das altitudes (em metros) analisadas seguidas pelo número de pontos altitudinais estudados (“p.”); grupo ou guilda (= G) estudado [A = anfíbios, AP = anfíbios de poça, AR = anfíbios de riacho, AS = anfíbios de serrapilheira, H = herpetofauna (répteis e anfíbios juntos), HS = herpetofauna de serrapilheira]; variação da riqueza em relação ao aumento da altitude (Riq.; D = diminuiu, A = aumentou, N = não alterou, I = maior em áreas de altitudes intermediárias, * não foi informado); e informações adicionais relevantes.

Table 1. Records of article, (in chronological order) which assessed the distribution of amphibian species along altitudinal gradients. The information in the table, when provided in the articles, are: author (or first author followed by “*et al.*”); year of publication; country of origin of the authors (numbers in parentheses indicate how many authors are from each country); country where the study was conducted; ranges (min. - max.) of altitudes (in meters) analyzed followed by the number of altitudinal points studied (“p.”); group or guild (= G) studied [A = amphibians, AP = puddle-dwelling amphibians, AR = stream-dwelling amphibians, AS = litter amphibians, H = herpetofauna (reptiles and amphibians together), HS = litter herpetofauna]; richness variation in relation to increasing altitude (Riq.; D = decreased, A = increased, N = no change, I = higher in areas of intermediate altitudes, * not informed); and additional relevant information.

Autores	Ano	País dos autores	País do estudo	Amplitude das altitudes	G	Riq.	Informações adicionais relevantes
Martín	1958	EUA	México	100 – 1960	A	*	Cada espécie teve a sua distribuição altitudinal registrada, e sua ocorrência foi relacionada com a presença de corpos d’água e com os tipos de vegetação.
Brown & Alcalá	1961	EUA (1) Filipinas (1)	Filipinas	800 – 1450	A	*	A distribuição altitudinal das espécies foi relacionada com os tipos de vegetação.
Heyer	1967	EUA	Costa Rica	88 – 850 5 p.	A	*	Houve correlação entre a distribuição das spp. e as zonas de vegetação.
Scott	1976	EUA	Costa Rica	0 – 1200	HS	D	Densidade de indivíduos aumentou com a altitude.
Fauth <i>et al.</i>	1989	EUA (3)	Costa Rica	0 – 1670 7 p.	HS	D	Densidade de indivíduos diminuiu com a altitude.
Giaretta <i>et al.</i>	1999	Brasil (5)	Brasil	900 – 1250 3 p.	AS	*	Densidade de indivíduos e biomassa aumentaram com a altitude.
Hofer <i>et al.</i>	1999	Suíça (2) Canadá (1)	Camarões	900 – 2000 12 p.	A	*	Fatores físicos, particularmente corpos d’água, limitaram a distribuição altitudinal dos anfíbios.
Lemckert	1999	Austrália	Austrália	?	AP AR	D	
Hofer <i>et al.</i>	2000	Suíça (2) Canadá (1)	Camarões	900 – 2000 12 p.	A	*	Altitude e ecótonos limitaram a distribuição altitudinal dos anfíbios.
Germano <i>et al.</i>	2003	EUA (4)	Venezuela	0 – 544 8 p.	A	N	Abundância aumentou com a altitude.
Poynton	2003	Inglaterra	Tanzânia	0 - 2000	A	D	Categorizou as espécies em cinco grupos, de acordo com as similaridades em relação à distribuição altitudinal.

Continua na página seguinte

Continuação da Tabela 1

Hofer <i>et al.</i>	2004	Suíça (2) Canadá (1)	Camarões	900 – 2000 12 p.	A	*	Anuros foram mais limitados por disponibilidade de recursos do que por competição.
Pineda & Halfpeter	2004	México (2)	México	1120 – 1590 10 p.	A	N	Varição altitudinal explica parcialmente a diversidade de espécies na paisagem (nível gama).
Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla	2004	Colômbia (2)	Colômbia	2200 – 3450 8 p.	A	D	
Cadavid <i>et al.</i>	2005	Colômbia (3)	Colômbia	1000 – 3700 6 p.	A	*	Maior diversidade de espécies entre 1600 e 2500 m.
Cortez-Fernandez	2006	Bolívia	Bolívia	1190 – 4410 18 p.	A	D	Abundância aumentou com a altitude.
Fu <i>et al.</i>	2006	China (6)	China	500 – 5000 23 p.	A	I	Variáveis ecológicas mais importantes na estruturação foram água e energia.
Navas	2006	Brasil	Colômbia	?	A	*	Poucas espécies têm amplitude de distribuição altitudinal maior > 1500 m.
Vasudevan <i>et al.</i>	2006	Índia (3)	Índia	740 – 1370 12 p.	AR	*	Turnover (taxa de alteração na composição de espécies) teve correlação com a variação altitudinal.
Naniwadekar & Vasudevan	2007	Índia (2)	Índia	40 – 1200 13 p.	AR	→	→ Riqueza aumentou linearmente com a altitude no nível alfa, enquanto no nível gama houve três picos de diversidade (padrão multi-modal).
Poynton <i>et al.</i>	2007	Inglaterra (4)	Tanzânia	?	A	*	Turnover altitudinal foi maior do que o turnover latitudinal.
Qian <i>et al.</i>	2007	EUA (1) China (3)	China	? 243 p.	A	D	Riqueza diminuiu com altitude, como um resultado da temperatura, da precipitação e da produtividade primária.
Bernal & Lynch	2008	Colômbia	Colômbia	1000-4500	A	*	Espécies de altitudes mais baixas têm maiores amplitudes altitudinais que espécies de altitudes mais elevadas.
Behangana <i>et al.</i>	2009	Uganda (2) Itália (1)	Leste da África	712 – 2890 37 p.	A	D	Não houve relação significativa entre abundância e altitude.
Flesch <i>et al.</i>	2010	EUA (4)	EUA	936 – 2560 3 p.	A	D	
Laurêncio & Fitzgerald	2010	EUA (2)	Costa Rica	5 – 3500 17	A	D	
Lemckert & Mahony	2010	Austrália (2)	Austrália	?	AP	D	Abundância diminuiu com a altitude.
Phochayavanich <i>et al.</i>	2010	Tailândia (4) EUA (1)	Tailândia	800 – 1250 3	AR	D	Composição de espécies a 800 e 950m de altitude foram similaridade, mas ambas diferiram da composição a 1250m de elevação.
Vasconcelos <i>et al.</i>	2010	Brasil (4)	Brasil	51 – 1424 36 p.	A	A	Quantidade de chuva foi o principal fator explicando a riqueza e o número de modos reprodutivos dos anuros.
Hu <i>et al.</i>	2012	China (4)	China	0 – 4500 45 p.	A	I	Pico de maior riqueza de anfíbios endêmicos da China a cerca de 1000m de elevação; as espécies endêmicas com ponto médio de distribuição nas altitudes intermediárias possuíam maior amplitude altitudinal que espécies com ponto médio nas elevações extremas.

