

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

**DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS NO CERRADO EM
CENÁRIOS ATUAIS E FUTUROS**

Débora Leite Silvano

Brasília - DF

Abril de 2011

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

**DISTRIBUIÇÃO E CONSERVAÇÃO DE ANFÍBIOS NO CERRADO EM
CENÁRIOS ATUAIS E FUTUROS**

Débora Leite Silvano

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia da Universidade de Brasília como
parte das exigências para obtenção do título de
Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Brasília - DF

Abril de 2011

DÉBORA LEITE SILVANO

Distribuição e conservação de anfíbios no Cerrado em cenários atuais e futuros


Tese aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia

Banca Examinadora:

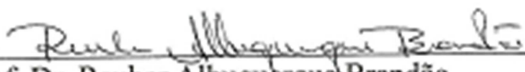


Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli
Orientador – UnB

Prof. Dr. Paulo Bretas Salles
Membro Titular – UnB



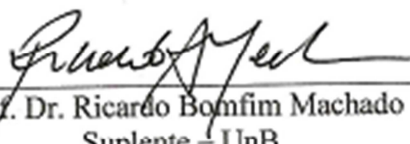
Prof. Dr. Miguel Ângelo Marini
Membro Titular – UnB



Prof. Dr. Reuber Albuquerque Brandão
Membro Titular – UnB-FT



Prof. Dr. Taran Grant
Membro Titular – PUC-RS



Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado
Suplente – UnB

Brasília, abril de 2011

À razão da minha mais completa e autêntica felicidade

Rinaldo e Melissa

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas e instituições contribuíram de maneira direta ou indireta para este trabalho e eu não conseguiria citar individualmente cada uma, mas agradeço imensamente a todas elas. Agradeço especialmente:

Ao meu marido e grande companheiro **Rinaldo Pereira** por ter sempre me apoiado incondicionalmente, sendo pai e mãe em todas as minhas longas e frequentes ausências nestes últimos quatro anos, e à minha filha **Melissa** por ser tão madura, no alto dos seus cinco aninhos, suportando tão bem a minha ausência;

À minha parceira neste trabalho, e agora grande amiga, **Paula Valdujo**, por todas as infinitas horas de trabalho que compartilhamos, por todas as ideias trocadas e por todo apoio a qualquer hora e momento. Sem essa parceria nada disso seria possível;

Ao meu orientador **Guarino Colli**, por ter me deixado caminhar sozinha e, ao mesmo tempo, estado presente em todos os momentos em que precisei, sempre me ajudando a encontrar o caminho;

À **Ana Carolina Carnaval** por me acolher em Nova York e me co-orientar em um dos capítulos deste trabalho, me proporcionando excelentes discussões, que servirão para sempre;

Aos professores **Márcio Martins** e **Ricardo Machado** e aos colegas **Cristiano Nogueira**, **Fernanda Werneck**, **Gabriel Costa**, **Mariana Ferreira**, **Renata Françoso**, **Frederico Takahashi** e **Felipe Rego** por todas as ideias, discussões e auxílio ao longo do processo;

Às minhas alunas **Mariana Batista**, por seu empenho e colaboração imprescindíveis em vários momentos deste trabalho, e à **Mara Albuquerque e Silva** por também colaborar, acompanhar a Mari e tornar tudo mais divertido;

Aos curadores, gerentes de coleção e técnicos de todas as coleções zoológicas que visitamos (**CFBH, CHUNB, DZSJRP, MCN, MNRJ, MZUSP, UFMT, ZUEC, ZUFG e ZUFMS**) por nos terem acolhido tão bem e facilitado em muito o nosso trabalho;

Aos meus alunos do grupo de estudos de anfíbios e répteis da Universidade Católica de Brasília (**CHUCB**) por todos os momentos de discussão que tivemos e ao curso de Ciências Biológicas da UCB, na pessoa da diretora Dra. **Lourdes Loureiro**, por me dar apoio e compreender todas as ausências necessárias durante os últimos dois anos;

Aos **colegas do laboratório** de herpetologia da UnB, pelas oportunidades de discussão e interesse pelo meu trabalho;

Aos professores, secretários e colegas da **pós-graduação em Ecologia** da UnB, pelo apoio e convívio durante o curso;

Às instituições que contribuíram financeiramente para a execução deste trabalho: **CAPES e CNPq** pelas bolsas de doutorado e **FAP-DF e Fundação O Boticário de Proteção à Natureza** pelo financiamento dos projetos;

E, finalmente, a todos os meus **amigos** e à minha **família** pelo apoio e carinho fundamentais.

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	3
APRESENTAÇÃO.....	5
CAPÍTULO 1	7
A influência do ambiente e da história sobre os padrões de distribuição da diversidade de anfíbios em um <i>hotspot</i> de biodiversidade	7
Resumo	8
Introdução.....	10
Métodos	15
Resultados.....	21
Discussão.....	22
Referências bibliográficas	30
CAPÍTULO 2	53
Predicting the effects of climate change and habitat loss on amphibians in a Brazilian hotspot	53
Abstract.....	54
Introduction	56
Material and Methods.....	59
Results	62
Discussion.....	64
References	68

CAPÍTULO 3	84
Prioridades para a conservação da diversidade evolutiva dos anfíbios no Cerrado ...	84
Resumo	85
Introdução	87
Métodos	90
Resultados.....	94
Discussão	96
Referências Bibliográficas.....	100
CONSIDERAÇÕES FINAIS	121

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1	7
Figura 1. Superfícies de riqueza (a) e diversidade filogenética (b) de anuros no Cerrado. Os valores correspondem à média para quadrículas de 0,5 grau.....	51
CAPÍTULO 2	53
Figure 1: Range expansion (+) and contraction (⊕) during the 2000-2050 interval, using the centroid of the known range of endemic and near endemic amphibian species of Cerrado, under the unbounded (a) and bounded dispersal (b) scenarios. See text for details.	77
Figure 2: SAPO gain and loss (2000-2050) in the unbounded and the bounded dispersal scenario (a). See in <i>b</i> a rotation image of <i>a</i> and in <i>c</i> an explanation of the figure. Circles are representing each species.....	77
Figure 3: Contraction (black), expansion (dark grey) and stability (light grey) areas for <i>Bokermannohyla sazimai</i> (a) and <i>Odontophrynus salvatori</i> (b) showing a projection of more suitable habitats in the Andean region in 2050.....	77
Figure 4: Direction of displacement of distribution's centroid (2000-2050) of endemic and near endemic amphibian species of Cerrado biome in the unlimited dispersal scenario (a) and the scenario with limited dispersal (b).....	77
Figure 5: Predicted current (2000) and future (2050) richness surfaces of amphibian species of Cerrado biome.	77
Figure 6: Predicted average potential loss of amphibian species richness in the Cerrado in 2055 under future climate change and habitat destruction (“business as usual”) scenarios.....	77

CAPÍTULO 3	84
Figura 1: Unidades de Planejamento – UPs (Ottobacias nível 5), remanescentes de vegetação (cinza) e Unidades de Conservação (UCs) de Proteção Integral do Cerrado (preto).	117
Figura 2: Riqueza de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado por Unidade de Planejamento.....	117
Figura 3: Áreas prioritárias para conservação de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado e bacias hidrográficas nível 2.	117

ÍNDICE DE TABELAS

CAPÍTULO 1	7
Tabela 1. Hipóteses testadas pelo presente estudo como possíveis determinantes da distribuição da riqueza e da diversidade filogenética (PD) de anfíbios anuros do Cerrado. Cada hipótese é associada a uma ou mais variáveis preditoras.	47
Tabela 2. Resultado da análise de modelos lineares generalizados (GLM), para a riqueza de anuros do Cerrado. Coeficiente: coeficientes médios padronizados da regressão; z , e p se referem aos testes da significância dos parâmetros; Importância: frequência de ocorrência da variável nos modelos onde $\Delta AICc < 6$	49
Tabela 3. Resultado da análise de modelos lineares (LM), para a diversidade filogenética de anuros do Cerrado. Coeficiente: coeficientes médios padronizados da regressão; t e p se referem aos testes da significância dos parâmetros; Importância: frequência de ocorrência da variável nos modelos onde $\Delta AICc < 6$	50

CAPÍTULO 2	53
CAPÍTULO 3	84
<p>Tabela 1: Área de distribuição (em milhões de hectares), metas de conservação, percentual da meta de conservação atingido (área da distribuição contida em Unidades de Conservação) e classificação de acordo com o percentual da meta atingido para as espécies de anfíbios endêmicas do bioma Cerrado.</p>	
	108
<p>Tabela 2: Categoria (número de vezes em que foi selecionada) das Unidades de Planejamento (UPs), número de UPs, área (em milhões de ha) e percentual do Cerrado correspondente a cada categoria de UPs na melhor solução de áreas prioritárias para conservação de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado.</p>	
	114
<p>Tabela 3: Riqueza de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado, riqueza de espécies de anfíbios anuros exclusivas de cada bacia hidrográfica (EB) e compartimentos do relevo, que concentram áreas prioritárias, por bacia hidrográfica nível 2. Em negrito as bacias que concentram a maior parte das áreas prioritárias para conservação das espécies de anuros endêmicas do Cerrado.....</p>	
	115

RESUMO

O Brasil é o país que possui a maior diversidade de anfíbios do mundo, mas o conhecimento e, principalmente, as ações de conservação acerca desta fauna ainda é mínimo. Os anfíbios são animais globalmente ameaçados, com populações em franco declínio distribuídas por todo o mundo e com significativa concentração na região neotropical e por isso merecem uma atenção especial. O Cerrado, um dos *hotspots* para conservação da biodiversidade mundial, se destaca pela falta de conhecimento e políticas de conservação adequadas. Este estudo teve como objetivo geral avançar no conhecimento sobre a fauna de anfíbios anuros no Cerrado, avaliar o estado atual e futuro de conservação deste grupo no bioma e fornecer subsídios para políticas e estratégias de conservação necessárias. No primeiro capítulo buscamos determinar os fatores ambientais contemporâneos e histórico-evolutivos que melhor predizem os padrões de distribuição da riqueza de espécies e diversidade filogenética dos anfíbios no Cerrado. Verificamos que riqueza e diversidade filogenética são dois componentes distintos da biodiversidade e apresentam diferentes respostas a variáveis ambientais e, conseqüentemente, possuem distribuições geográficas distintas. A riqueza de anuros concentra-se entre as regiões central e sudeste do Cerrado enquanto que a diversidade filogenética concentra-se principalmente nas regiões central e norte. O segundo capítulo é uma previsão dos efeitos das mudanças climáticas e da perda de hábitat sobre espécies de anfíbios endêmicas do bioma. Neste estudo, nós modelamos a distribuição potencial de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado em resposta a uma média de cenários de mudanças climáticas previstas para 2050. Estes modelos foram associados a modelos de previsão da degradação de habitat no Cerrado, em 2050, com o objetivo de avaliar não somente os efeitos das mudanças climáticas sobre esses animais, mas

também os efeitos da sinergia entre a perda de habitat e mudanças climáticas. As análises foram realizadas em dois cenários distintos: com e sem restrições à dispersão das espécies. No cenário mais realista (com restrição), a maioria das espécies vai sofrer mais contração do que expansão de áreas adequadas à sua ocorrência em 2050. A direção predominante de deslocamento para o sudeste é preocupante, uma vez que as áreas do sudeste são as mais perturbadas e densamente povoadas do Brasil. Se a ocupação humana no Cerrado continuar em direção ao norte, como esperado, a proporção de habitats naturais restantes será tão pequena que a riqueza de anfíbios será reduzida para menos da metade. O terceiro e último capítulo trata de prioridades para a conservação da diversidade evolutiva dos anfíbios no Cerrado. Neste estudo realizamos uma análise de lacunas para avaliar o estado de proteção de espécies endêmicas de anuros do Cerrado. Em seguida, selecionamos áreas prioritárias para a conservação desse bioma com base em uma abordagem de planejamento sistemático da conservação, incluindo também atributos das espécies como critérios de priorização. Cinquenta e duas espécies são consideradas espécies-lacuna, sendo que 19 delas estão completamente fora de Unidades de Conservação. As áreas prioritárias estão localizadas na porção central do Cerrado, e incluem vales de rios e montanhas. As áreas prioritárias selecionadas aqui são também as regiões mais ricas e que possuem a maior diversidade filogenética do bioma, demonstrando seu alto potencial para a conservação da história evolutiva das linhagens no Cerrado.

ABSTRACT

Brazil is well known as the world leader in amphibian diversity and also for the scarcity of knowledge and actions to promote amphibian conservation. Amphibians are experiencing population decline all over the world, especially in the neotropics bringing to them special attention. Regarding to Cerrado biome, a biodiversity hotspot for conservation, lack of knowledge and appropriate conservation policies stands out. This work aimed to bring and advance on knowledge about the Cerrado anurans' fauna in the approaching it through the evaluation of current and future scenarios about amphibian conservation status. The body of knowledge produced here provided information for conservation strategies and policies. In the first chapter we look after historical and contemporary environmental factors that best predict the distribution patterns of species richness and phylogenetic diversity of amphibians in the Cerrado. We found that richness and phylogenetic diversity are two distinct components of biodiversity, which are differently impacted by environmental variables and consequently showing different geographical distributions. The richness is concentrated between the central and southeast of Cerrado while the phylogenetic diversity is concentrated mainly in central and north areas. The second chapter aimed to investigate models that can predict how climate changes and habitat loss will affect amphibian species endemic to the biome. In this study, we modeled the potential distribution of three endemic or nearly endemic species to this biome in response to an average of projected climate changes scenarios for 2050. These models were associated with predictive models of habitat degradation in Cerrado in 2050, aiming to evaluate not only the effects of climate change on these animals, but also the effects of synergy between climate changes and habitat loss. Analyses were performed in two different scenarios: with or without species dispersal

restrictions. In the more realistic scenario (with dispersal restrictions), most species will suffer with contraction of area suitable for their occurrence in 2050. The predominant direction of dispersal to the southeast is worrying, since the areas of the southeast are among the most disturbed and densely populated areas of Brazil. If human occupation in the Cerrado continue northward, as expected, the proportion of remaining natural habitats will be so small that the richness of amphibians will be reduced to less than half of what we have right now. The third and final chapter deals with priorities to promote evolutionary diversity conservation of amphibians in the Cerrado. In this study we applied the gap analysis methodology to assess the state of endemic species protection. Based on our results, conservation priority areas were selected taking into account a systematic planning approach for conservation, where specie attributes was taken as prioritization criteria. Fifty-two species were considered gap species, with 19 of them completely out of protected areas. The priority areas were located in the central portion of the Cerrado, and include river valleys and mountains. The priority areas selected here were showed the richest and greatest phylogenetic diversity of the biome, demonstrating its high potential for evolutionary history conservation of amphibian lineages in the Cerrado.

APRESENTAÇÃO

Apesar de o Brasil ser o país que possui a maior diversidade de anfíbios, com mais de 900 espécies, o conhecimento acerca desta fauna ainda é mínimo. Existem poucas informações a respeito da distribuição, história natural e ecologia das espécies e, principalmente, existem grandes áreas que ainda não foram investigadas. Além disso, os resultados de levantamentos, em sua maioria, não são publicados. Neste sentido, as informações existentes nas coleções zoológicas, ainda que pouco exploradas, possuem um valor inestimável. Os anfíbios são animais globalmente ameaçados, com populações em franco declínio distribuídas por todo o mundo e com significativa concentração na região neotropical e por isso merecem uma atenção especial.