Tabela 2. Lista dos artigos que avaliaram a distribuição de espécies ao longo de gradientes altitudinais no Brasil. Os estudos estão listados por grupo de organismos: plantas, artrópodos, anfíbios, aves e mamíferos.

Table 2. List of articles that assessed the distribution of species along altitudinal gradients in Brazil. Studies are listed by organism group: plants, arthropods, amphibians, birds and mammals.

PLANTAS

- Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Scaranello, M.A.; Camargo, P.B.; Santos, F.A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management*, 260: 679-691.
- Caceres, N.C.; Godói, M.N.; Hannibal, W. & Ferreira, V.L. 2011. Effects of altitude and vegetation on small-mammal distribution in the Urucum Mountains, western Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 27: 279-287.
- Ferraz, E.M.N.; Rodal, N. & Sampaio, E.V.S.B. 2003. Physiognomy and structure of vegetation along an altitudinal gradient in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Phytocoenologia*, 33: 71-92.
- Monteiro, E.A. & Fisch, S.T.V. 2005. Estrutura e padrão espacial das populações de *Bactris setosa* Mart e *B. hatschbachii* Noblick ex A. Hend (Arecaceae) em um gradiente altitudinal, Ubatuba (SP). *Biota Neotropica*, 5: <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN00505022005>.
- Santos, B.A.; Barbosa, D.C.A. & Tabarelli, M. 2007. Directional changes in plant assemblages along an altitudinal gradient in northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 777-779.
- Toledo, M.C.B. & Fisch, S.T.V. 2006. Bases cartográficas para armazenamento e análise espacial de dados da diversidade de palmeiras em um trecho de Mata Atlântica, Ubatuba-SP. *Biota Neotropica*, 6: <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?article+bn01806012006>.

ARTRÓPODOS

- Aguiar, N.O.; Gualberto, T.L. & Franklin, E. 2006. A medium-spatial scale distribution pattern of Pseudoscorpionida (Arachnida) in a gradient of topography (altitude and inclination), soil factors, and litter in a central Amazonia forest reserve, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 791-802.
- Almeida-Neto, M.; Machado, G.; Pinto-da-Rocha, R. & Giaretta, A.A. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*, 33: 361-375.
- Biesmeijer, J.C.; Slaa, E.J.; Castro, M.S.; Viana, B.F.; Kleinert, A.M.P. & Imperatriz-Fonseca, V.L. 2005. Connectance of Brazilian social bee: food plant networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. *Biota Neotropica*, 5: 85-93, <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n1/pt/abstract?article+BN02605012005>.
- Carneiro, M.A.A.; Ribeiro, S.P. & Fernandes, G.W. 1995. Distribuição de artrópodos num gradiente altitudinal na Serra do Cipó. *Revista Brasileira de Entomologia*, 39: 597-604.
- Ferreira, A.L.; Sessa, P.A.; Varejão, J.B.M. & Falqueto, A. 2001. Distribution of sand flies (Diptera: Psychodidae) at different altitudes in an endemic region of American cutaneous leishmaniasis in the state of Espírito Santo, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 1061-1067.
- Figueiró, R.; Araújo-Coutinho, C.J.P.C.; Azevedo, L.H.G.; Nascimento, E.S. & Monteiro, R.F. 2006. Spatial and temporal distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in the Itatiaia National Park, Brazil. *Neotropical Entomology*, 35: 542-550.
- Henriques-Oliveira, A.L. & Nessimian, J.L. 2010. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10: 115-128, <http://www.biotaneotropica.org.br/v10n3/en/abstract?article+bn02010032010>.
- Lazzari, S.M.N. & Lazzarotto, C.M. 2005. Altitudinal and seasonal distribution of aphids (Hemiptera, Aphididae) in the Serra do Mar, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 891-897.
- Lazzarotto, C.M. & Lazzari, S.M.N. 1998. Richness and diversity of aphids (Homoptera, Aphididae) along an altitudinal gradient in the Serra do Mar, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 15: 977-983.
- Lopes, E.R.D.; Mendonça, M.D.; Bond-Buckup, G. & Araujo, P.B. 2005. Oniscidea diversity across three environments in an altitudinal gradient in northeastern Rio Grande do Sul, Brazil. *European Journal of Soil Biology*, 41: 99-107.
- Nogueira, A.A.; Pena-Barbosa, J.P.P.; Venticinque, E.M. & Brescovit, A.D. 2011. The spider genus *Chrysometa* (Araneae, Tetragnathidae) from the Pico da Neblina and Serra do Tapirapeco mountains (Amazonas, Brazil): new species, new records, diversity and distribution along two altitudinal gradients. *Zootaxa*, 2772: 33-51.
- Uehara-Prado, M. & Garofalo, C.A. 2006. Small-scale elevational variation in the abundance of *Eufriesea violacea* (Blanchard) (Hymenoptera: Apidae). *Neotropical Entomology*, 35: 446-451.

ANFÍBIOS

- Giaretta, A.A.; Facure, K.G.; Sawaya, R.J.; Meyer, J.H.D. & Chemin N. 1999. Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: Seasonal and altitudinal changes. *Biotropica*, 31: 669-674.
- Vasconcelos, T.S.; Santos, T.G.; Haddad, C.F.B. & Rossa-Feres, D.C. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 423-432.

AVES

- Stotz, D.F.; Fitzpatrick, J.W.; Parker, T.A. & Moskovits, D.K. 1996. *Neotropical Birds: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago. 478p.
- Bencke, G.A. & Kindel, A. 1999. Bird counts along an altitudinal of Atlantic forest in northeastern Rio Grande do Sul, Brazil. *Ararajuba*, 7: 91-107.
- Goerck, J.M. 1999. Distribution of birds along an elevational gradient in the Atlantic forest of Brazil: implications for the conservation of endemic and endangered species. *Bird Conservation International*, 9: 235-253.

Continua na página seguinte

- Buzzetti, D.R.C. 2000. Distribuição altitudinal de aves em Angra dos Reis e Parati, sul do estado do Rio de Janeiro, Brasil. Pp. 131-148. In: M.A.S. Alves, J.M.C. Silva, M. Van Sluys, H.G. Bergallo & C.F.D. Rocha (orgs.). *A Ornitologia no Brasil: Pesquisa Atual e Perspectivas*. EdUERJ, Rio de Janeiro. 351p.
- Melo-Junior, T.A.; Vanconcelos, M.F.; Fernandes, G.W. & Marini, M.A. 2001. Bird species distribution and conservation in Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Bird Conservation International*, 11: 189-204.
- Develey, P.F. 2004. As aves da Estação Ecológica Juréia-Itatins. Pp. 278-295. In: O.A.V. Marques & W. Duleba (ed.). *A Estação Ecológica Juréia-Itatins: Ambiente Físico, Flora e Fauna*. Holos, Ribeirão Preto. 386p.
- Fávaro, F.L.; Anjos, L.; Lopes, E.V.; Mendonça, L.B. & Volpato, G.H. 2006. Effect of altitudinal/latitudinal gradient about forest ovenbirds species (Aves : Furnariidae) in the Tibagi river basin, Parana, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 261-266.
- Rajão, H. & Cerqueira, R. 2006. Distribuição altitudinal e simpatria das aves do gênero *Drymophila* Swainson na Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23: 597-607.
- Mallet-Rodrigues, F.; Parrini, R.; Pimentel, L.M.S. & Bessa, R. 2010. Altitudinal distribution of birds in a mountainous region in southeastern Brazil. *Zoologia*, 27: 503-522.
- Cavazere, V. & Silveira, L.F. 2012. Bird species diversity in the Atlantic Forest of Brazil is not explained by the Mid-domain Effect. *Zoologia*, 29: 285-292.

MAMÍFEROS

- Bonvicino, C.R.; Langguth, A.; Lindbergh, S.M. & Paula, A.C. 1997. An elevational gradient study of small mammals at Caparaó National Park, South eastern Brazil. *Mammalia*, 61: 547-560.
- Geise, L.; Pereira, L.G.; Bossi, D.E.P. & Bergallo, H.G. 2004. Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64: 599-612.
- Bordignon, M.O. & França, A.O. 2009. Riqueza, diversidade e variação altitudinal em uma comunidade de morcegos filostomídeos (Mammalia: Chiroptera) no Centro-Oeste do Brasil. *Chiroptera Neotropical*, 15: 425-433.
- Cárceles, N.C.; Godói, M.N.; Hannibal, W. & Ferreira, V.L. 2011. Effects of altitude and vegetation on small-mammal distribution in the Urucum Mountains, western Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 27: 279-287.

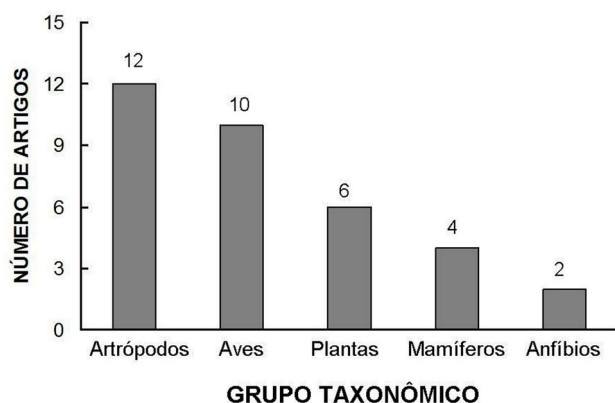


Figura 3. Número de artigos publicados sobre a variação altitudinal das espécies ao longo de gradientes altitudinais no Brasil.