Dentre os biomas brasileiros, o Cerrado destaca-se por ser um dos menos conhecidos em termos de sua fauna de anfíbios. Sabe-se que este bioma vem sofrendo com altas taxas de destruição de seus habitats, dando lugar a pastagens plantadas e culturas anuais. Diversas espécies animais e vegetais estão ameaçadas de extinção no bioma, mas o pouco conhecimento sobre os anfíbios não nos permite fazer uma correta avaliação do seu estado de conservação. Além disso, a porcentagem de áreas legalmente protegidas no bioma é mínima. Diante destes fatos, compreende-se a urgência na obtenção de maiores informações sobre a fauna de anfíbios no Cerrado e no delineamento de ações para sua conservação.

O trabalho aqui apresentado traz muitos avanços no conhecimento da fauna de anfíbios do Cerrado, além de contribuir para a sua conservação. Para a sua realização construímos um banco de dados com mais de 45 mil registros de espécimes de anfíbios de diversas localidades, principalmente no Cerrado, relacionados a 720 espécies, pertencentes a 79 gêneros e procedentes de 958 localidades. Estes dados são

provenientes de espécimes examinados em 10 coleções zoológicas brasileiras, registros não examinados das mesmas coleções, dados coletados em campo e dados de literatura ecológica e taxonômica. 27.522 espécimes de anfíbios foram examinados nas seguintes coleções: 1.736 na CFBH (Coleção do Dr. Célio F. B. Haddad na UNESP Rio Claro), 7.673 na CHUNB (Coleção Herpetológica da UNB), 2.108 na DZSJRP (Departamento de Zoologia e Botânica da UNESP São José do Rio Preto), 857 no MCN (Museu de Ciências Naturais da PUC-Minas), 2.974 no MNRJ (Museu Nacional do Rio de Janeiro), 7.371 no MZUSP (Museu de Zoologia da USP), 1.744 na UFMT (Coleção Zoológica da UFMT), 506 na ZUEC (Coleção Zoológica da UNICAMP), 2.273 espécimes da ZUFG (Coleção Zoológica da UFG) e 280 da ZUFMS (Coleção Zoológica da UFMS). Além dos dados de espécimes examinados em coleções, constam no banco de dados 8.608 registros de espécimes não examinados das mesmas coleções, 1.519 registros de campo, 5.616 registros de literatura ecológica e 1.982 registros de literatura taxonômica.

Esta tese está estruturada em três capítulos na forma de manuscritos a serem submetidos para publicação. No primeiro, a ser ainda traduzido para o inglês e submetido para a revista *Diversity and Distributions*, verificamos a influência do ambiente e da história sobre os padrões de distribuição da diversidade de anfíbios anuros no Cerrado. O segundo capítulo, já submetido para a revista *Global Change Biology*, é uma previsão dos efeitos das mudanças climáticas e da perda de hábitat sobre espécies de anfíbios endêmicas do bioma. O terceiro e último capítulo, a ser ainda traduzido para o inglês e submetido para a revista *Conservation Biology*, trata de prioridades para a conservação da diversidade evolutiva dos anfíbios no Cerrado.

CAPÍTULO 1

A influência do ambiente e da história sobre os padrões de distribuição da diversidade de anfíbios em um *hotspot* de biodiversidade

Débora Leite Silvano^{1,2}, Ana Carolina Q. Carnaval³, Paula Hanna Valdujo⁴ e Guarino

Rinaldi Colli⁵

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, 70910-900

Brasília, Distrito Federal, Brasil.

² Ciências Biológicas, Universidade Católica de Brasília, 71966-700 Brasília, Distrito

Federal, Brasil.

³ Department of Biology, City University of New York, 10031 New York, NY, USA

⁴ Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, 05508-900 São Paulo, SP,

Brasil.

⁵ Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, Distrito

Federal, Brasil.

Resumo

A diversidade de espécies não se encontra distribuída de forma homogênea no planeta e identificar os padrões de diversidade regional e os fatores que originam, mantêm e influenciam estes padrões, torna-se prioritário para fins de conservação e pesquisa. Nos últimos anos tem havido um consenso sobre a importância da utilização de componentes da diversidade que incluam informações sobre a história evolutiva das espécies que a compõe, como é o caso da diversidade filogenética. Os anfíbios estão entre os vertebrados mais ameaçados do planeta em função, principalmente, de suas limitações fisiológicas. Neste estudo buscamos determinar os fatores ambientais contemporâneos e histórico-evolutivos que melhor predizem os padrões de distribuição da riqueza de espécies e diversidade filogenética dos anfíbios no Cerrado, um dos *hotspots* para conservação da biodiversidade mundial. Nove variáveis ambientais são incluídas na análise, representando oito hipóteses relacionadas a fatores ambientais contemporâneos (gradiente altitudinal, energia, balanço energia-água, produtividade, heterogeneidade ambiental, estabilidade climática, e favorabilidade e estresse ambiental). Quatro variáveis históricas são também avaliadas, representando a influência da história evolutiva sobre padrões de diversidade local. Verificamos que riqueza e diversidade filogenética são dois componentes distintos da biodiversidade. Apesar de serem positivamente correlacionadas, suas respostas a variáveis ambientais e, conseqüentemente, suas distribuições geográficas são distintas. A riqueza de anuros no Cerrado concentra-se entre as regiões central e sudeste do Cerrado enquanto que a diversidade filogenética concentra-se principalmente nas regiões central e norte. A riqueza de espécies de anuros no Cerrado está relacionada a regiões com condições climáticas mais estáveis, ambientalmente heterogêneas e com maior evapotranspiração,

corroborando com as hipóteses testadas. A diversidade filogenética de anuros no Cerrado também se encontra associada a regiões de clima mais estável, que reduzem as taxas de extinção, e de topografia mais heterogênea que favorecem a especiação, promovendo a diversidade filogenética. Entretanto, apresentou uma relação negativa com a precipitação no trimestre mais frio, podendo ser um resultado da adaptação das espécies à forte sazonalidade característica do Cerrado. A diversidade filogenética apresentou uma maior associação a valores mais baixos de altitude no Cerrado, em concordância com outros autores que consideram áreas mais elevadas muito mais como berçários que museus de espécies. Com relação às variáveis ambientais históricas, o modelo climático do Cerrado para o último máximo interglacial apresentou um alto poder preditivo tanto para a riqueza quanto para a diversidade filogenética de anuros. Os modelos existentes apontam para uma relativa estabilidade ambiental do bioma durante o Quaternário, favorecendo o acúmulo de espécies e a redução das taxas de extinção. Pelo que percebemos aqui, e em outros estudos já realizados, os padrões de distribuição de anfíbios parecem refletir um balanço entre condições ambientais atuais e pretéritas.

Introdução

A diversidade de espécies não se encontra distribuída de forma homogênea no espaço geográfico (Gaston, 2000). Muitas hipóteses têm sido levantadas para explicar os processos que determinam esse padrão. Entretanto, as relações entre o meio ambiente, a história evolutiva e os padrões de distribuição de espécies ainda são insuficientemente exploradas. Este fato é principalmente marcante na região Neotropical, que concentra uma das maiores diversidades do planeta. Face ao forte impacto antrópico imposto a essa região, identificar os padrões de diversidade regional e os fatores que originam, mantêm e influenciam estes padrões, torna-se prioritário para fins de conservação e pesquisa básica (Whittaker *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2007).

Vários estudos atribuem padrões de distribuição de espécies a condições ambientais contemporâneas, tais como disponibilidade de energia (Wright, 1983; Turner *et al.*, 1987; Currie, 1991), dinâmica água-energia (O'Brien, 1993; O'Brien, 1998), produtividade (Hutchinson, 1959), estresse ambiental (Fraser & Currie, 1996) e favorabilidade, estabilidade ou heterogeneidade ambientais (Pianka, 1966; Richerson & Lum, 1980). De acordo com as predições destas hipóteses, a riqueza deve estar principalmente correlacionada a maiores valores de temperatura, precipitação e evapotranspiração, porque uma maior disponibilidade de energia pode sustentar mais espécies (Moser *et al.*, 2005). Além disso, ambientes climaticamente estáveis e heterogêneos garantem a permanência de um maior número de espécies.

Já o reconhecimento de que a história evolutiva é fundamental para entender os padrões de distribuição das espécies e a composição de comunidades é mais recente. Apenas na última década passou-se a incorporar variáveis históricas em estudos de biodiversidade (e.g. Campbell *et al.*, 2002; Graham, 2006; Araújo *et al.*, 2008b; Kraft *et*

al., 2010; Lima-Ribeiro *et al.*, 2010). Essas investigações têm focado as taxas de diversificação, a duração e a extensão geográfica de ambientes favoráveis à ocorrência de espécies-chave. Ao discutirem o gradiente latitudinal de biodiversidade, por exemplo, Mittelbach *et al.* (2007) argumentam que a maior diversidade dos trópicos advém das altas taxas de especiação *in loco*, combinadas à maior persistência das linhagens locais. Jansson (2003), Graham (2006), Carnaval *et al.* (2009), Werneck *et al.* (em revisão), dentre outros, indicam que a estabilidade do clima e da vegetação, ao longo do tempo, permitem o acúmulo e manutenção da diversidade.

A maioria dos estudos já realizados utiliza a riqueza de espécies como variável substituta da diversidade (Margules & Pressey, 2000; Rodrigues & Brooks, 2007) e buscam correlacionar riqueza ao ambiente físico atual (Moser *et al.*, 2005). A riqueza não é o único componente da diversidade, mas a sua utilização se faz necessária à medida que informações sobre outros componentes ainda é bastante escassa (Margules & Pressey, 2000; Rodrigues & Brooks, 2007). Nos últimos anos tem havido um consenso sobre a importância da utilização de componentes da diversidade que incluam informações sobre a história evolutiva das espécies que a compõe, como é o caso da diversidade filogenética, principalmente em estudos relacionados à conservação (Faith, 1992; Rodrigues *et al.*, 2005). Indo além da mera quantificação da riqueza de espécies num dado local, este componente da diversidade considera as relações filogenéticas e, portanto, a história evolutiva das linhagens que ocupam uma área de interesse (Faith, 1992, 2002). O índice considera que clados mais antigos e linhagens ou espécies relictuais representam histórias evolutivas únicas, merecedoras de prioridade em conservação (Weitzman, 1998; Hartmann & Steel, 2006). A diversidade filogenética é importante matéria-prima para adaptação a mudanças futuras (Rodrigues *et al.* 2005) e, assim como a riqueza, não está igualmente distribuída pelo planeta (Sechrest, 2002).

Podemos considerar que existem dois tipos de mecanismos relacionados a cada uma das hipóteses sobre os padrões de distribuição da diversidade: mecanismos ecológicos relacionados às respostas das espécies aos parâmetros ambientais contemporâneos, e mecanismos evolutivos relacionados à influência das condições ambientais ao longo do tempo sobre as taxas de diversificação (Davies *et al.*, 2007). Mas, modelos de distribuição da diversidade que considerem um ou outro tipo de mecanismo não são mutuamente exclusivos e vários estudos já foram realizados na tentativa de coloca-los em um mesmo contexto (ver revisão em Diniz-Filho *et al.*, 2009a). Entretanto, espera-se que os mecanismos evolutivos tenham uma maior influência sobre a distribuição da diversidade filogenética que os mecanismos ecológicos.

A composição de taxocenoses de anfíbios parece influenciada tanto por fatores ecológicos históricos quanto contemporâneos, incluindo a capacidade de dispersão, condições ambientais (Duellman & Trueb, 1994; Seymour *et al.*, 2001; Rodrigues, 2005), história evolutiva, e eventos geográficos (e.g. de Maynadier & Hunter Jr., 1995; Seymour *et al.*, 2001; Smith *et al.*, 2007). Estudos de padrões globais de distribuição de anfíbios (Pulliam, 2006) confirmam que os *hotspots* (sensu Mittermeier *et al.*, 2004) concentram mais história evolutiva que o esperado se tomarmos como base o número de espécies em cada um deles. A diversidade filogenética de anfíbios nos *hotspots* é, em média, 2,1% maior que o esperado (resultado semelhante é observado para mamíferos (Sechrest, 2002). Estas informações são de grande relevância para o planejamento da conservação nestes ecossistemas, principalmente considerando-se que os anfíbios estão entre os vertebrados mais ameaçados do planeta (Stuart *et al.*, 2004; Hoffmann *et al.*, 2010). Em função de suas limitações fisiológicas, esse grupo é extremamente sensível a

mudanças nas condições ambientais e frequentemente utilizado como bioindicador (Buckley & Jetz, 2007).

Existem várias hipóteses que relacionam a diversidade de anfíbios a fatores ambientais contemporâneos (Tabela 1). A riqueza de espécies, por exemplo, tende a ser inversamente proporcional à altitude (Duellman & Trueb, 1994; Navas, 2002; Smith *et al.*, 2009). No entanto, nos trópicos, a relação entre altitude e riqueza é frequentemente positiva – fato associado à existência de espécies montanas endêmicas e de distribuição restrita (e.g. Jetz *et al.*, 2004; Davies *et al.*, 2007). Estudos recentes apontam que os padrões de riqueza de anfíbios são altamente direcionados pelo balanço entre água e energia (Hawkins *et al.*; Qian, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2008a). Outros estudos demonstram a importância da disponibilidade de água (Oliveira & Diniz-Filho, 2010; Qian, 2010), pelo fato do grupo apresentar pele permeável e depender de meios aquáticos ou úmidos para reprodução (Feder & Burggren, 1992). De forma similar, relacionado à favorabilidade ambiental, o solo pode interferir na distribuição e riqueza de espécies uma vez que sua permeabilidade influencia na formação ou disponibilidade de corpos d'água (Seymour *et al.*, 2001). Hipóteses relacionadas à energia e produtividade propõem que o número de espécies que coexistem em determinada região é determinada pela disponibilidade de recursos alimentares (Wright, 1983; Buckley & Jetz, 2007; Araújo *et al.*, 2008a). A heterogeneidade de habitats influencia a diversidade de recursos e condições, de modo que quanto maior a heterogeneidade, maior a diversidade de espécies (Buckley & Jetz, 2007).

Não existem muitos estudos que relacionem os padrões de distribuição da diversidade filogenética dos anfíbios a fatores ambientais contemporâneos. Contudo, de modo geral, fatores que favorecem a diversificação de espécies e, conseqüentemente, a riqueza, podem ter efeitos diferentes sobre a diversidade filogenética (Davies *et al.*,

2007). Por exemplo, fatores que favorecem um aumento nas taxas de especiação devem apresentar uma correlação negativa sobre a diversidade filogenética, uma vez que teríamos a comunidade composta principalmente por espécies filogeneticamente mais próximas. Em contrapartida, fatores que atuam na diminuição das taxas de extinção devem se correlacionar positivamente com a diversidade filogenética, permitindo a coexistência de espécies mais distantes filogeneticamente. Assim, considerando valores constantes de riqueza, espera-se encontrar maior diversidade filogenética em (Tabela 1): áreas mais baixas ou de altitudes intermediárias, uma vez que altas altitudes favorecem a especiação de neoendêmicas (Jetz *et al.*, 2004); áreas com maior produtividade, energia e água, uma vez que estes fatores atuam na diminuição das taxas de extinção (e.g. Evans & Gaston, 2005); e áreas com menor variação de altitude, temperatura e precipitação, que representam áreas mais homogêneas e com menores taxas de especiação (Davies *et al.*, 2007).

Ainda são relativamente escassas as investigações sobre a influência de variáveis relacionadas à história dos ambientes sobre padrões de distribuição de anfíbios. Os estudos disponíveis até o momento incorporam informações sobre domínios biogeográficos (Buckley & Jetz, 2007), simulações climáticas durante o último Máximo Glacial (LGM) (Araújo *et al.*, 2008a), estabilidade ambiental no Quaternário superior (50 kyr BP) (Graham, 2006; Carnaval *et al.*, 2009; Lima-Ribeiro *et al.*, 2010), e relações filogenéticas entre as espécies (Smith *et al.*, 2005; Wiens *et al.*, 2006; Smith *et al.*, 2007; Kozak & Wiens, 2010). Os resultados, de maneira geral, apontam para uma grande influência do componente histórico sobre os padrões de distribuição do grupo, principalmente quando em conjunto com os fatores ambientais contemporâneos.

O presente estudo tem como objetivo determinar os fatores ambientais contemporâneos e histórico-evolutivos que melhor predizem os padrões de distribuição

da riqueza de espécies e diversidade filogenética dos anfíbios no Cerrado, um dos hotspots para conservação da biodiversidade mundial (Mittermeier *et al.*, 2004). Nove variáveis ambientais (altitude, evapotranspiração potencial, evapotranspiração, produtividade primária líquida, variação da altitude, variação anual da temperatura, sazonalidade da precipitação, quantidade de água no solo e precipitação no trimestre mais frio) são incluídas na análise, representando as oito hipóteses relacionadas a fatores ambientais contemporâneos acima descritas (gradiente altitudinal, energia, balanço energia-água, produtividade, heterogeneidade ambiental, estabilidade climática, e favorabilidade e estresse ambiental). Quatro variáveis históricas são também avaliadas, representando a influência da história evolutiva sobre padrões de diversidade local (modelos climáticos de distribuição do bioma durante o Holoceno, último glacial, e último interglacial, e um modelo de distribuição de áreas climaticamente estáveis durante o Quaternário recente). O entendimento dos padrões de distribuição da biodiversidade de um grupo tão ameaçado, como os anfíbios, em um dos hotspots de biodiversidade é fundamental para o delineamento de estratégias de conservação adequadas (Gaston, 2000; Klink & Machado, 2005).

Métodos

O Cerrado é um dos *hotspots* para a conservação da biodiversidade mundial (Silva & Bates, 2002; Mittermeier *et al.*, 2004), sendo a mais diversificada savana tropical do mundo. Altas taxas de destruição de habitats são visíveis neste bioma: nos últimos 35 anos, mais da metade de sua cobertura original foi substituída por pastagens plantadas e culturas anuais (Myers *et al.*, 2000; Sala *et al.*, 2000; Klink & Machado, 2005).

Diversas espécies animais e vegetais estão ameaçadas de extinção e o percentual de Unidades de Conservação de Proteção Integral não ultrapassa 2,2%.

O Cerrado possui uma extensão de 1,8 milhões de km² e está localizado na porção central da América do Sul, no Centro-Oeste brasileiro. O bioma é um mosaico heterogêneo de fitofisionomias vegetais, incluindo desde formações campestres até florestais, e formando um gradiente de altura-densidade (Eiten, 1972, 1982). Este domínio fitogeográfico estabelece contato com grandes domínios florestais (Mata Atlântica e Amazônia) e domínios abertos (Chaco, Pantanal e Caatinga). O clima do Cerrado apresenta duas estações bem definidas, uma seca e outra chuvosa (Assad, 1994) e as temperaturas médias variam entre 22 e 27°C. Neste estudo, consideramos sob o nome Cerrado as ecorregiões ‘Cerrado’, ‘Alto Paraná Atlantic Forest’ e ‘Mato Grosso Seasonal Forests’ propostas por Olson *et al.* (2001).

A fauna de anfíbios do Cerrado é composta por três categorias de espécies: a) táxons compartilhados com domínios vegetacionais vizinhos, cujo padrão de distribuição é bem definido e restrito às áreas mais próximas a cada domínio de influência (Colli *et al.*, 2002; Rodrigues, 2005; Brandão & Araujo, 2008; Valdujo, 2011), b) espécies generalistas, que ocorrem em áreas abertas e distribuídas por todo o Brasil, e c) um número expressivo (cerca de 50%) de espécies endêmicas (Valdujo, 2011). Face à alta diversidade de habitats observada nesse bioma (Silva 1995), espera-se que a composição faunística entre diferentes tipos de ambientes do Cerrado, cada um sujeito a uma história geomorfológica e climática distinta, reflita processos de evolução da paisagem (Silva, 1997; Silva & Bates, 2002).

Para descrever padrões regionais de riqueza de anfíbios, utilizamos dados de distribuição de 184 espécies de anfíbios anuros que ocorrem no Cerrado (*sensu* Olson *et al.*, 2001). Estes dados foram obtidos através de trabalhos de campo, registros na

literatura e inventários em coleções zoológicas brasileiras que contabilizaram mais de 30.000 exemplares (ver Valdujo, 2011). Com base na matriz de dados de ocorrência, geramos um mapa de distribuição para cada uma das 184 espécies. Para as espécies de distribuição restrita (<5 localidades de ocorrência, N=42), a área de distribuição incluiu uma zona de 0,5 grau ao redor de cada ponto de coleta. Para as espécies com mais do que cinco pontos de ocorrência, construímos modelos correlativos de distribuição potencial com base em dados climáticos e de altitude, utilizando o algoritmo de Máxima Entropia – MAXENT (Phillips *et al.*, 2006; Phillips & Dudik, 2008). Os valores de altitude são provenientes de imagens SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) da NASA (National Aeronautics and Space Administration-EUA), usada na resolução de 5km. Os valores de declividade e aspecto foram derivados a partir dos valores de altitude. Variáveis bioclimáticas (www.worldclim.org) em formato matricial, com resolução de 5km, são o resultado da interpolação da média dos dados climáticos mensais de estações climáticas no período entre 30 (1960-1990) e 50 anos (1950-2000), de acordo com a sua disponibilidade nas estações meteorológicas (Hijmans *et al.*, 2005). Aqui foram utilizadas apenas as variáveis bioclimáticas não correlacionadas ($r < 0,8$), sendo elas temperatura média anual, variação da temperatura média diurna, isotermalidade, sazonalidade da temperatura, temperatura máxima do mês mais úmido, variação da temperatura anual, temperatura média do trimestre mais úmido, temperatura média do trimestre mais seco, precipitação anual, sazonalidade da precipitação, precipitação do trimestre mais úmido, precipitação do trimestre mais seco, precipitação do trimestre mais quente e precipitação do trimestre mais frio. Cada modelo foi convertido em um modelo binário (indicando locais de presença ou ausência da espécie), utilizando como limite de corte o valor logo acima dos 10% menores valores previstos associados com os registros de cada espécie (lowest presence threshold ‘LPT’

Pearson *et al.*, 2007). Este valor relaciona-se à quantidade de erros relativos à precisão dos registros de ocorrência (Peterson *et al.*, 2008). Seu uso se justifica já que diferentes fontes de dados foram utilizadas para construção da matriz de localidades, havendo possibilidade de erros de localização e geo-referenciamento. Para remover áreas climaticamente adequadas à presença da espécie, mas sabidamente não ocupadas por elas, os modelos foram recortados pelo polígono mínimo convexo incluindo todos os pontos de coleta da espécie, acrescido de uma zona de 0,5 grau. Com isso, geramos um modelo de distribuição correspondente às áreas adequadas à ocorrência da espécie (modelos de distribuição potencial) dentro da sua extensão de ocorrência (mínimo polígono convexo). Através da sobreposição dos mapas de distribuição de todas as espécies, geramos uma superfície de riqueza de anfíbios anuros no Cerrado.

Para o cálculo da diversidade filogenética, construímos uma super-árvore baseada nas hipóteses filogenéticas propostas para os grupos de espécies (por gênero) que ocorrem no Cerrado: *Adelphobates*, *Allobates*, *Ameerega*, *Crossodactylus*, *Hylodes*, *Odontophrynus*, *Proceratophrys*, *Thoropa* (Grant *et al.*, 2006a); *Aplastodiscus*, *Hypsiboas*, *Scinax*, *Pseudis* (Wiens & Bachelet, 2010); *Barycholos*, *Ceratophrys* (Hedges *et al.*, 2008); *Bokermannohyla*, *Corythomantis*, *Dendropsophus*, *Itapotihyla*, *Osteocephalus*, *Trachycephalus* (Faivovich *et al.*, 2005); *Chiasmocleis*, *Dermatonotus*, *Elachistocleis* (van der Meijden *et al.*, 2007); *Eupemphix*, *Physalaemus* (Nascimento *et al.*, 2005); *Ischnocnema*, *Oreobates*, *Pristimantis* (Padial *et al.*, 2008); *Leptodactylus* (Ponssa, 2008); *Melanophryniscus*, *Rhaebo*, *Rhinella* (Chaparro *et al.*, 2007) (Maciel *et al.*, 2010); *Phasmahyla*, *Phyllomedusa* (Faivovich *et al.*, 2010); *Pipa*, *Pleurodema*, *Sphaenorhynchus* (Frost *et al.*, 2006); e *Vitreorana* (Guayasamin *et al.*, 2008). Assumimos politomias dentro de táxons para os quais não existem hipóteses filogenéticas. A super-árvore foi construída seguindo o formato Newick (ver descrição

em http://evolution.genetics.washington.edu/phylip/newick_doc.html) utilizando o pacote *Analyses of Phylogenetics and Evolution (ape)* para R (Paradis *et al.*, 2004). O cálculo da diversidade filogenética seguiu o proposto por Faith (1992) e foi realizado com o pacote *Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology* para R (Kembel *et al.*, 2010). Para o comprimento dos ramos, utilizamos o método proposto por Grafen (1989), onde cada nó sucessivamente a partir da raiz recebe um peso e o comprimento do ramo é dado pela diferença entre os pesos dos nós inferior e superior.

Utilizando o teste de correlação de Pearson, identificamos e excluímos variáveis preditoras altamente correlacionadas ($r > 0,8$), ficando com 13 variáveis (Tabela 1). Nove variáveis estão relacionadas às hipóteses sobre fatores ambientais contemporâneos, tendo sido selecionadas com base na literatura (Tabela 1) (e.g. Rodriguez *et al.*, 2005; Costa *et al.*, 2007; Qian, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2008a). Para as hipóteses relacionadas a fatores históricos selecionamos quatro variáveis (Tabela 1) que incluem modelos preditivos de distribuição do Cerrado no passado e áreas de refúgio potenciais como uma aproximação das áreas de estabilidade climática do Cerrado ao longo do Quaternário tardio (Werneck *et al.*, em revisão). Utilizamos aqui a definição mais ampla de Cerrado ('broad') modelada por Werneck *et al.* (em revisão) que inclui, além da área *core* do domínio, também as áreas de transição que ocorrem na região de contato com os domínios adjacentes.

A autocorrelação espacial é uma propriedade geral de variáveis ecológicas e ocorre quando os valores de interesse observados entre duas localidades são mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) que o esperado ao acaso, em função da distância entre elas (Legendre, 1993). Assim, a autocorrelação é uma forma de dependência estatística entre observações coletadas no espaço geográfico. Uma vez que a falta de independência estatística entre réplicas pode

acarretar interpretações equivocadas de análises de inferência estatística (pseudoreplicação Hurlbert, 1984), utilizamos o método proposto por Borcard *et al.* (1992) que consiste na construção de um polinômio do terceiro grau a partir da latitude (x) e longitude (y), contendo nove termos:

$$z = x + y + x^2 + xy + y^2 + x^3 + x^2y + xy^2 + y^3$$

A contribuição de cada termo do polinômio para a variação dos dados de riqueza de anfíbios foi testada através de um Modelo Linear Generalizado (GLM), sendo que os termos selecionados pelo modelo, apresentando valores significativos, foram incluídos como covariáveis nas demais análises.

Para testar o poder preditivo de cada variável sobre as duas variáveis resposta de interesse (riqueza e diversidade filogenética), extraímos os valores de todas variáveis para 1.000 pontos escolhidos aleatoriamente na área do Cerrado. Pontos com riqueza de espécies menor do que 20 ($n= 151$) foram excluídos, dado o risco de corresponderem a áreas mal amostradas. Para examinar a relação entre variáveis resposta e os preditores ambientais contemporâneos e históricos, usamos um processo de seleção de modelos lineares generalizados com base no Critério de Informação de Akaike (AIC). A seleção de modelos foi feita manualmente, partindo-se de um modelo vazio e, recursivamente, testando (qui-quadrado) se novas variáveis poderiam ser incluídas ou excluídas do modelo (Tabachnick & Fidell, 2001). Para avaliar a importância relativa das variáveis predictoras, calculamos seu coeficiente médio assim como a frequência de sua ocorrência a partir de todos os modelos onde $\Delta AIC_c < 6$ (Burnham & Anderson, 2002), utilizando o pacote MuMIn - Multi Model Inference para R (Burnham & Anderson, 2002). Ao longo do texto, médias são apresentadas \pm o desvio padrão.

Resultados

A riqueza e a diversidade filogenética de anuros do Cerrado foram significativamente correlacionadas ($r= 0,78$, $p<0,001$), embora seus padrões de distribuição tenham sido ligeiramente distintos (Fig. 1). A riqueza variou entre 5 e 72 espécies por localidade ($\bar{x}= 36,2 \pm 13,8$), sendo que as regiões central e sudeste, estendendo-se até a transição com a Mata Atlântica, concentraram a maior riqueza de espécies (Fig. 1a). A diversidade filogenética variou entre 2,4 e 9,3 ($\bar{x}= 6,8 \pm 1,3$), sendo que as regiões central e norte do bioma apresentaram os maiores valores, enquanto que as áreas de transição com outros biomas abertos (Caatinga, Pantanal e Chaco) apresentaram os menores valores (Fig. 1b).

A seleção de modelos indicou que os melhores preditores da variação na riqueza de anuros do Cerrado são, nesta ordem, a variação anual da temperatura (-), a distribuição potencial do bioma no último máximo interglacial (+), a sazonalidade da precipitação (-), a variação de altitude (+), e a evapotranspiração (+) (Tabela 2). A análise de médias de modelos, indicou que a variação na temperatura anual, a sazonalidade da precipitação, e a distribuição potencial durante o último interglacial são igualmente importantes para a variação da riqueza (Tabela 2), sendo seguidas pela variação de altitude e evapotranspiração. Dentre as variáveis selecionadas, a variação da altitude foi a que apresentou o menor coeficiente médio padronizado (Tabela 2).

A seleção de modelos indicou, como melhores preditores da diversidade filogenética de anuros do Cerrado, nesta ordem, a variação anual de temperatura (-), o modelo climático no último interglacial (+), a precipitação no trimestre mais frio (-), a variação de altitude (+), a altitude (-), e a sazonalidade da precipitação (-) (Tabela 3). A análise de médias de modelos indicou todas estas variáveis como igualmente

importantes na explicação da diversidade filogenética. Dentre as variáveis selecionadas a altitude foi a que apresentou o menor coeficiente médio padronizado (Tabela 3).

Discussão

A riqueza de espécies tem sido utilizada como um substituto da diversidade filogenética em estudos relacionados à conservação (e.g. Rodrigues & Gaston, 2002; Rodrigues *et al.*, 2005; Brooks *et al.*, 2006). Entretanto, aqui verificamos que riqueza e diversidade filogenética são dois componentes distintos da biodiversidade: apesar de serem positivamente correlacionadas, suas respostas a variáveis ambientais e, consequentemente, suas distribuições geográficas são distintas. Forest *et al.* (2007) também encontraram padrões conflitantes entre riqueza e diversidade filogenética de plantas na região do Cabo na África do Sul, invalidando o uso exclusivo de riqueza para delinear ações de conservação. A diversidade filogenética identifica comunidades que acumulam a maior diversidade de características, favorecendo a resposta positiva destas comunidades a alterações ambientais futuras (Faith 1992). Além disso, a extinção de uma espécie filogeneticamente mais distinta tende a levar a uma perda maior de informação genética do que a extinção de uma espécie filogeneticamente mais próxima das outras da mesma comunidade (May, 1991; Williams *et al.*, 1991). Em contrapartida, na utilização da riqueza consideramos todas as espécies como equivalentes, carregando a mesma quantidade de informação, não importando se algumas possuem alto valor de conservação ou ainda se outras são importantes para a manutenção dos processos na comunidade (Magurran, 2004; Cianciaruso *et al.*, 2009).