Figure 3. Number of published articles about the altitudinal variation of species along altitudinal gradients in Brazil.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A maioria dos estudos sobre gradientes altitudinais indica que ocorre uma diminuição no número de espécies nas altitudes mais elevadas, apontando a existência de um pico de diversidade nas altitudes intermediárias. Os fatores físicos (ex. temperatura, precipitação, riachos e microhabitats específicos disponíveis para a reprodução) têm efeitos significativos sobre a distribuição espacial das espécies ao longo do gradiente altitudinal, enquanto as interações competitivas

geralmente têm pouca influência. A maior parte dos estudos que testaram o efeito Rapoport mostrou que os anuros tendem a não seguir este padrão. No Brasil, apenas dois estudos consideraram o efeito da altitude sobre a distribuição das espécies de anfíbios. A amplitude altitudinal nesses estudos é restrita, e isso, associado ao efeito de localidades distantes e distintos anos de amostragens, ainda limitam a compreensão da distribuição das espécies de anuros ao longo dos gradientes altitudinais no Brasil.

AGRADECIMENTOS: CFDR recebeu financiamento do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (Processos 304791/2010-5 e 470265/2010-8) e da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro – FAPERJ através do programa “Cientistas do Nosso Estado” (Processo E-26/102.765.2012). CCS recebeu bolsa de doutorado do CNPq (Processo 141555/2008-4) e atualmente recebe bolsa de pós-doutorado também do CNPq (Processo 150151/2012-8). Carlos Eduardo V. Grelle, Érica Caramaschi, José P. Pombal Jr., Ricardo J. Sawaya, Hélio R. Silva e Davor Vrcibradic leram uma versão prévia deste manuscrito.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, D.C. & CHURCH, J.O. 2008. Amphibians do not follow Bergmann's rule. *Evolution*, 62: 413-420. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00297> .
- ALMEIDA-GOMES, M.; ALMEIDA-SANTOS, M.; GOYANNES-ARAÚJO, P.; BORGES-JR., V.N.T.; VRCIBRADIC, D.; SIQUEIRA, C.C.; ARIANI, C.V.; DIAS, A.S.; SOUZA, V.V.; PINTO, R.R.; VAN SLUYS, M. & ROCHA,

- C.F.D. 2010. Anurofauna of an Atlantic Rainforest fragment and its surroundings in northern Rio de Janeiro State, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70: 871-877. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842010000400018> .
- ALMEIDA-GOMES, M.; VRCIBRADIC, D.; SIQUEIRA, C.C.; KIEFER, M.C.; KLAION, T.; ALMEIDA-SANTOS, P.; NASCIMENTO, D.; ARIANI, C.V.; BORGES-JR., V.N.T.; FREITAS-FILHO, R.F.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2008. Herpetofauna of an Atlantic Rainforest area (Morro São João) in Rio de Janeiro State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 80: 291-300. <http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37652008000200007> .
- ALMEIDA-NETO, M.; MACHADO, G.; PINTO-DA-ROCHA, R. & GIARETTA, A.A. 2006. Harvestman (Arachnida: Opiliones) species distribution along three Neotropical elevational gradients: an alternative rescue effect to explain Rapoport's rule? *Journal of Biogeography*, 33: 361-375. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01389> .
- ARAÚJO, O.G.S.; TOLEDO, L.F.; GARCIA, P.C.A. & HADDAD, C.F.B. 2009. The amphibians of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 9. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032009000400020> .
- ASHTON, K.G. 2002a. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology*, 80: 708-716. <http://dx.doi.org/10.1139/Z02-049> .
- ASHTON, K.G. 2002b. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 505-523. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822X.2002.00313> .
- ASHTON, K.G.; TRACY, M.C. & QUEIROZ, A. 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *American Naturalist*, 156: 390-415. <http://dx.doi.org/10.1086/303400> .
- BEEHLER, B. 1981. Ecological structuring of forest bird communities in New Guinea. *Monographiae Biologicae*, 42: 837-861.
- BEHANGANA, M.; KASOMA, P.M.B. & LUISELLI, L. 2009. Ecological correlates of species richness and population abundance patterns in the amphibian communities from the Albertine Rift, East Africa. *Biodiversity and Conservation*, 18: 2855-2873. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-009-9611-9> .
- BERGER, L.; SPEARE, R.; DASZAK, P.; GREEN, D.E.; CUNNINGHAM, A.A.; GOGGIN, C.L.; SLOCOMBE, R.; RAGAN, M.A.; HYATT, A.D.; MCDONALD, K.R.; HINES, H.B.; LIPS, K.R.; MARANTELLI, G. & PARKES, H. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 95: 9031-9036. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.95.15.9031>.
- BERNAL, M.H. & LYNCH, J.D. 2008. Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*, 1826: 1-25.
- BERVEN, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog, *Rana sylvatica*. a) An experimental analysis of life history traits. *Evolution*, 36: 962-983. <http://dx.doi.org/10.2307/2408075> .
- BROOMHALL, S.D.; OSBORNE, W.S. & CUNNINGHAM, R.B. 2000. Comparative effects of ambient ultraviolet-b radiation on two sympatric species of Australian frogs. *Conservation Biology*, 14: 420-427. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98130> .
- BROWN, J.H. 1971. Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist*, 105: 467-478. <http://dx.doi.org/10.2307/2459514> .
- BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445-449. <http://dx.doi.org/10.2307/1935620> .
- BROWN, W.C. & ALCALA, A.C. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forests of Cuernos de Negros, Philippine Islands. *Ecology*, 42: 628-636. <http://dx.doi.org/10.2307/1933494> .
- BUSTAMANTE, M.; RON, S. & COLOMA, L. 2005. Cambios en la diversidad en siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica*, 37: 180-189. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00025>.
- CADAVID, J.C.G.; ROMAN-VALENCIA, C. & GÓMEZ, A.F.T. 2005. Composición y estructura de anfibios anuros en un transecto altitudinal de los Andes Centrales de Colombia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7: 103-118.
- COLLINS, J.P. & STORFER, A. 2003. Amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*, 9: 89-98. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1472-4642.2003.00012> .
- COLWELL, R.K. & LEES, D.C. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 70-76. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767) .
- CORTEZ-FERNANDEZ, C. 2006. Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata. *Ecología en Bolivia*, 41: 46-64.
- CRUZ, C.A.G. & FEIO, R.N. 2007. Endemismos em anfíbios em áreas de altitude na Mata Atlântica no sudeste do Brasil. Pp. 117-126. In: L.B. Nascimento & M.E. Oliveira (eds.). Herpetologia no Brasil. Segunda Edição. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, MG. 354p.
- CVETKOVIC, D.; TOMASEVIC, N.; FICETOLA, G.F.; CRNOBRNJA-ISAILOVIC, J. & MIAUD, C. 2009. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo*. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47: 171-180. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00504> .