A riqueza de anuros no Cerrado concentra-se entre as regiões central e sudeste, na transição com a Mata Atlântica – um padrão descrito em estudos prévios (Diniz-

Filho *et al.*, 2004; Diniz-Filho *et al.*, 2006; Diniz-Filho & Bini, 2008; Diniz-Filho *et al.*, 2008b). Na ocasião, Diniz e colaboradores sugeriram que este padrão poderia representar um viés de coleta e estudos nessa região, que foi historicamente melhor amostrada em relação à porção norte e os extremos leste e oeste do domínio. Entretanto, utilizando de modelos de distribuição potencial fundamentados em extensa base de dados, nós minimizamos este viés e corroboramos o padrão. A alta riqueza encontrada na região de contato com a Mata Atlântica, correspondente à porção sudeste do Cerrado, não nos surpreende. Nesta região encontra-se a Serra do Espinhaço, caracterizada por altos níveis de endemismo e riqueza de espécies, devido à sua história geológica (Leite *et al.*, 2008). O Espinhaço corresponde à faixa orogênica pré-cambriana mais extensa e contínua do território brasileiro (Almeida-Abreu & Renger, 2002). Esta faixa é um ecótono entre a Mata Atlântica e o Cerrado, com uma grande heterogeneidade de ambientes e de fitofisionomias (Ab'sáber, 1977). A alta riqueza na porção central do domínio pode ser um efeito de domínio médio (mid-domain effect), como já relatado por outros autores (e.g. Colwell *et al.*, 2004; Rangel & Diniz-Filho, 2005), correspondendo à área de coincidência geométrica da distribuição da maioria das espécies.

Por outro lado, a diversidade filogenética de anuros concentra-se principalmente nas regiões central e norte do Cerrado, formando uma faixa noroeste-sudeste. As regiões que apresentaram a menor diversidade filogenética são aquelas de contato com outros biomas abertos. Valdujo (2011) aponta que o centro de dispersão de cerca de um terço dos gêneros de anuros do Cerrado se situa nas Florestas Amazônica e Atlântica, o que pode estar relacionado ao padrão de distribuição (noroeste-sudeste) da diversidade filogenética aqui encontrado, sendo maior nas áreas de influência dos biomas florestais e menor nas áreas de influência dos biomas abertos. Além disso, a área central do bioma

provavelmente apresentou a maior estabilidade ao longo das mudanças climáticas e geológicas ocorridas no passado (Werneck *et al.*, em revisão), permitindo a persistência da maioria das linhagens. Da mesma forma que para riqueza, o efeito do domínio médio também pode influenciar a alta diversidade filogenética na porção central do domínio.

A variação anual da temperatura e a sazonalidade da precipitação foram as variáveis ambientais contemporâneas com maior poder de predição sobre a distribuição da riqueza de anuros no Cerrado. Estas variáveis estão relacionadas à hipótese de estabilidade climática atual, que relaciona a capacidade de cada organismo em tolerar variações ambientais ao longo da sua vida (Fraser & Currie, 1996). Espera-se que poucas espécies de anuros sejam capazes de tolerar grandes variações de temperatura e precipitação, principalmente devido às suas limitações fisiológicas (Fraser & Currie, 1996; Oliveira & Diniz-Filho, 2010). No Cerrado, a riqueza de espécies de anuros correlaciona-se negativamente com ambas as variáveis, sendo maior em regiões com menor variação na temperatura e precipitação, corroborando esta hipótese (ver também Wiens *et al.*, 2006).

A variação da altitude e a evapotranspiração também possuem alto valor preditivo sobre a riqueza de espécies apesar de apresentarem menores valores de importância quando comparadas às variáveis anteriores. A variação da altitude está relacionada à hipótese de heterogeneidade de habitats, que prediz que habitats mais heterogêneos permitem a coexistência de um maior número de espécies, devido à maior disponibilidade de recursos e condições ecologicamente favoráveis (Kerr & Packer, 1997; Rahbek & Graves, 2001; Davies *et al.*, 2007). No Cerrado os maiores valores de riqueza ocorrem em regiões com maior variação de altitude. Qian *et al.* (2010), apontaram a heterogeneidade de habitat, representada pela variação da altitude, como

um preditor importante da riqueza de vertebrados em escala global, mas menos significativa que as variáveis climáticas utilizadas.

O balanço energia-água, aqui representado por evapotranspiração, é apontado em vários estudos como um determinante dos padrões de riqueza de anfíbios em diferentes escalas (Qian, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2008a). No Cerrado, os maiores valores de riqueza estão relacionados a regiões com maior evapotranspiração, somando mais um resultado a estes estudos. A evapotranspiração funciona como uma medida de disponibilidade de água relacionada aos requisitos fisiológicos destes animais que são sensíveis à dessecação e necessitam de ambientes úmidos para se reproduzir (Rodriguez *et al.*, 2005).

Com relação às variáveis ambientais históricas, apenas o modelo climático do Cerrado para o último máximo interglacial (130 kyr BP) apresentou um alto poder preditivo para a riqueza de anuros. Esta variável apresentou um alto valor de importância e o maior coeficiente, sendo que os maiores valores de riqueza foram previstos para as regiões onde o modelo previu a ocorrência do Cerrado no último máximo interglacial. O modelo climático para o último interglacial é o modelo mais antigo (130 ky BP) que temos para o Cerrado e sugere uma extensão um pouco menor que a atual para o bioma, estando o Cerrado restrito principalmente às porções central e noroeste (Werneck *et al.*, em revisão). Os modelos produzidos por Werneck *et al.* (em revisão) apontam para uma relativa estabilidade ambiental do bioma durante o Quaternário, com uma maior redução da sua área durante o último máximo glacial (6 ky BP). É sabido que a região tropical apresentou durante este período clima mais ameno, com pouca variação em relação ao restante do planeta, o que favoreceu o acúmulo de espécies e a redução das taxas de extinção (Fjeldsaå & Lovett, 1997; Willig *et al.*, 2003; Hawkins *et al.*, 2005; Zeisset & Beebee, 2008).

Um número maior de variáveis apresentou alto poder preditivo sobre a diversidade filogenética de anuros no Cerrado. Dentre as variáveis ambientais contemporâneas, variação anual da temperatura, sazonalidade da precipitação, precipitação no trimestre mais frio, variação da altitude e altitude apresentaram alto valor de importância. Assim como para riqueza, as variáveis relacionadas à hipótese de estabilidade climática atual, sendo elas variação anual da temperatura e sazonalidade da precipitação, correlacionam-se negativamente à diversidade filogenética no Cerrado. Este fato era esperado uma vez que ambientes mais estáveis reduzem as taxas de extinção favorecendo a diversidade filogenética (Davies *et al.*, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2009a).

A diversidade filogenética apresentou correlação negativa com a variável de precipitação no trimestre mais frio, aqui relacionada à hipótese de estresse ambiental. Apesar desta variável ter apresentado o segundo menor coeficiente de regressão na análise de média de modelos ela apresentou um alto valor de importância. Diniz-Filho *et al.* (2008a) encontraram um significativo e negativo efeito da temperatura sobre a riqueza de anfíbios no Cerrado, sendo mais espécies encontradas em áreas mais frias e secas. Os autores ressaltaram que este resultado inesperado pode estar mais associado ao pouco conhecimento que se tem desta fauna no Cerrado, revelando a tendência ou viés de amostragem existente. Entretanto, este não parece ser o caso para diversidade filogenética, uma vez que esta também está concentrada em áreas tidas como mal inventariadas segundo Diniz-Filho *et al.* (2008), como é o caso da porção norte do Cerrado. A forte sazonalidade é uma característica do Cerrado, onde durante metade do ano os índices de precipitação são baixíssimos e o trimestre que apresenta as temperaturas mais baixas coincide com este período. De certa forma, é esperado que a

maior parte das espécies que evoluíram e ocorrem no bioma atualmente, estejam bem adaptadas a estas condições.

A heterogeneidade topográfica favorece a especiação, uma vez que permite a coexistência de um maior número de espécies (e.g. Moritz *et al.*, 2000; Rahbek & Graves, 2001). Assim, a variabilidade topográfica e de habitats favorece uma alta riqueza, promovendo a diversidade filogenética (Davies *et al.* 2007), pelo simples fato destas duas variáveis serem altamente correlacionadas. Este parece ser o caso dos altos valores de diversidade filogenética de anuros encontrados nas regiões com maior variação de altitude no Cerrado.

A altitude foi uma variável importante no modelo para diversidade filogenética, apresentando uma maior associação desta variável a valores mais baixos de altitude no Cerrado. Wiens *et al.* (2006) associou este mesmo padrão, encontrado para hiliídeos da América Central, à colonização recente destas regiões. Outros autores apontam regiões montanhosas como importantes centros de diversidade na região tropical (Jetz & Rahbek, 2002; Smith *et al.*, 2007), fato associado à existência de espécies montanas endêmicas e de distribuição restrita (e.g. Jetz *et al.* 2005; Davies *et al.* 2007). No Cerrado, áreas altas como topos de planaltos também parecem ser ocupadas por espécies de distribuição restrita, sugerindo um padrão semelhante. Por exemplo, no gênero *Phyllomedusa*, grupo *hypochondrialis*, há quatro espécies conhecidas apenas de áreas elevadas do Cerrado (*P. centralis* na Chapada dos Guimarães, *P. ayeaye* no Morro do Ferro, em Poços de Caldas, *P. megacephala* na Cadeia do Espinhaço, e *P. oreades* em serras do Estado de Goiás, como Serra da Mesa, Chapada dos Veadeiros, e Serra dos Pirineus), enquanto que as formas de ampla distribuição – *P. azurea* e *P. nordestina* ocorrem nas depressões (Caramaschi, 2006). Assim, como considerado por Davies et al

(2007) a áreas mais elevadas seriam muito mais berçários que museus de espécies, favorecendo a riqueza, mas não necessariamente a diversidade filogenética.

Com relação às variáveis ambientais históricas, apenas o modelo climático do Cerrado para o último máximo interglacial (130 kyr BP) foi considerado importante na previsão da distribuição da diversidade filogenética de anuros no Cerrado, da mesma forma como observamos para riqueza. Assim como colocamos ao tratar de riqueza, os modelos produzidos por Werneck *et al.* (em revisão) apontam para uma relativa estabilidade ambiental do bioma durante o Quaternário e que durante este período a região tropical apresentou clima mais ameno, com pouca variação em relação ao restante do planeta, favorecendo o acúmulo de espécies e a redução das taxas de extinção (Fjeldså & Lovett, 1997; Willig *et al.*, 2003; Hawkins *et al.*, 2005; Zeisset & Beebe, 2008). Registros fósseis e palinológicos confirmam a existência de grandes extensões de savanas neotropicais durante o Quaternário (van der Hammen & Hooghiemstra, 2000; Pinheiro & Monteiro, 2010), e indicam a expansão das savanas a partir de núcleos menores formados durante eventos climáticos extremos anteriores (Ledru, 2002), principalmente entre o Mioceno e o Pleistoceno. Essas informações levam à sugestão de que a distribuição da fauna do Cerrado atual possa ainda refletir este processo de expansão (Fernandes, 2000; Pinheiro & Monteiro, 2010).

As variáveis relacionadas à hipótese de energia, produtividade e favorabilidade ambiental (evapotranspiração potencial, produtividade primária líquida e disponibilidade de água no solo) parecem não influenciar a distribuição da riqueza ou da diversidade filogenética de anuros no Cerrado. Em uma análise global, Buckley e Jetz (2007), também não encontraram uma relação direta entre estas variáveis e a riqueza de anfíbios, apontando que estes animais possuem menores requisitos energéticos que animais endotérmicos, como aves e mamíferos.

As demais variáveis históricas (refúgios e modelos climáticos para o Holoceno médio e o último máximo glacial) não apresentaram um grande poder preditivo sobre a distribuição da riqueza ou diversidade filogenética no domínio. Sendo estes mais recentes que o modelo do último máximo interglacial, podemos supor que o modelo mais antigo já concentra o maior poder preditivo em detrimento das variáveis mais recentes.

Pelo que percebemos aqui, e em outros estudos já realizados (e.g. Buckley & Jetz, 2007; Araújo *et al.*, 2008b; Oliveira & Diniz-Filho, 2010), os padrões de distribuição de anfíbios parecem refletir um balanço entre condições ambientais atuais e pretéritas. Estas variáveis certamente atuaram e continuam atuando sobre processos evolutivos e biogeográficos de especiação, extinção e dispersão (Smith *et al.*, 2007), sendo que a estabilidade do clima e da vegetação ao longo do tempo permitiram o aparecimento e a permanência de um maior número de espécies (Graham *et al.* 2006). O conhecimento dos fatores que influenciam na diversidade de espécies é de extrema importância na elaboração de planos de conservação *in situ* mais adequados para a preservação da biodiversidade (Andelman & Willig, 2003). Para uma estratégia de conservação ser bem-sucedida, deve-se priorizar a diversidade filogenética, garantido a persistência da maioria das linhagens (Mace *et al.*, 2003; Corey & Waite, 2007). A identificação de áreas com alta diversidade de espécies, bem como a compreensão das razões pelas quais esta alta diversidade ocorre, ajudaria a prever como as mudanças globais influenciarão na biodiversidade (Hurlbert & White, 2005), especialmente em função da limitação de áreas destinadas à conservação (Araújo, 1999).

Referências bibliográficas

- Ab'sáber, A.N. (1977) Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologica*, **52**, 1-21.
- Almeida-Abreu, P.A. & Renger, F.E. (2002) Serra do Espinhaço meridional: um orógeno de colisão do Mesoproterozóico. *Revista Brasileira de Geociências*, **32**, 1-14.
- Andelman, S.J. & Willig, M.R. (2003) Present patterns and future prospects for biodiversity in the Western Hemisphere. *Ecology Letters*, **6**, 818-824.
- Araújo, M.B. (1999) Distribution Patterns of Biodiversity and the Design of a Representative Reserve Network in Portugal. *Diversity and Distributions*, **5**, 151-163.
- Araújo, M.B., Nogueira-bravo, D., Reginster, I., Rounsevell, M. & Whittaker, R. (2008a) Exposure of European biodiversity to changes in human-induced pressures. *Environmental Science & Policy*, **11**, 38-45.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J. & Rahbek, C. (2008b) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, **31**, 8-15.
- Assad, E.D. (1994) *Chuvadas nos Cerrados: análise e espacialização*. Embrapa-CPAC/Embrapa-SPI, Brasília.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. (1992) Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Brandão, R.A. & Araújo, A.F.B. (2008) Changes in anuran species richness and abundance resulting from hydroelectric dam flooding in Central Brazil. *Biotropica*, **40**, 263-266.

- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D. & Rodrigues, A.S.L. (2006) Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science*, **313**, 58-61.
- Buckley, L.B. & Jetz, W. (2007) Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 1167-1173.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Campbell, O.W., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475-505.
- Caramaschi, U. (2006) Redefinição do grupo de *Phyllomedusa hypochondrialis*, com redescricao de *P. megacephala* (Miranda-Ribeiro, 1926), revalidação de *P. azurea* Cope, 1862 e descrição de uma nova espécie (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, **64**, 159-179.
- Carnaval, A.C., Hickerson, M.J., Haddad, C.F.B., Rodrigues, M.T. & Moritz, C. (2009) Stability Predicts Genetic Diversity in the Brazilian Atlantic Forest Hotspot. *Science*, **323**, 785-789.
- Chaparro, J.C., Pramuk, J.B. & Gluesenkamp, A.G. (2007) A new species of arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from cloud forest of southeastern Peru. *Herpetologica*, **63**, 203-212.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. & Batalha, M.A. (2009) Diversidades flogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, **9**, 93-103.
- Colli, G.R., Bastos, R.P. & Araujo, A.A. (2002) The Character and Dynamics of the Cerrado Herpetofauna. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a*

- neotropical savanna* (ed. by P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 223-239.
Columbia University Press, New York.
- Colwell, R.K., Rahbek, C. & Gotelli, N.J. (2004) The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *The American Naturalist*, **163**, E1-E23.
- Corey, S.J. & Waite, T.A. (2007) Phylogenetic autocorrelation of extinction threat in globally imperilled amphibians. *Diversity and Distributions*, **14**, 614-629.
- Costa, G.C., Nogueira, C., Machado, R.B. & Colli, G.R. (2007) Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental-climatic associations. *Diversity and Distributions*, **13**, 714-724.
- Currie, D.J. (1991) Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *The American Naturalist*, **137**, 27-49.
- Davies, R.G., Orme, C.D.L., Webster, A.J., Jones, K.E., Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2007) Environmental predictors of global parrot (Aves: Psittaciformes) species richness and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 220-233.
- de Maynadier, P.G. & Hunter Jr., M.L. (1995) The relationship between forest management and amphibian ecology: a review of the North American literature. *Environmental Reviews*, **3**, 230-261.
- Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2008) Macroecology, global change and the shadow of forgotten ancestors. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 11-17.
- Diniz-Filho, J.A.F., Terribile, L.C., Oliveira, G. & Rangel, T.F.L.V.B. (2009) Padrões e processos ecológicos e evolutivos em escala regional. *Megadiversidade*, **5**, 5-16.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Vieira, C.M., Souza, M.C., Bastos, R.P., Brandão, D. & Oliveira, L.G. (2004) Spatial patterns in species richness and priority areas for

- conservation of anurans in the Cerrado region, Central Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **25**, 63-75.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Pinto, M.P., Rangel, T.F.L.V.B., Carvalho, P., Vieira, S.L. & Bastos, R.P. (2006) Conservation biogeography of anurans in Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 997-1008.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Vieira, C.M., Blamires, D., Terribile, L.C., Bastos, R.P., de Oliveira, G. & Barreto, B.D. (2008a) Spatial patterns of terrestrial vertebrate species richness in the Brazilian Cerrado. *Zoological Studies*, **47**, 146-157.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Pinto, M.P., Terribile, L.C., de Oliveira, G., Vieira, C.M., Blamires, D., de Souza Barreto, B., Carvalho, P., Rangel, T.F.L.V.B., Tôrres, N.M. & Bastos, R.P. (2008b) Conservation planning: a macroecological approach using the endemic terrestrial vertebrates of the Brazilian Cerrado. *Oryx*, **42**, 567.
- Duellman, W. & Trueb, L. (1994) *Biology of amphibians*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Eiten, G. (1982) Brazilian savannas. *Ecology of tropical savannas* (ed. by B.J. Huntley & B.H. Walker), pp. 25-47. Springer-Verlag, Berlin.
- Evans, K.L. & Gaston, K.J. (2005) Can the evolutionary-rates hypothesis explain species-energy relationships? *Functional Ecology*, **19**, 899-915.
- Faith, D.P. (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1-10.
- Faith, D.P. (2002) Quantifying Biodiversity: a Phylogenetic Perspective. *Conservation Biology*, **16**, 248-252.

- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A. & Wheeler, W.C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylineae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **294**, 1-240.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Baêta, D., Jungfer, K.-H., Álvares, G.F.R., Brandão, R.A., Sheil, C., Barrientos, L.S., Barrio-Amorós, C.L., Cruz, C.A.G. & Wheeler, W.C. (2010) The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics*, **26**, 227-261.
- Feder, M.E. & Burggren, W.W. (1992) *Environmental physiology of the amphibians*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Fernandes, A. (2000) *Fitogeografia Brasileira*. Multigraf, Fortaleza.
- Fjeldså, J. & Lovett, J.C. (1997) Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 325-346.
- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T.J., Cowling, R.M., Faith, D.P., Balmford, A., Manning, J.C., Proches, S., van der Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T.A. & Savolainen, V. (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, **445**, 757-760.
- Fraser, R.H. & Currie, D.J. (1996) The Species Richness-Energy Hypothesis in a System Where Historical Factors Are Thought to Prevail: Coral Reefs. *The American naturalist*, **148**, 138-159.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sa, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green,

- D.M. & Wheeler, W.C. (2006) The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **297**, 1-370.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.
- Grafen, A. (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, **325**, 119-157.
- Graham, C.H. (2006) Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 632-636.
- Grant, L.J., Sluys, R. & Blair, D. (2006) Biodiversity of Australian freshwater planarians (Platyhelminthes: Tricladida: Paludicola): new species and localities, and a review of paludicolan distribution in Australia. *Systematics and Biodiversity*, **4**, 435.
- Guayasamin, J.M., Castroviejo-Fisher, S., Ayarzagüena, J., Trueb, L. & Vila, C. (2008) Phylogenetic relationships of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 574-95.
- Hartmann, K. & Steel, M. (2006) Maximizing Phylogenetic Diversity in Biodiversity Conservation: Greedy Solutions to the Noah's Ark Problem. *Systematic Biology*, **55**, 644-651.
- Hawkins, B.A., Diniz-Filho, J.A.F. & Soeller, S.A. (2005) Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography*, **32**, 1035-1042.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Obbrdorff, T., O'brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105-3117.

- Hedges, S.B., Duellman, W.E. & Heinicke, M.P. (2008) New World direct-developing frogs (Anura : Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, **1737**, 1-182.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.
- Hoffmann, M., Hilton-Taylor, C., Angulo, A., Böhm, M., Brooks, T.M., Butchart, S.H.M., Carpenter, K.E., Chanson, J., Collen, B., Cox, N.A., Darwall, W.R.T., Dulvy, N.K., Harrison, L.R., Katariya, V., Pollock, C.M., Quader, S., Richman, N.I., Rodrigues, A.S.L., Tognelli, M.F., Vie, J.C., Aguiar, J.M., Allen, D.J., Allen, G.R., Amori, G., Ananjeva, N.B., Andreone, F., Andrew, P., Ortiz, A.L.A., Baillie, J.E.M., Baldi, R., Bell, B.D., Biju, S.D., Bird, J.P., Black-Decima, P., Blanc, J.J., Bolanos, F., Bolivar, W., Burfield, I.J., Burton, J.A., Capper, D.R., Castro, F., Catullo, G., Cavanagh, R.D., Channing, A., Chao, N.L., Chenery, A.M., Chiozza, F., Clausnitzer, V., Collar, N.J., Collett, L.C., Collette, B.B., Fernandez, C.F.C., Craig, M.T., Crosby, M.J., Cumberlidge, N., Cuttelod, A., Derocher, A.E., Diesmos, A.C., Donaldson, J.S., Duckworth, J.W., Dutson, G., Dutta, S.K., Emslie, R.H., Farjon, A., Fowler, S., Freyhof, J., Garshelis, D.L., Gerlach, J., Gower, D.J., Grant, T.D., Hammerson, G.A., Harris, R.B., Heaney, L.R., Hedges, S.B., Hero, J.M., Hughes, B., Hussain, S.A., Icochea, J., Inger, R.F., Ishii, N., Iskandar, D.T., Jenkins, R.K.B., Kaneko, Y., Kottelat, M., Kovacs, K.M., Kuzmin, S.L., La Marca, E., Lamoreux, J.F., Lau, M.W.N., Lavilla, E.O., Leus, K., Lewison, R.L., Lichtenstein, G., Livingstone, S.R., Lukoschek, V., Mallon, D.P., McGowan, P.J.K., McIvor, A., Moehlman, P.D., Molur, S., Alonso, A.M., Musick, J.A., Nowell, K.,

Nussbaum, R.A., Olech, W., Orlov, N.L., Papenfuss, T.J., Parra-Olea, G., Perrin, W.F., Polidoro, B.A., Pourkazemi, M., Racey, P.A., Ragle, J.S., Ram, M., Rathbun, G., Reynolds, R.P., Rhodin, A.G.J., Richards, S.J., Rodriguez, L.O., Ron, S.R., Rondinini, C., Rylands, A.B., de Mitcheson, Y.S., Sanciangco, J.C., Sanders, K.L., Santos-Barrera, G., Schipper, J., Self-Sullivan, C., Shi, Y.C., Shoemaker, A., Short, F.T., Sillero-Zubiri, C., Silvano, D.L., Smith, K.G., Smith, A.T., Snoeks, J., Stattersfield, A.J., Symes, A.J., Taber, A.B., Talukdar, B.K., Temple, H.J., Timmins, R., Tobias, J.A., Tsytulina, K., Tweddle, D., Ubeda, C., Valenti, S.V., van Dijk, P.P., Veiga, L.M., Veloso, A., Wege, D.C., Wilkinson, M., Williamson, E.A., Xie, F., Young, B.E., Akcakaya, H.R., Bennun, L., Blackburn, T.M., Boitani, L., Dublin, H.T., da Fonseca, G.A.B., Gascon, C., Lacher, T.E., Mace, G.M., Mainka, S.A., McNeely, J.A., Mittermeier, R.A., Reid, G.M., Rodriguez, J.P., Rosenberg, A.A., Samways, M.J., Smart, J., Stein, B.A. & Stuart, S.N. (2010) The Impact of Conservation on the Status of the World's Vertebrates. *Science*, **330**, 1503-1509.

Hurlbert, A.H. & White, E.P. (2005) Disparity between range map- and survey-based analyses of species richness: patterns, processes and implications. *Ecology Letters*, **8**, 319-327.

Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, **54**, 187-187.

Hutchinson, G.E. (1959) Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *The American Naturalist*, **870**, 145-159.

Jansson, R. (2003) Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **270**, 583-90.

- Jetz, W. & Rahbek, C. (2002) Geographic Range Size and Determinants of Avian Species Richness. *Science*, **297**, 1548-1551.
- Jetz, W., Rahbek, C. & Colwell, R.K. (2004) The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, **7**, 1180-1191.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463-1464.
- Kerr, J.T. & Packer, L. (1997) Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, **385**, 252-254.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, **19**, 707-713.
- Kozak, K.H. & Wiens, J.J. (2010) Niche conservatism drives elevational diversity patterns in Appalachian salamanders. *The American Naturalist*, **176**, 40-54.
- Kraft, N.J.B., Baldwin, B.G. & Ackerly, D.D. (2010) Range size, taxon age and hotspots of neoendemism in the California flora. *Diversity and Distributions*, **16**, 403-413.
- Ledru, M.-P. (2002) Late Quaternary history and evolution of the cerradões as revealed by palynological records. *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna* (ed. by P.S. Oliveira & R.J. Marquis), pp. 33-50. Columbia University Press, New York.
- Legendre, P. (1993) Spatial Autocorrelation: Trouble or New Paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.

- Leite, F.S.F., Juncá, F.A. & Eterovick, P.C. (2008) Status do conhecimento, endemismo e conservação de anfíbios anuros da Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Megadiversidade*, **4**, 182-200.
- Lima-Ribeiro, M.S., Diniz-Filho, J.A.F. & Barberi, M. (2010) Climate stability and the current patterns of terrestrial vertebrate species richness on the Brazilian Cerrado. *Quaternary International*, **222**, 230-236.
- Mace, G.M., Gittleman, J.L. & Purvis, A. (2003) Preserving the Tree of Life. *Science*, **300**, 1707-1709.
- Maciel, N.M., Collevatti, R.G., Colli, G.R. & Schwartz, E.F. (2010) Late Miocene diversification and phylogenetic relationships of the huge toads in the *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) species group (Anura: Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57**, 787-797.
- Magurran, A.E. (2004) *Measuring biological diversity*. Blackwell, Oxford.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, **405**, 243-253.
- May, R.M. (1991) Taxonomy as destiny. *Nature*, **347**, 129-130.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, J.M., Bush, M.B., Harrison, S.P., Hurlbert, A.H., Knowlton, N., Lessios, H.A., McCain, C.M., McCune, A.R., McDade, L.A., McPeck, M.A., Near, T.J., Price, T.D., Ricklefs, R.E., Roy, K., Sax, D.F., Schluter, D., Sobel, J.M. & Turelli, M. (2007) Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315-331.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., lamoreux, J. & Fonseca, G.A.B. (2004) *Hotspots revisited*. Conservation International, Mexico City.

- Moritz, C., Patton, J.L., Schneider, C.J. & Smith, T.B. (2000) Diversification of Rainforest Faunas: An Integrated Molecular Approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 533-563.
- Moser, D., Dullinger, S., Englisch, T., Niklfeld, H., Plutzer, C., Sauberer, N., Zechmeister, H.G. & Grabherr, G. (2005) Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography*, **32**, 1117-1127.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Nascimento, L.B., Caramaschi, U. & Cruz, C.A.G. (2005) Taxonomic review of the species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with revalidation of the genera *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872 and *Eupemphix* Steindachner, 1863 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, **63**, 297-320.
- Navas, C.A. (2002) Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Molecular & Integrative Physiology*, **133**, 469-485.
- O'Brien, E.M. (1993) Climatic Gradients in Woody Plant Species Richness: Towards an Explanation Based on an Analysis of Southern Africa's Woody Flora. *Journal of Biogeography*, **20**, 181-198.
- O'Brien, E.M. (1998) Water-Energy Dynamics, Climate, and Prediction of Woody Plant Species Richness: An Interim General Model. *Journal of Biogeography*, **25**, 379-398.

- Oliveira, G. & Diniz-Filho, J.A.F. (2010) Spatial patterns of terrestrial vertebrates richness in Brazilian semiarid, Northeastern Brazil: Selecting hypotheses and revealing constraints. *Journal of Arid Environments*, **74**, 1418-1426.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N.D., Powell, G.V.N., Underwood, E.C., D'Amico, J.A., Itoua, I., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. & Kassem, K.R. (2001) Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*, **51**, 933-938.
- Padial, J.M., Chaparro, J.C. & de-la-Riva, I. (2008) Systematics of *Oreobates* and the *Eleutherodactylus discoidalis* species group (Amphibia, Anura), based on two mitochondrial DNA genes and external morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **152**, 737-773.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004) APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289-290.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**, 102-117.
- Peterson, A.T., Papeş, M. & Soberón, J. (2008) Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, **213**, 63-72.
- Phillips, S.J. & Dudik, M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161-175.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.

- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, **100**, 33-46.
- Pinheiro, M.H.O. & Monteiro, R. (2010) Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Brazilian Journal of Biology*, **70**, 95-102.
- Ponssa, M.L. (2008) Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **46**, 249-266.
- Pulliam, R. (2006) *Evolutionary History of Amphibians in Biodiversity Hotspots*. The Ohio State University, Ohio, USA.
- Qian, H. (2007) Relationships between Plant and Animal Species Richness at a Regional Scale in China. *Conservation Biology*, **21**, 937-944.
- Qian, H. (2010) Environment–richness relationships for mammals, birds, reptiles, and amphibians at global and regional scales. *Ecological Research*, **25**, 629-637.
- Rahbek, C. & Graves, G.R. (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 4534-4539.
- Rangel, T.F.L.V.B. & Diniz-Filho, J.A.F. (2005) Neutral community dynamics, the mid-domain effect and spatial patterns in species richness. *Ecology Letters*, **8**, 783-790.
- Richerson, P.J. & Lum, K. (1980) Patterns of Plant Species Diversity in California: Relation to Weather and Topography. *The American Naturalist*, **116**, 504-536.
- Rodrigues, A.S.L. & Gaston, K.J. (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation*, **105**, 103-111.