- DAVIDSON, C.; SHAFFER, H.B. & JENNINGS, M.R. 2002. Spatial tests of the pesticide drift, habitat destruction, UV-B, and climate-change hypotheses for California amphibian declines. *Conservation Biology*, 16: 1588-1601. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01030> .
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York, NY. 670p.
- ETEROVICK, P.C.; CARNAVAL, A.C.O.Q.; BORGES-NOJOSA, D.M.; SILVANO, D.L.; SEGALLA, M.V. & SAZIMA, I. 2005. Amphibian declines in Brazil: an overview. *Biotropica*, 37: 166-179. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00024>.
- FATORELLI, P. & ROCHA, C.F.D. 2008. O que molda a distribuição das guildas de girinos tropicais? Quarenta anos de busca por padrões. *Oecologia Brasiliensis*, 12: 733-742.
- FAUTH, J.E.; CROTHER, B.I. & SLOWINSKI, J.B. 1989. Elevational patterns of species richness, evenness and abundance of the Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Biotropica*, 21: 178-185.
- FLESCHE, A.D.; SWANN, D.E.; TURNER, D.S. & POWELL, B.F. 2010. Herpetofauna of the Rincon Mountains, Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 55: 240-253. <http://dx.doi.org/10.1894/PAS-14.1> .
- FORERO-MEDINA, G.; JOPPA, L. & PIMM, S.L. 2010. Constraints to species' elevational range shifts as climate changes. *Conservation Biology*, 25: 163-171. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01572> .
- FRECKLETON, R.P.; MATOS, D.M.S.; BOVI, M.L.A. & WATKINSON, A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology*, 40: 846-858. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00842> .
- FU, C.; HUA, X.; LI, J.; CHANG, Z.; PU, Z. & CHEN, J. 2006. Elevational patterns of frog species richness and endemic richness in the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography*, 29: 919-927. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04802> .
- GAGNE, W.C. 1979. Canopy-associated arthropods in Acacia Koa and *Metrosideros* tree communities along an altitudinal transect on Hawaii Island. *Pacific Insects*, 21: 56-82.
- GERMANO, J.M.; SANDER, J.M.; HENDERSON, R.W. & POWELL, R. 2003. Herpetofaunal communities in Grenada: a comparison of altered sites, with an annotated checklist of Grenadian amphibians and reptiles. *Caribbean Journal of Science*, 39: 68-76.
- GIARETTA, A.A.; FACURE, K.G.; SAWAYA, R.J.; MEYER, J.H.D. & CHEMIN, N. 1999. Diversity and abundance of litter frogs in a montane forest of southeastern Brazil: Seasonal and altitudinal changes. *Biotropica*, 31: 669-674. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00416> .
- GRAHAM, G.L. 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 17: 657-668.
- HALLOY, S. 1989. Altitudinal limits of life in subtropical mountains: What do we know? *Pacific Science*, 43: 170-184.
- HEATWOLE, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. Pp. 1-19. In: N.J. Scott Jr. (ed.). *Herpetological communities: a symposium of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles and The Herpetologists' League*. Wildlife Research Report, Washington, D.C. 239p.
- HERO, J.M. & MORRISON, C. 2004. Frog declines in Australia: Global implications. *Herpetological Journal*, 14: 175-186.
- HEYER, W.R. 1967. A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia*, 1967: 259-271. <http://dx.doi.org/10.2307/1442113> .
- HOFER, U.; BERSIER, L.F. & BORCARD, D. 1999. Spatial organization of a herpetofauna on an elevational gradient revealed by null model tests. *Ecology*, 80: 976-988.
- HOFER, U.; BERSIER, L.F. & BORCARD, D. 2000. Ecotones and gradient as determinants of herpetofaunal community structure in the primary forest of Mount Kupe, Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 517-533.
- HOFER U.; BERSIER, L.F. & BORCARD, D. 2004. Relating niche and spatial overlap at the community level. *Oikos*, 106: 366-376. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12786> .
- HU, J.; LI, C.; XIE, F. & JIANG, J. 2012. Endemic amphibians and their distribution in China. *Asian Herpetological Research*, 3: 163-171. <http://dx.doi.org/10.3724/SP.J.1245.2012.00163> .
- HU, J.; XIE, F.; LI, C. & JIANG, J. 2011. Elevational patterns of species richness, range and body size for spiny frogs. *PLoS ONE*, 6: e19817. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0019817> .
- HUEY, R.B. 1978. Latitudinal pattern of between-altitude faunal similarity: mountains might be "higher" in the tropics. *The American Naturalist*, 112: 225-254. <http://dx.doi.org/10.1086/283262> .
- HUNTER, M.L. & YONZON, P. 1993. Altitudinal distribution of birds, mammals, people, forests, and parks in Nepal. *Conservation Biology*, 7: 420-423. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07020420> .
- HUTCHISON, V.H.; HAINES, H.B. & ENGBRETSON, G. 1976. Aquatic life at high altitude: respiratory adaptation in the Lake Titicaca frog, *Telmatobius culeus*. *Respiratory Physiology*, 27: 115-129. [http://dx.doi.org/10.1016/0034-5687\(76\)90022-0](http://dx.doi.org/10.1016/0034-5687(76)90022-0) .
- IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versão 2012.2. <www.iucnredlist.org>. (Acesso em 27/10/2012).
- JANZEN, D.H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 113: 81-101.
- JANZEN, D.H. 1973. Sweep samples of tropical foliage insects:

- effects of season, vegetation types, elevation, time of day, and insularity. *Ecology*, 54: 687-708. <http://dx.doi.org/10.2307/1935359>.
- KANNAN, R. & JAMES, A.D. 2009. Effects of climate change on global biodiversity: a review of key literature. *Tropical Ecology*, 50: 31-39.
- KRIGER, K.M. & HERO, J.M. 2008. Altitudinal distribution of chytrid (*Batrachochytrium dendrobatidis*) infection in subtropical Australian frogs. *Austral Ecology*, 33: 1022-1032. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01872> .
- LAURENCIO, D. & FITZGERALD, L.A. 2010. Environmental correlates of herpetofaunal diversity in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 521-531. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467410000222> .
- LEGENDRE, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659-1673. <http://dx.doi.org/10.2307/1939924> .
- LEMCKERT, F.L. 1999. Impacts of selective logging on frogs in a forested area of northern New South Wales. *Biological Conservation*, 89: 321-328. [http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00117-7](http://dx.doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00117-7) .
- LEMCKERT, F. & MAHONY, M.J. 2010. The relationship among multiple-scale habitat variables and pond use by anurans in northern New South Wales, Australia. *Herpetological Conservation Biology*, 5: 537-547.
- LICHT, L.E. 2003. Shedding light on ultraviolet radiation and amphibian embryos. *Bioscience*, 53: 551-561. [http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0551:SLOURAJ\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0551:SLOURAJ]2.0.CO;2) .
- LICHT, L.E. & GRANT, K.P. 1997. The effects of ultraviolet radiation on the biology of amphibians. *American Zoologist*, 37: 137-145.
- LOMOLINO, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 3-13. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00229> .
- LUDDECKE, H. 2002. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. *Oecologia*, 130: 403-410. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-001-0820-5> .
- MACARTHUR, R.H. 1972. *Geographical ecology*. Harper and Rowe Publishers, New York, NY. 269p.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 203p.
- MARCO, A.; LIZANA, M.; ALVAREZ, A. & BLAUSTEIN, A.R. 2001. Egg-wrapping behaviour protects newt embryos from UV radiation. *Animal Behaviour*, 61: 639-644. <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.2000.1632> .
- MARTÍN, P.S. 1958. *A biogeography of reptiles and amphibians in the Gomez Farias Region, Tamaulipas, Mexico*. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, MI. 102p.
- MOEN, D.S.; SMITH, S.A. & WIENS, J.J. 2009. Community assembly through evolutionary diversification and dispersal in Middle American treefrogs. *Evolution*, 63: 3228-3247. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00810> .
- MORRISON, C. & HERO, J.M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology*, 72: 270-279. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00696> .
- NANIWADEKAR, R. & VASUDEVAN, K. 2007. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. *Journal of Biogeography*, 34: 842-853. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01648> .
- NAVARRO, S.A.G. 1991. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre del Sur, Guerrero, Mexico. *The Condor*, 94: 29-39.
- NAVAS, C.A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation Neotropical anurans. *Oecologia*, 108: 617-626. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00329034> .
- NAVAS, C.A. 1997. Thermal extremes at high elevations in the Andes: physiological ecology of frogs. *Journal of Thermal Biology*, 22: 467-477. [http://dx.doi.org/10.1016/S0306-4565\(97\)00065](http://dx.doi.org/10.1016/S0306-4565(97)00065) .
- NAVAS, C.A. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 133: 469-485. [http://dx.doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00207-6](http://dx.doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00207-6) .
- NAVAS, C.A. 2006. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology*, 46: 82-91. <http://dx.doi.org/10.1093/icb/iccj001> .
- NUNES, G.K.M. & SANTOS, S.B. 2011. Gradiente de altitude e riqueza de espécies: como o estudo dos moluscos terrestres contribui com esta questão? *Oecologia Australis*, 15: 854-868. <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2011.1504.06> .
- OLALLA-TÁRRAGA, M.A. & RODRÍGUEZ, M.A. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 606-617. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00309> .
- OWEN, J.G. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. *Journal of Mammalogy*, 71: 1-13.
- PETERS, R.L. & DARLING, J.D.S. 1985. The greenhouse effect and nature reserves. *Bioscience*, 35: 707-717.
- PHOCHAYAVANICH, R.; VORIS, H.K.; KHONSUE, W.; THUNHIKORN, S. & THIRAKHUPT, K. 2010. Comparison of stream frog assemblages at three elevations in an evergreen forest, North-Central Thailand. *Zoological Studies*, 49: 632-639.