- Rodrigues, A.S.L. & Brooks, T.M. (2007) Shortcuts for Biodiversity Conservation Planning: The Effectiveness of Surrogates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **38**, 713-737.
- Rodrigues, A.S.L., Brooks, T.M. & Gaston, K.J. (2005) Integrating phylogenetic diversity in the selection of priority areas for conservation: does it make a difference? *Phylogeny and conservation* (ed. by A. Purvis, J.L. Gittleman & T.M. Brooks), pp. 101-119. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rodrigues, M.T. (2005) A biodiversidade dos Cerrados: conhecimento atual e perspectivas, com uma hipótese sobre o papel das matas de galerias na troca faunística durante ciclos climáticos. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (ed. by A. Scariot, J.C. Sousa-Silva & J.M. Felfili), pp. 234-246. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, Brasil.
- Rodriguez, M., Belmontes, J. & Hawkins, B. (2005) Energy, water and large-scale patterns of reptile and amphibian species richness in Europe. *Acta Oecologica*, **28**, 65-70.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., iacute, Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Sechrest, W. (2002) Hotspots and the conservation of evolutionary history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 2067-2071.
- Seymour, C.L., De Klerk, H.M., Channing, A. & Crowe, T.M. (2001) The biogeography of the Anura of sub-equatorial Africa and the prioritisation of areas for their conservation. *Biodiversity and Conservation*, **10**, 2045-2076.

- Silva, J.M.C. (1997) Endemic bird species and conservation in the Cerrado Region, South America. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 435-450.
- Silva, J.M.C. & Bates, J.M. (2002) Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*, **52**, 225-234.
- Smith, K.F., Acevedo-Whitehouse, K. & Pedersen, A.B. (2009) The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation*, **12**, 1-12.
- Smith, S.A., Stephens, P.R. & Wiens, J.J. (2005) Replicate Patterns of Species Richness, Historical Biogeography, and Phylogeny in Holarctic Treefrogs. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, **59**, 2433.
- Smith, S.A., de Oca, A.N.M., Reeder, T.W. & Wiens, J.J. (2007) A Phylogenetic Perspective on Elevational Species Richness Patterns in Middle American Treefrogs: Why So Few Species in Lowland Tropical Rainforests? *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, **61**, 1188-1207.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L. & Waller, R.W. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, **306**, 1783-1786.
- Tabachnick, B.G. & Fidell, I.S. (2001) *Using Multivariate Statistics*. Allyn and Bacon, Boston.
- Turner, J.R.G., Gatehouse, C.M. & Corey, C.A. (1987) Does Solar Energy Control Organic Diversity? Butterflies, Moths and the British Climate. *Oikos*, **48**, 195-205.
- Valdujo, P.H. (2011) *Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais*. Universidade de São Paulo, São Paulo.

- van der Hammen, T. & Hooghiemstra, H. (2000) Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 725-742.
- van der Meijden, A., Vances, M., Hoegg, S., Boistel, R., Channing, A. & Meyer, A. (2007) Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family: Microhylidae) and a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**, 1017-1030.
- Weitzman, M.L. (1998) The Noah's ark problem. *Econometrica*, **66**, 1279-1298.
- Werneck, F.P., Nogueira, C., Colli, G.R., Sites Jr, J.W. & Costa, G.C. (em revisão) Climatic stability in the Brazilian cerrado: Implications for biogeographical connection of south american savannas, species richness, and conservation in a biodiversity hotspot. *Journal of Biogeography*, **submetido**
- Whittaker, R.J., Araújo, M.B., Paul, J., Ladle, R.J., Watson, J.E.M. & Willis, K.J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, **11**, 3-23.
- Wiens, J.A. & Bachelet, D. (2010) Matching the Multiple Scales of Conservation with the Multiple Scales of Climate Change. *Conservation Biology*, **24**, 51-62.
- Wiens, J.J., Graham, C.H., Moen, D.S., Smith, S.A. & Reeder, T.W. (2006) Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist*, **168**, 579-596.
- Williams, P., Humphries, C. & Vane-Wright, R. (1991) Measuring biodiversity: Taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany*, **4**, 665-679.

- Willig, M.R., Kaufman, D.M. & Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 273-309.
- Wright, D.H. (1983) Species-Energy Theory: An Extension of Species-Area Theory. *Oikos*, **41**, 496-506.
- Zeisset, I. & Beebee, T. (2008) Amphibian phylogeography: a model for understanding historical aspects of species distributions. *Heredity*, **101**, 109-119.

Tabela 1. Hipóteses testadas pelo presente estudo como possíveis determinantes da distribuição da riqueza e da diversidade filogenética (PD) de anfíbios anuros do Cerrado. Cada hipótese é associada a uma ou mais variáveis preditoras.

Hipótese	Variável preditora	Relação prevista com riqueza	Relação prevista com PD	Fonte
Gradiente altitudinal	Altitude	positiva	negativa	SRTM ³
Energia	Evapotranspiração potencial	positiva	positiva	Atlas of Biosphere ¹
Balanco energia-água	Evapotranspiração	positiva	positiva	Atlas of Biosphere ¹
Produtividade	Produtividade primária líquida	positiva	positiva	Atlas of Biosphere ¹
Heterogeneidade de hábitat	Variação da altitude	positiva	negativa	SRTM ³
Estabilidade climática	Variação anual da temperatura	negativa	negativa	WorldClim ²
	Sazonalidade da precipitação	negativa	negativa	WorldClim ²
Favorabilidade ambiental	Quantidade de água no solo	positiva	positiva	Atlas of Biosphere ¹
Estresse ambiental	Precipitação no trimestre mais frio	positiva	positiva	WorldClim ²
História	MC ⁴ Holoceno médio (6 kyr BP)	positiva	positiva	Werneck <i>et al.</i> (em revisão)
	MC ⁴ último máximo glacial (LGM, 21	positiva	positiva	Werneck <i>et al.</i> (em

kyr BP)				revisão)
MC ⁴ último máximo interglacial (LIG,	positiva		positiva	Werneck <i>et al.</i> (em
130kyr BP)				revisão)
Refúgios ⁵		positiva	positiva	Werneck <i>et al.</i> (em
				revisão)

¹ Atlas of the Biosphere (<http://www.sage.wisc.edu/atlas>); ² Worldclim (Hijmans *et al.* 2005, www.worldclim.org); ³ imagens SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) da NASA (National Aeronautics and Space Administration-EUA), resolução de 5km; ⁴ Modelos Climáticos; ⁵ obtido a partir das áreas coincidentes nos quatro modelos climáticos (0, 6, 21 e 130kyr BP) do Cerrado.

Tabela 2. Resultado da análise de modelos lineares generalizados (GLM), para a riqueza de anuros do Cerrado. Coeficiente: coeficientes médios padronizados da regressão; z , e p se referem aos testes da significância dos parâmetros; Importância: frequência de ocorrência da variável nos modelos onde $\Delta AIC_c < 6$.

Parâmetros	Riqueza			
	Coeficiente	z	p	Importância
Varição anual da temperatura	-0,0068	-14,138	< 0,001	1,00
Modelo climático último máximo interglacial	0,0945	3,997	< 0,001	1,00
Sazonalidade da precipitação	-0,0085	-3,977	< 0,001	1,00
Varição da altitude	0,0005	2,402	0,016	0,96
Evapotranspiração	0,0016	1,671	0,095	0,81

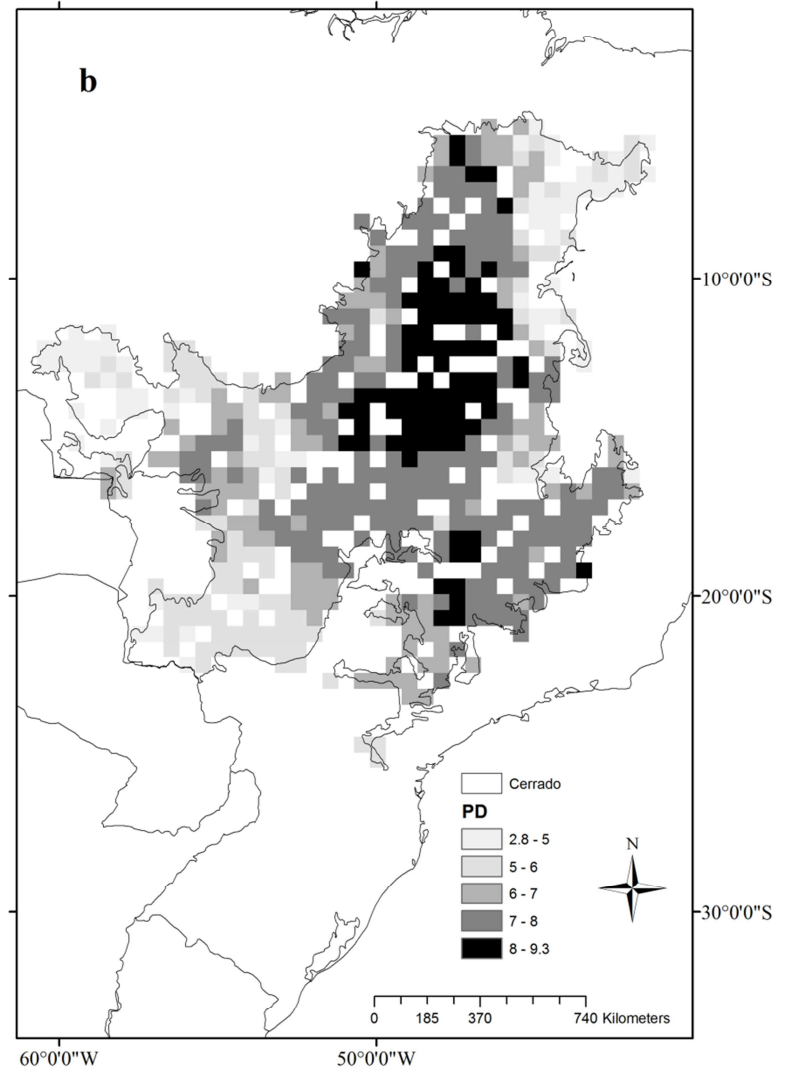
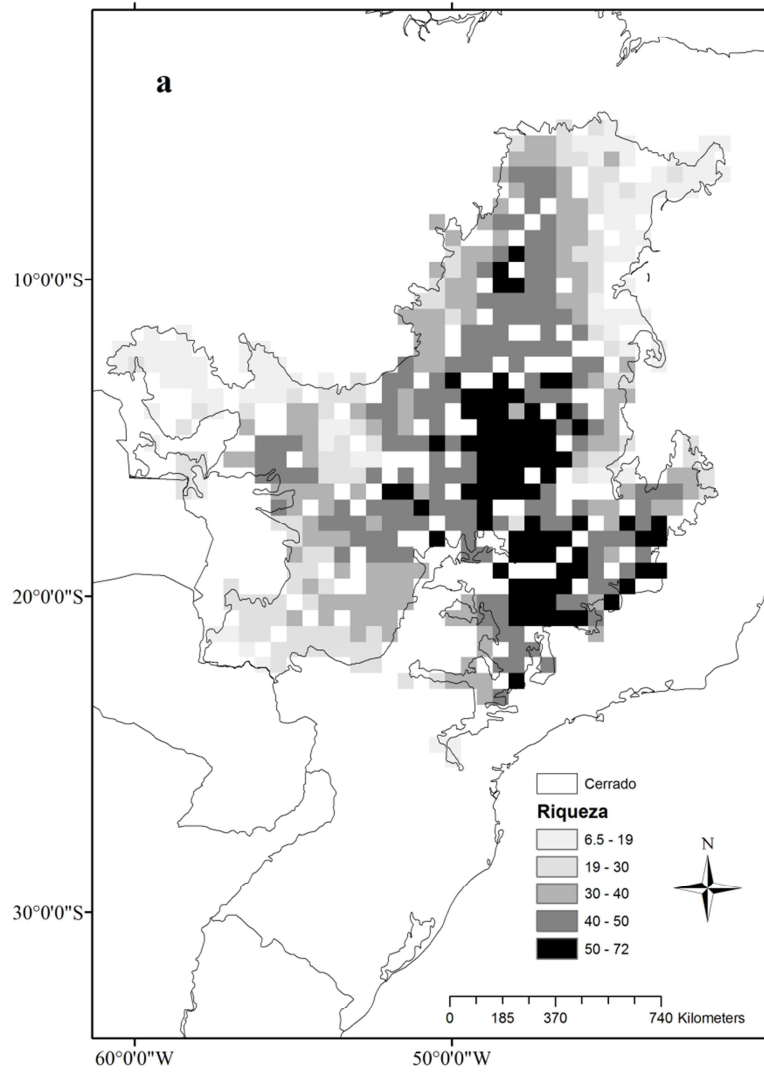
Tabela 3. Resultado da análise de modelos lineares (LM), para a diversidade filogenética de anuros do Cerrado. Coeficiente: coeficientes médios padronizados da regressão; t e p se referem aos testes da significância dos parâmetros; Importância: frequência de ocorrência da variável nos modelos onde $\Delta AIC_c < 6$.

Parâmetros	Diversidade Filogenética			
	Coeficiente	t	p	Importância
Variação anual da temperatura	-0,0237	-13,598	< 0,001	1,00
Modelo climático último máximo interglacial	0,4310	5,023	< 0,001	1,00
Precipitação no trimestre mais frio	-0,0013	-6,540	< 0,001	1,00
Variação da altitude	0,0063	5,374	< 0,001	1,00
Altitude	-0,0009	-4,451	< 0,001	1,00
Sazonalidade da precipitação	-0,0296	-4,432	< 0,001	1,00

Legenda da Figura

Figura 1. Superfícies de riqueza (a) e diversidade filogenética (b) de anuros no Cerrado.

Os valores correspondem à média para quadrículas de 0,5 grau.



CAPÍTULO 2

Predicting the effects of climate change and habitat loss on amphibians in a Brazilian hotspot

Débora Leite Silvano^{1,2}, Ricardo Bonfim Machado³ and Guarino Rinaldi Colli³

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, Distrito Federal, Brazil.

² Ciências Biológicas, Universidade Católica de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brazil.

³ Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, Distrito Federal, Brazil.

Abstract

Climate changes are a major threat to biodiversity, mainly in systems already modified. Amphibians are the most endangered vertebrates in the world mainly due to habitat loss, and they are very sensitive to climate changes due their physiological traits. In this study, we modeled the potential distribution of endemic amphibian species of Cerrado, an important biodiversity hotspot, in response to an average of climate change scenarios predicted for 2050. These models were associated with predictive models of habitat degradation in the Cerrado by 2050, aiming to evaluate not only the effects of climate change on these animals, but also the effects of synergy between habitat loss and climate changes. We calculated loss, gain, contraction, expansion, shift, direction of shift, and overlap suitable areas for the potential occurrence (SAPO) for each species under two different scenarios. The first imposed no restriction on species dispersal. The second scenario enforced a limit of 500 km around the Cerrado to dispersal. Most endemic Cerrado amphibians have very restricted distributions. The first scenario predicted many more species with expansion than contraction of their suitable areas of occurrence. This, combined with the high values and southwest direction of range shifts, are clearly related to the projection of SAPO of a large number of species in the Andean region. In a more realistic scenario (second), most species will undergo more contraction than expansion of suitable areas in 2050. The predominant southeast direction of displacement is worrying, since southeastern is the most disturbed and densely populated areas in Brazil. If human occupation in Cerrado continues northward, as expected, the proportion of remaining natural habitats will be so reduced that amphibian richness will be reduced to less than half. As we saw here, inferences based

solely on bioclimatic models should be avoided, and interactions between climate and other factors, such as changes in land use, should be considered.

Introduction

Climate changes are currently considered, either alone or in synergy with other factors, a major threat to biodiversity, due to the scope and expected speed of changes related to anthropogenic activities (IPCC, 2007). These changes are even more significant in systems already heavily modified by man, with extensively documented and serious impacts on species distributions, phenology, and physiology (Brook *et al.*, 2008).

Climate change scenarios for South America indicate an average increase of 3.5 °C (16.4%) in temperature and a small average increase of 2% in precipitation by the end of this century (IPCC, 2007). These estimates will be accompanied by a reduction in animal and plant diversity, with changes in ecosystem composition and biome distributions (IPCC, 2007). Studies combining climate change projections and ecological niche modeling indicate a high risk of extinctions and changes in the distribution of many species (Thomas *et al.*, 2004; Araújo *et al.*, 2006; Lawler *et al.*, 2009; Marini *et al.*, 2009). In fact, biodiversity is already showing responses to recent climate change (reviewed in Thomas 2010).

Amphibians are listed as the most endangered vertebrates in the world, with 32% of all species in some category of threat (Stuart *et al.*, 2004; Mendelson III *et al.*, 2006; IUCN *et al.*, 2008; Wake & Vredenburg, 2008). The main threat to amphibians is habitat loss, but other factors such as infectious diseases and climatic changes also play an important role (Collins & Storfer, 2003; Cushman, 2006; Alford *et al.*, 2007). Several studies indicate that, in most cases, these factors do not act alone, and the decline is a consequence of the interaction between them (Blaustein & Kiesecker, 2002; Pounds *et al.*, 2006). The current distribution and ecology of amphibians closely reflect patterns of rainfall and temperature, and climate change will have a significant impact

on their diversity (Carey & Alexander, 2003; Corn, 2005; Bickford *et al.*, 2010).

Amphibians are particularly sensitive to climate changes for several reasons (Blaustein *et al.*, 2003; Carey & Alexander, 2003), as physiological limitations related to ectothermy and a highly permeable skin, and the requirement of moist environments for reproduction and survival. These characteristics mean that they are affected by warming and the occurrence of dry periods. Moreover, amphibian migration is highly dependent on rainfall, being water a key resource.

Even though recent climatic changes were linked to population declines and changes in amphibian phenology (Blaustein *et al.*, 2001; Chadwick *et al.*, 2006; Alford *et al.*, 2007; Bosch *et al.*, 2007; Thomas, 2010), few studies predicted the impact of future climate change on them (Thomas *et al.*, 2004; Araújo *et al.*, 2006; Carvalho *et al.*, 2010; Lawler *et al.*, 2010). These forecasts, based on bioclimatic models, predict changes in abiotic conditions and their effects on species future distributions. This approach is considered very effective for predicting the response of species to future changes, especially in continental scales (Pearson & Dawson, 2003; Lawler *et al.*, 2009).

Although most of the world's biodiversity is found in the tropics, there are far fewer studies on the effects of climate change in these environments than in temperate zones; hence, modeling the effects of climate change on biodiversity hotspots is an important research priority (Peterson *et al.*, 2005). Models on the effects of climate change in the Neotropical region (Colwell *et al.*, 2008; Lawler *et al.*, 2009; Lawler *et al.*, 2010) are scarce and the situation is even worse for studies predicting the impact of climate change on the Brazilian diversity. Some existing studies were conducted in the Cerrado region (Siqueira & Peterson, 2003; Anciães & Peterson, 2009; Diniz-Filho *et*

al., 2009b; Marini *et al.*, 2009), and they indicate significant reductions in plant and vertebrate diversity in this important biodiversity hotspot (Myers *et al.*, 2000).

The Cerrado figures today as one of the most threatened biomes on the planet, with deforestation rates much higher than the Amazon (Sawyer, 2008) and a tiny percentage of its area (2.2%) under some sort of protection. Over the past 35 years, near half of Cerrado's original coverage was replaced by pastures and annual crops (Myers *et al.*, 2000; Sala *et al.*, 2000; Klink & Machado, 2005). According to recent estimates, only 34% of the original vegetation remains, but tends to disappear within 30 years if the current model of development in the region is maintained (Machado *et al.*, 2004; Brannstrom *et al.*, 2008). This is even more worrisome considering that Cerrado diversity and endemism are very high; e.g., 44% of the plants (Myers *et al.*, 2000), 38% of the squamates (Nogueira *et al.*, 2010), and 50% of the amphibians are endemic (Valdujo, 2011).

Bombardi and Carvalho (2008), modeling a scenario of CO₂ emissions twice the current using the MIROC (Model for Interdisciplinary Research on Climate) from IPCC (Intergovernmental Panel for Climate Change), suggest a possible increase in the occurrence of both rainier and drier years, until the end of the century, in the Brazilian Cerrado. Therefore, models that predict climate change effects upon biodiversity, accounting for the effects of habitat loss, are essential in areas with rapid development (Pressey *et al.*, 2007) where conservation opportunities are becoming increasingly scarce, as is the case of Cerrado.

In this study, we modeled the potential distribution of 87 endemic amphibian species of Cerrado biome in response to an average of climate change scenarios predicted for 2050 in South America. These models were developed based on occurrence data, obtained through an extensive investigation of the Brazilian zoological

collections and data available in the taxonomic literature. The models were associated with predictive models of habitat degradation in the Cerrado by 2050, aiming to evaluate not only the effects of climate change on these animals, but also the effects of synergy between habitat loss and climate change.

Material and Methods

Data on species distributions were obtained through the examination of amphibian specimens deposited in 10 Brazilian zoological collections (CFBH, CHUNB, DZSJRP, MCN, MNRJ, MZUSP, UFMT, ZUEC, ZUFG and ZUFMS) and from the literature. The database has currently more than 27,500 records of examined specimens, representing 230 species and 550 Brazilian municipalities, and more than 1,800 records from the literature. For model building, we selected presence data of 87 endemic Cerrado amphibian species. Only species with at least three spatially independent points of occurrence (considering the spatial resolution of the climate maps used – see below) were used, and the range was 3-179 points (mean = 26.8 ± 33.1) per species.

We built predictive models of potential geographic distribution of Cerrado amphibians for the year 2000 (considered current) and for 2050. Parameters used for modeling species distributions were related to climate and altitude. Bioclimatic variables were obtained from WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), in grid format with 5 km resolution. They represent the interpolation of average monthly climate data from weather stations between 30 (1960-1990) and 50 years (1950-2000), according to their availability at meteorological stations. Forecast models of greenhouse gas emissions estimated levels of precipitation and maximum and minimum temperatures for the entire earth's surface. Since some variation between climate models exists, we

calculated mean estimates of three of them (CCCMA, HadCM3, and CSIRO models) for the year 2050 and, from the script used in ArcInfo (also available at www.worldclim.org), we generated bioclimatic variables derived from averages of these three models, leading to more reliable forecasts. Altitude values were obtained from NASA (National Aeronautics and Space Administration-USA) SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) images, in 5 km resolution.

We used Maxent (Phillips *et al.*, 2006; Dudik *et al.*, 2007) to evaluate and model relationships between climatic variables and altitude *versus* the occurrence of 87 amphibian species. Maxent was designed to use presence-only data and performed better than other methods on a comparison based on a wide variety of taxa from different regions (Elith *et al.*, 2006). It has proven to be especially more robust than other methods for small samples (Pearson *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008; Carroll *et al.*, 2010). Maxent uses an approach of "maximum entropy", which compares the presence data to a random set of 10,000 background points (Phillips *et al.*, 2006). The software also allows the projection of a model developed in a given area or time period into another (e.g., to project the risk of invasive species), as we did herein.

We converted all produced models into binary models (presence/absence) using the Minimum Training Presence value generated by Maxent for each species. These binary models represent suitable areas for the potential occurrence (SAPO) of each species. From the binary models for 2000 and 2050 of each species, we calculated SAPO loss/gain as:

$$R = \log\left(\frac{PF}{C}\right),$$

where C is the size of the current SAPO and PF is the size of the projected future SAPO. If R is greater than 0, the species range in 2050 is predicted to be larger than in 2000 (SAPO gain); if R is smaller than 0, the species range in 2050 is predicted to be

smaller than in 2000 (SAPO loss); if R approaches 0, then there is little difference between current and projected future SAPO. We also calculated SAPO contraction (percentage of C not encompassed by PF), expansion (percentage of PF not encompassed by C), shift (distance between the centroid of C to the centroid of PF), direction of shift (considering the main cardinal points), and overlap (overlapping SAPO in 2000 and 2050). These parameters were calculated for each species under two different scenarios. The first imposed no restriction on species dispersal and considered the whole of South America (unbounded dispersal). The second scenario (bounded dispersal) enforced a limit of 500 km around the Cerrado to dispersal, based on the fact that most amphibian species migrate about 1 km a year and few species can migrate up to 10 km (Smith & Green, 2005). Hence, the maximum migration distance within 50 years would be 500 km.

We superimposed C and PF of all species to generate potential current and future richness surfaces. To evaluate the effects of synergy between climate change and habitat loss, we subtracted the Cerrado land use model for 2050 from the future richness surface. This model was produced by the Conservation Planning Laboratory at Zoology Department-University of Brasilia and, in short, is described as follow. The 2050 land use scenario was built by comparing official maps of land cover for the Brazilian Cerrado, maps which were produced by the Ministry of Environment (MMA, 2009) for the years of 2002 and 2008. Maps were classified in two classes ('native' and 'anthropic') for both years and by using the Land Change Modeler available on the Idrisi Taiga software (Eastman, 2009), a transition probability matrix was produced and projected the expected land cover for the year of 2050 (R.B. Machado, pers. com.). With this analysis, we considered this result as the average potential loss of amphibian

species richness in Cerrado by 2050 (in a 0.5° resolution grid). Throughout the text we report means \pm one standard deviation.

Results

Most endemic Cerrado amphibians have very restricted distributions: almost half of the species modeled had less than 10 points of occurrence. Under the unbounded dispersal scenario, 61% of the species should exhibit more SAPO expansion than contraction in 2050 (Fig. 1). However, all species should show some SAPO contraction, varying from 0.1 to 98.8% (mean = $30.0 \pm 22.6\%$), most of them with more than 20% of SAPO contraction. Estimated SAPO loss varied between 1.9 and 77.8% ($27.1 \pm 20.9\%$) and SAPO gain varied between -0.4 and -4,154.9% ($-330.2 \pm -771.6\%$, Fig. 2). Under this scenario, most SAPO of 49 endemic Cerrado amphibians will be in the Andean region in 2050 (see examples in Fig. 3). Some species are predicted to experience a SAPO contraction of more than 80% and an expansion of the same magnitude; in other words, SAPO shift will approach 100%. This was the case for *Ameerega* sp., *Bokermannohyla sazimai*, *Pristimantis dundeei*, and *Scinax canastrensis*. Estimated SAPO shifts varied between 26.3 and 3,350.9 km (669.6 ± 759.8 km), with most predicted shifts towards southwest ($n = 44$) and a general trend southwards (86.2%, pooling S, SE, and SW) (Fig. 4).

Under the second scenario, setting a limit of 500 km to dispersal, results were quite different: most species (71.3%) should undergo more contraction than expansion of their potential area of occurrence (Fig. 1). Almost all species ($n = 84$) should experience range contraction, ranging from 0.7 to 98.9% ($28.7 \pm 23.4\%$), but eight species (*Ameerega* sp., *Bokermannohyla sazimai*, *Odontophrynus cultripes*,

Physalaemus albonotatus, *Pristimantis dundeei*, *Pseudopaludicola ternetzi*, *Scinax canastrensis*, and *S. maracaya*) should suffer an incredible reduction (> 70%) of their suitable area in 2050. Estimated range loss varied between 0.1 and 97.1% (mean = $30.2\% \pm 24.5\%$), whereas estimated range gain varied from 0.8 to 184.2% (mean = $31.9\% \pm 49.3\%$), and 35 species should have more than 20% of range loss (Fig. 2). Range shift varied between 5.3 and 877.3 km ($170.6\text{ km} \pm 156.0\text{ km}$), and *Oreobates heterodactylus*, *Leptodactylus elenae*, *Odontophrynus cultripes*, and *Pristimantis dundeei* should have the centroid of their ranges shifted more than 500 km. Most predicted range shifts (n = 37) were toward the southeast with a general trend (59.8%) southward (pooling S, SE, and SW) (Fig. 4).

Analyzing both scenarios at the same time (Fig. 2) we see that in general, a larger number of species (N = 33) will experience SAPO contraction than expansion (N = 10) in both scenarios. Most species will change up to 2x the size of its current SAPO, contracting or expanding it. However, 12 species will undergo a change greater than 8x the size of your SAPO. Some species, like *Pristimantis dundeei* will have an extreme SAPO contraction under bounded scenario and an also extreme expansion under the unbounded scenario, changing completely its distribution.

The current species richness is concentrated in central and southeast portions of the biome, with maximum predicted richness of 73 species (Fig. 5). In the year 2050, richness patterns should be similar, considering only the effects of climate change, but with a reduction in western Cerrado and a maximum richness of 69 species (Fig. 5). Adding the habitat degradation model on the "business as usual" scenario planned for 2050, areas expected to house the greatest richness will largely overlap with areas projected to suffer the greatest degradation (Fig. 6). Thus, the forecast is a great loss of species throughout the southeastern and central portions of Cerrado, with the remaining

richness being concentrated mainly in the northern and far western portions of the biome, not exceeding 34 species (Fig. 6). Overall, our projections point to a reduction greater than 50% in species richness.

Discussion

Specimens deposited in Brazilian collections sum up to an important biological documentation of biodiversity in the last 200 years and this information is central to the construction of scenarios of past and future distribution of biological diversity in Brazil (Canhos *et al.*, 2008). Our assessment of the effects of climate change on Cerrado amphibians, using an extensive database, allowed us to work with as much knowledge as exists about the distribution of Cerrado amphibians. Our results indicate that future climate will not be favorable to most species of Cerrado amphibians.

Most endemic Cerrado amphibians have very restricted distributions (< 10 points of occurrence). These features further elevate the risk of the effects of climate change on these species, since even relatively small changes may result in a reduction of their geographic distributions (Bush & Hooghiemstra, 2005).

The unlimited dispersal scenario predicted many more species with expansion than contraction of their suitable areas of occurrence. This, combined with the high values and southwest direction of range shifts, are clearly related to the projection of suitable areas for the occurrence of 49 species in the Andean region. In 2050, climate in this region should be warmer than today. A recent study modeling the effects of climate change on amphibians in the Western Hemisphere (Lawler *et al.*, 2010) indicated the Andean region should suffer the highest rates of species turnover in the future. Nevertheless, even if the Andes present favorable conditions for the occurrence of

Cerrado species in the near future, is hard to conceive amphibian migration over thousands of kilometers during a relatively short period (decades).

In a more realistic scenario, with a dispersal limit of 500 km around the Cerrado, climate change should exert drastic effects on habitat suitability for amphibians. Under this scenario, most species will undergo more contraction than expansion of suitable areas in 2050. With an average of 30% range loss, many species would be threatened with extinction. *Pristimantis dundeei*, *Bokermannohyla sazimai*, and *Scinax canastrensis*, with range loss above 80%, may even disappear. Other studies conducted in Cerrado reached similar conclusions. Siqueira and Peterson (2003) found a possible reduction of suitable habitat above 50% for most of the 162 plant species analyzed. In the absence of dispersion, about 20% of Cerrado Manakin species may go extinct (Anciães & Peterson, 2009). Marini et al (2009) predicted significant area contractions for Cerrado birds, especially those related to forest or grassland habitats. These studies show the dramatic impact and vulnerability of Cerrado species to climate change.

Our results predict changes in the availability of suitable areas for potential species occurrence, with direct implications to the distribution of Cerrado amphibians. Species ability to occupy shifting suitable areas in the future will depend on their capacity to disperse and also on the existence of corridors or suitable habitat to their dispersion (Araújo *et al.*, 2006). The forecasted climate changes themselves can difficult even more species migration, especially considering the speed and magnitude of their occurrence (Araújo *et al.*, 2006). Few amphibian species are able to disperse, within 50 years, across the 170 km average displacement of range centroids predicted herein. The predominant southeast direction of displacement of suitable areas is an additional concern for Cerrado amphibian conservation, since southeastern Brazil is precisely the most disturbed and densely populated areas in Brazil (Marini *et al.*, 2009). Likewise, the

current and predicted areas of highest amphibian richness in Cerrado coincide with populous areas in advanced degree of degradation. Diniz-Filho et al (2009) investigated the effects of climate change on patterns of vertebrate diversity in the Brazilian Cerrado and found that species distribution expansions may include areas already being used for livestock.