- PIMM, S.L.; JONES, H.L. & DIAMOND, J. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist*, 132: 757-785.
- PINEDA, E. & HALFFTER, G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, 117: 499-508. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2003.08.009> .
- POMBAL, J.P. & HADDAD, C.F.B. 2007. Estratégias e modos reprodutivos em anuros. Pp. 101-116. In: L.B. Nascimento & P.M.E. Oliveira (eds.). *Herpetologia no Brasil. Segunda Edição*. Sociedade Brasileira de Herpetologia, Belo Horizonte, MG. 354p.
- POUGH, H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *The American Naturalist*, 115: 92-112.
- POUNDS, J.A.; BUSTAMANTE, M.R.; COLOMA, L.A.; CONSUEGRA, J.A.; FOGDEN, M.P.L.; FOSTER, P.N.; LA MARCA, E.; MASTERS, K.L.; MERINO-VITERI, A.; PUSCHENDORF, R.; RON, S.R.; SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G.A.; STILL, C.J. & YOUNG, B.E. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439: 161-67. <http://dx.doi.org/10.1038/nature04246> .
- POUNDS, J.A.; FOGDEN, M.P.L. & CAMPBELL, J.H. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398: 611-615. <http://dx.doi.org/10.1038/19297> .
- POYNTON, J.C. 2003. Altitudinal species turnover in southern Tanzania shown by anurans: some zoogeographical considerations. *Systematics and Biodiversity*, 1: 117-126. <http://dx.doi.org/10.1017/S1477200002001019> .
- POYNTON, J.C.; LOADER, S.P.; SHERRATT, E. & CLARKE, B.T. 2007. Amphibian diversity in East African biodiversity hotspots: Altitudinal and latitudinal patterns. *Biodiversity and Conservation*, 16: 1103-1118. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-006-9074-1> .
- QIAN, H.; WANG, X.; WANG, S. & LI, Y. 2007. Environmental determinants of amphibian and reptile species richness in China. *Ecography*, 30: 471-482. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.05025> .
- RANDALL, M.G.M. 1982. The dynamics of an insect population through its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera). *Journal of Animal Ecology*, 51: 993-1016.
- RAHBEK, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, 18: 200-205. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00341> .
- RAHBEK, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, 8: 224-239. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701> .
- RAPOPORT, E.H. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México D.F. 214p.
- RAXWORTHY C.J.; PEARSON, R.G.; RABIBISOA, N.; RAKOTONDRAZAFY, A.M.; RAMANAMANJATO, J.B.; RASELIMANANA, A.P.; WU, S.; NUSSBAUM, R.A. & STONE, D.A. 2008. Extinction vulnerability of tropical montane endemism from warming and upslope displacement: a preliminary appraisal for the highest massif in Madagascar. *Global Change Biology*, 14: 1-18. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.1596> .
- RAY, C. 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of Morphology*, 106: 85-108. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.1051060104> .
- ROCHA, C.F.D.; HATANO, F.H.; VRCIBRADIC, D. & VAN SLUYS, M. 2008. Frog species richness, composition and diversity in coastal Brazilian restinga habitats. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 109-115. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842008000100015> .
- ROCHA, C.F.D.; VAN SLUYS, M.; ALVES, M.A.S.; BERGALLO, H.G. & VRCIBRADIC, D. 2000. Activity of leaf-litter frogs: when should frogs be sampled? *Journal of Herpetology*, 34: 285-287.
- ROCHA, C.F.D.; VRCIBRADIC, D.; KIEFER, M.C.; ALMEIDA-GOMES, M.; BORGES-JR., V.N.T.; CARNEIRO, P.C.F.; MARRA, R.V.; ALMEIDA-SANTOS, P.; SIQUEIRA, C.C.; GOYANNES-ARAÚJO, P.; FERNANDES, C.G.A.; RUBIÃO, E.C.N. & VAN SLUYS, M. 2007. A survey of the leaf-litter frog assembly from an Atlantic Forest area (Reserva Ecológica de Guapiaçu) in Rio de Janeiro State, Brasil, with an estimate of frog densities. *Tropical Zoology*, 20: 99-108.
- ROMDAL, T.S. & GRYTNES, J.A. 2007. An indirect area effect on elevational species richness patterns. *Ecography*, 30: 440-448. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0906-7590.2007.04954> .
- RUGGIERO, A. & LAWTON, J.H. 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biological Journal of the Linnean Society*, 63: 283-304.
- RUIZ, G.; ROSENMAN, M. & VELOSO, A. 1989. Altitudinal distribution and blood values in the toad, *Bufo spinulosus* Wiegmann. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 94: 643-646.
- SALLES, R.O.L.; WEBER, L.N. & SILVA-SOARES, T. 2009. Amphibia, Anura, Parque Natural Municipal da Taquara, municipality of Duque de Caxias, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Check List*, 5: 840-854.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Pp. 11-46. In: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, New York, NY. 671p.
- SBH 2012. Sociedade Brasileira de Herpetologia. <<http://www.sbherpetologia.org.br>>. (Acesso em 28/10/2012).
- SCOTT JR., N.J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica*, 8: 41-58. <http://dx.doi.org/10.2307/2387818> .
- SHOO, L.P. & WILLIAMS, Y. 2004. Altitudinal distribution and abundance of microhylid frogs (*Cophixalus* and *Austrochaperina*) of north-eastern Australia: baseline data for detecting biological responses to future climate change. *Australian Journal of Zoology*, 51: 282-302.

52: 667-676. <http://dx.doi.org/10.1071/ZO04023> .

SILVA, H.R.; CARVALHO, A.L.G. & BITTENCOURT-SILVA, G.B. 2008. Frogs of Marambaia: a naturally isolated Restinga and Atlantic Forest remnant of southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 8. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032008000400017> .

SILVA-SOARES, T.; HEPP, F.; COSTA, P.N.; LUNA-DIAS, C.; GOMES, M.R.; CARVALHO-E-SILVA, A.M.P.T. & CARVALHO-E-SILVA, S.P. 2010. Anfíbios anuros da RPPN Campo Escoteiro Geraldo Hugo Nunes, Município de Guapimirim, Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 10. <<http://www.biotaneotropica.org.br/v10n2/en/abstract?inventory+bn01210022010>>. (Acesso em 10/11/2012).

SINSCH, U. 1989. Behavioural thermoregulation of the Andean toad (*Bufo spinulosus*) at high altitudes. *Oecologia*, 80: 32-38. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00789928> .

SIQUEIRA, C.C.; VRCIBRADIC, D.; ALMEIDA-GOMES, M.; BORGES-JR., V.N.T.; ALMEIDA-SANTOS, P.; ALMEIDA-SANTOS, M.; ARIANI, C.V.; GUEDES, D.M.; GOYANNES-ARAÚJO, P.; DORIGO, T.A.; VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2009. Density and richness of the leaf litter frogs of an Atlantic Rainforest area in Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro State, Brazil. *Zoologia*, 26: 97-102.

SIQUEIRA, C.C.; VRCIBRADIC, D.; DORIGO, T.A. & ROCHA, C.F.D. 2011. Anurans from two high-elevation areas of Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia*, 28: 457-464.

STARNES, S.M.; KENNEDY, C.A. & PETRANKA, J.W. 2000. Sensitivity of embryos of Southern Appalachian amphibians to ambient solar UV-B radiation. *Conservation Biology*, 14: 277-282. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98596> .

STEVENS, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapaport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist*, 140: 893-911.

SUÁREZ-BADILLO, H. & RAMÍREZ-PINILLA, M.P. 2004. Anuros del gradiente altitudinal de la Estación Experimental y Demostrativa El Rasgón (Santander, Colômbia). *Caldasia*, 26: 395-416.

TERBORGH, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52: 23-40. <http://dx.doi.org/10.2307/1934735> .

TERBORGH, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*, 58: 1007-1019. <http://dx.doi.org/10.2307/1936921> .

TOFT, C.A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia*, 47: 34-38.

TOLEDO, L.F.; BRITO, F.B.; ARAÚJO, O.G.S.; GIASSON, L.O.M. & HADDAD, C.F.B. 2006. The occurrence of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology*, 1: 185-191. [http://dx.doi.org/10.2994/1808-9798\(2006\)1\[185:TOOBDI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2994/1808-9798(2006)1[185:TOOBDI]2.0.CO;2) .

VALGAS, A.B.; DINIZ-FILHO, A.J.F. & SANT'ANA, C.E.R. 2003. Macroecologia de Icterinae (Aves: Passeriformes): Efeito Rapoport e modelos nulos de distribuição geográfica. *Ararajuba*, 11: 57-64.

VASCONCELOS, T.S.; SANTOS, T.G.; HADDAD, C.F.B. & ROSSA-FERES, D.C. 2010. Climatic variables and altitude as predictors of anuran species richness and number of reproductive modes in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 423-432. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467410000167> .

VASUDEVAN, K.; KUMAR, A. & CHELLAM, R. 2006. Species turnover: the case of stream amphibians of rainforests in the Western Ghats, southern India. *Biodiversity and Conservation*, 15: 3515-3525. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-004-3101> .

WEBER, R.E.; OSTOJIC, H.; FAGO, A.; DEWILDE, S.; VAN HAUWAERT, M.L.; MOENS, L. & MONGE, C. 2002. Novel mechanism for high-altitude adaptation in hemoglobin of the Andean frog *Telmatobius peruvianus*. *American Journal of Physiology - Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 283: 1052-1060. <http://dx.doi.org/10.1152/ajpregu.00292.2002> .

WEBER, L.N.; PROCACI, L.S.; SALLES, R.O.L.; SILVA, S.P.; CORRÊA, A.L. & CARVALHO-E-SILVA, S.P. 2007. Amphibia, Anura, Bufonidae, *Melanophryniscus moreirae*: Distribution extension. *Check List*, 3: 346-347.

WHITTAKER, R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147: 250-260. <http://dx.doi.org/10.1126/science.147.3655.250> .

WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 42: 207-264. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185X.1967.tb01419> .

Submetido em 01/11/2012

Aceito em 30/04/2013