The synergy between climate change and habitat loss is perhaps the greatest threat to biodiversity (Drake *et al.*, 2005; Canhos *et al.*, 2008). This becomes apparent when considering the projected scenario of habitat degradation ("business as usual") for 2050. If human occupation in Cerrado continues northward, as expected, the proportion of remaining natural habitats will be so reduced, and this will happen so fast, that will lead to a great loss of biodiversity (Diniz-Filho *et al.*, 2009b). In this case, only a small portion of suitable natural habitats will remain in northern Cerrado, with amphibian richness being reduced to less than half. As populations are already reduced in size by isolation due to habitat loss, increased temperature and reduced rainfall could lead to the extinction of populations and species (Bickford *et al.*, 2010). In southern Cerrado, habitats are already limited to "islands" in a matrix of degraded habitats. Thus, potential shifts are already limited and may not occur in the most species-rich portion of Cerrado. Likewise, amphibian species richness in Indonesia declines systematically along a gradient of changes in land use (Wanger *et al.*, 2010).

Inferences based solely on bioclimatic models should be avoided, and interactions between climate and other factors, such as changes in land use, should be considered (Sala *et al.*, 2000; Thuiller, 2004). Our results indicate that future amphibian distributions may be different from those predicted solely by climate models. The risk of extinction by climate change is subject to complex dependencies between life history, distribution patterns, and landscape processes (Brook *et al.*, 2009). In addition,

population dynamics and biotic interactions may also affect the prediction of species occurrence (Thuiller *et al.*, 2008). The synergy between climate change and infection by the fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd) has been stressed elsewhere (Pounds *et al.*, 2006; Rödder *et al.*, 2010). Climate in Brazil offers favorable conditions to the action of *B. dendrobatidis* and 23 amphibian species have been reported as infected in the Atlantic Forest (Carnaval *et al.*, 2006; Toledo *et al.*, 2006b; Toledo *et al.*, 2006a). Some speculate about a possible expansion of the fungus in Cerrado and Pantanal (Ron, 2005; Toledo *et al.*, 2006b; Toledo *et al.*, 2006a; Rödder *et al.*, 2010), but little is known about its distribution in Brazil and its consequences for local populations.

Perhaps the greatest threat to amphibian survival under climate change is their limited dispersal ability. Even if suitable habitats are available in regions disjoined from their current distribution, amphibians may not be able to reach them. The current distribution of amphibians shows high levels of non-equilibrium with current climate, indicating that dispersal ability is perhaps lower in amphibians than in any other group of terrestrial vertebrates and plants (Araújo *et al.*, 2006). Since very dry areas preclude migration of most species, climate change has the potential to fragment the habitat, preventing their spread (Dodd & Smith, 2003). Current levels of habitat fragmentation and degradation, especially among aquatic environments, can further reduce the already low rate of amphibian dispersal (Araújo *et al.*, 2006; Becker *et al.*, 2007). Furthermore, climate change alone could lead to inhibition of dispersal (Massot *et al.*, 2008), so amphibians become even more susceptible to local weather factors, even if there is space for migration.

As in other studies conducted in Cerrado (Diniz-Filho *et al.*, 2009b; Marini *et al.*, 2009), our results add up to similar problems of conservation across the planet. The shift towards the poles (south, in the case of Brazil) is similar to that observed in other

regions (e.g., (Araújo *et al.*, 2006) (Bickford *et al.*, 2010), suggesting the existence of a global trend (Marini *et al.* 2009). Across the globe, we experience the conflict between the conservation necessary to maintain species, particularly against a backdrop of climate change, and the current and future trends in land use. Species conservation is a major challenge, especially in tropical regions where the impacts of these changes appear to be even greater.

References

- Alford, R.A., Bradfield, K.S. & Richards, S.J. (2007) Ecology: Global warming and amphibian losses. *Nature*, **447**, E3-E4.
- Anciães, M. & Peterson, A.T. (2009) Climate change effects on neotropical manakin diversity based on ecological niche modeling. *The Condor*, **108**, 778-791.
- Araújo, M.B., Thuiller, W. & Pearson, R.G. (2006) Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, **33**, 1712-1728.
- Becker, C.G., Fonseca, C.R., Haddad, C.F.B., Batista, R.F. & Prado, P.I. (2007) Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. *Science*, **318**, 1775-1777.
- Bickford, D., Howard, S.D., Ng, D.J.J. & Sheridan, J.A. (2010) Impacts of climate change on the amphibians and reptiles of Southeast Asia. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 1043-1062.
- Blaustein, A.R. & Kiesecker, J.M. (2002) Complexity in conservation: lessons from the global decline of amphibian populations. *Ecology Letters*, **5**, 597-608.
- Blaustein, A.R., Hatch, A.C., Belden, L.K., Scheessele, E. & Kiesecker, J.M. (2003) Global change: challenges facing amphibians. *Amphibian Conservation* (ed. by R.D. Semlitsch), pp. 187-198. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

- Blaustein, A.R., Belden, L.K., Olson, D.H., Green, D.M., Root, T.L. & Kiesecker, J.M. (2001) Amphibian Breeding and Climate Change. *Conservation Biology*, **15**, 1804-1809.
- Bombardi, R.J. & Carvalho, L.M.V. (2008) Variabilidade do regime de monções sobre o Brasil: o clima presente e projeções para um cenário com 2xCO₂ usando o modelo MIROC. *Revista Brasileira de Meteorologia*, **23**, 58-72.
- Bosch, J., Carrascal, L.M., Durán, L., Walker, S. & Fisher, M.C. (2007) Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of Central Spain; is there a link? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**, 253-260.
- Brannstrom, C., Jepson, W., Filippi, A., Redo, D., Xu, Z. & Ganesh, S. (2008) Land change in the Brazilian Savanna (Cerrado), 1986–2002: Comparative analysis and implications for land-use policy. *Land Use Policy*, **25**, 579-595.
- Brook, B.W., Sodhi, N.S. & Bradshaw, C.J.A. (2008) Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 453-460.
- Brook, B.W., Akcakaya, H.R., Keith, D.A., Mace, G.M., Pearson, R.G. & Araujo, M.B. (2009) Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. *Biology Letters*, **5**, 723-725.
- Bush, M.B. & Hooghiemstra, H. (2005) Tropical biotic responses to climate change. *Climate change and biodiversity* (ed. by T.E. Lovejoy & L. Hannah), pp. 125-137. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Canhos, V.P., Siqueira, M.F., Marino, A. & Canhos, D.A.L. (2008) Análise da vulnerabilidade da biodiversidade brasileira frente às mudanças climáticas globais. *Parcerias Estratégicas*, **27**, 113-148.

- Carey, C. & Alexander, M.A. (2003) Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions*, **9**, 111-121.
- Carnaval, A., Puschendorf, R., Peixoto, O.L., Verdade, V.K. & Rodrigues, M.T. (2006) Amphibian chytrid fungus broadly distributed in the Brazilian Atlantic Rain Forest. *EcoHealth*, **3**, 41-48.
- Carroll, C., Dunk, J.R. & Moilanen, A. (2010) Optimizing resiliency of reserve networks to climate change: multispecies conservation planning in the Pacific Northwest, USA. *Global Change Biology*, **16**, 891-904.
- Carvalho, S.B., Brito, J.C., Crespo, E.J. & Possingham, H.P. (2010) From climate change predictions to actions - conserving vulnerable animal groups in hotspots at a regional scale. *Global Change Biology*, **16**, 3257-3270.
- Chadwick, E.A., Slater, F.M. & Ormerod, S.J. (2006) Inter- and intraspecific differences in climatically mediated phenological change in coexisting Triturus species. *Global Change Biology*, **12**, 1069-1078.
- Collins, J.P. & Storfer, A. (2003) Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*, **9**, 89-98.
- Colwell, R.K., Brehm, G., Cardelus, C.L., Gilman, A.C. & Longino, J.T. (2008) Global Warming, Elevational Range Shifts, and Lowland Biotic Attrition in the Wet Tropics. *Science*, **322**, 258-261.
- Corn, P.S. (2005) Climate change and amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28.1**, 59-67.
- Cushman, S.A. (2006) Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, **128**, 231-240.

- Diniz-Filho, J.A.F., Oliveira, G., Bini, L.M., Loyola, R.D., Nabout, J.C. & Rangel, T.F.L.V.B. (2009) Conservation biogeography and climate change in the Brazilian cerrado. *Natureza & Conservação*, **7**, 100-112.
- Dodd, C.K. & Smith, L.L. (2003) Habitat destruction and alteration: historical trends and future prospects for amphibians. *Amphibian Conservation* (ed. by R.D. Semlitsch), pp. 94-112. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Drake, B., Hughes, C., Johnson, E.A., Seibel, B.A., Cochrane, M.A., Fabry, V.J., Rasse, D. & Hannah, L. (2005) Synergistic effects. *Climate change and biodiversity* (ed. by T.E. Lovejoy & L. Hannah), pp. 296-316. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Dudik, M., Phillips, S.J. & Schapire, R.E. (2007) Maximum entropy density estimation with generalized regularization and an application to species distribution modeling. *Journal of Machine Learning Research*, **8**, 1217-1260.
- Eastman, J.R. (2009) *IDRISI Taiga - Guide to GIS and Image Processing*. Clark Labs - Clark University, Worcester, MA, USA.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.

- IPCC (2007) *Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability, contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge - UK.
- IUCN, International, C. & NatureServe (2008) An analysis of amphibians on the 2008 IUCN Red List. In: *IUCN Red List*
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, **19**, 707-713.
- Lawler, J.J., Shafer, S.L., Bancroft, B.A. & Blaustein, A.R. (2010) Projected Climate Impacts for the Amphibians of the Western Hemisphere. *Conservation Biology*, **24**, 38-50.
- Lawler, J.J., Shafer, S.L., White, D., Kareiva, P., Maurer, E.P., Blaustein, A.R. & Bartlein, P.J. (2009) Projected climate-induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology*, **90**, 588-597.
- Machado, R.B., Ramos Neto, M.B., Pereira, P.G.P., Caldas, E.F., Gonçalves, D.A., Santos, N.S., Tabor, K. & Steininger, M. (2004) Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. In. *Conservation International do Brasil*, Brasília, Brazil.
- Marini, M.Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L.E. & Jiguet, F. (2009) Predicted Climate-Driven Bird Distribution Changes and Forecasted Conservation Conflicts in a Neotropical Savanna. *Conservation Biology*, **23**, 1558-1567.
- Massot, M., Clobert, J. & Ferrière, R. (2008) Climate warming, dispersal inhibition and extinction risk. *Global Change Biology*, **14**, 461-469.
- Mendelson III, J.R., Lips, K.R., Gagliardo, R.W., Rabb, G.B., Collins, J.P., Diffendorfer, J.E., Daszak, P., Ibáñez D, R., Zippel, K.C., Lawson, D.P., Wright, K.M., Stuart, S.N., Gascon, C., da Silva, H.R., Burrowes, P.A., Joglar, R.L., La Marca, E., Lötters, S., du Preez, L.H., Weldon, C., Hyatt, A., Rodriguez-

- Mahecha, J.V., Hunt, S., Robertson, H., Lock, B., Raxworthy, C.J., Frost, D.R., Lacy, R.C., Alford, R.A., Campbell, J.A., Parra-Olea, G., Bolaños, F., Calvo Domingo, J.J., Halliday, T., Murphy, J.B., Wake, M.H., Coloma, L.A., Kuzmin, S.L., Price, M.S., Howell, K.M., Lau, M., Pethiyagoda, R., Boone, M., Lannoo, M.J., Blaustein, A.R., Dobson, A., Griffiths, R.A., Crump, M.L., Wake, D.B. & Brodie Jr, E.D. (2006) Biodiversity: confronting amphibian declines and extinctions. *Science*, **313**, 48.
- MMA (2009) Mapa de cobertura vegetal dos biomas brasileiros. In. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Nogueira, C., Colli, G.R., Costa, G.C. & Machado, R.B. (2010) Diversidade de répteis Squamata e evolução do conhecimento faunístico no Cerrado. *Cerrado: Conhecimento Científico Quantitativo como Subsídio para Ações de Conservação* (ed. by I.R. Diniz, J. Marinho-Filho, R.B. Machado & R.B. Cavalcanti), pp. 335-375. Editora UnB, Brasília, DF.
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 361-371.
- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, **34**, 102-117.
- Peterson, A.T., Tian, H., Martínez-Meyer, E., Soberón, J., Sánchez-Cordero, V. & Huntley, B. (2005) Modeling distributional shifts of individual species and

- biomes. *Climate change and biodiversity* (ed. by T.E. Lovejoy & L. Hannah), pp. 211-228. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231-259.
- Pounds, A.J., 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., Sanchez-Azofeifa, G.A., Still, C.J. & Young, B.E. (2006) Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, **439**, 161-167.
- Pressey, R.L., Cabeza, M., Watts, M.E., Cowling, R.M. & Wilson, K.A. (2007) Conservation planning in a changing world. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 583-592.
- Rödger, D., Kielgast, J. & Lötters, S. (2010) Future potential distribution of the emerging amphibian chytrid fungus under anthropogenic climate change. *Diseases of Aquatic Organisms*, **92**, 201-207.
- Ron, S.R. (2005) Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica*, **37**, 209-221.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., iacute, Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. & Wall, D.H. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Sawyer, D. (2008) Climate change, biofuels and eco-social impacts in the Brazilian Amazon and Cerrado. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 1747-1752.

- Siqueira, M.F. & Peterson, A.T. (2003) Consequences of global climate change for geographic distributions of Cerrado tree species. *Biota Neotropica*, **3**, 1-14.
- Smith, M.A. & Green, D.M. (2005) Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*, **28**, 110-128.
- Stuart, S.N., Chanson, J.S., Cox, N.A., Young, B.E., Rodrigues, A.S.L., Fischman, D.L. & Waller, R.W. (2004) Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, **306**, 1783-1786.
- Thomas, C.D. (2010) Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions*, **16**, 488-495.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Townsend Peterson, A., Phillips, O.L. & Williams, S.E. (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145-148.
- Thuiller, W. (2004) Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, **10**, 2020-2027.
- Thuiller, W., Albert, C., Araujo, M.B., Berry, P.M., Cabeza, M., Guisan, A., Hickler, T., Midgley, G.F., Paterson, J., Schurr, F.M., Sykes, M.T. & Zimmermann, N.E. (2008) Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, **9**, 137-152.
- Toledo, L.F., Haddad, C.F.B., Carnaval, A.C. & Britto, F.B. (2006a) A Brazilian anuran (*Hylodes magalhaesi*: Leptodactylidae) infected by *Batrachochytrium*

- dendrobatidis: a conservation concern. *Amphibian and Reptile Conservation*, **4**, 17-21.
- Toledo, L.F., Britto, F.B., Araújo, O.G.S., Giasson, L.M.O. & Haddad, C.F.B. (2006b) The occurrence of Batrachochytrium dendrobatides in Brazil and the inclusion of 17 new cases of infection. *South American Journal of Herpetology*, **1**, 185-191.
- Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. (2008) Colloquium Paper: Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 11466-11473.
- Wanger, T.C., Iskandar, D.T., Motzke, I., Brook, B.W., Sodhi, N.S., Clough, Y. & Tschardtke, T. (2010) Effects of Land-Use Change on Community Composition of Tropical Amphibians and Reptiles in Sulawesi, Indonesia. *Conservation Biology*, **24**, 795-802.
- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H. & Guisan, A. (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, **14**, 763-773.

Figure Legends

Figure 1: Range expansion (+) and contraction (⊕) during the 2000-2050 interval, using the centroid of the known range of endemic amphibian species of Cerrado, under the unbounded (a) and bounded dispersal (b) scenarios. See text for details.

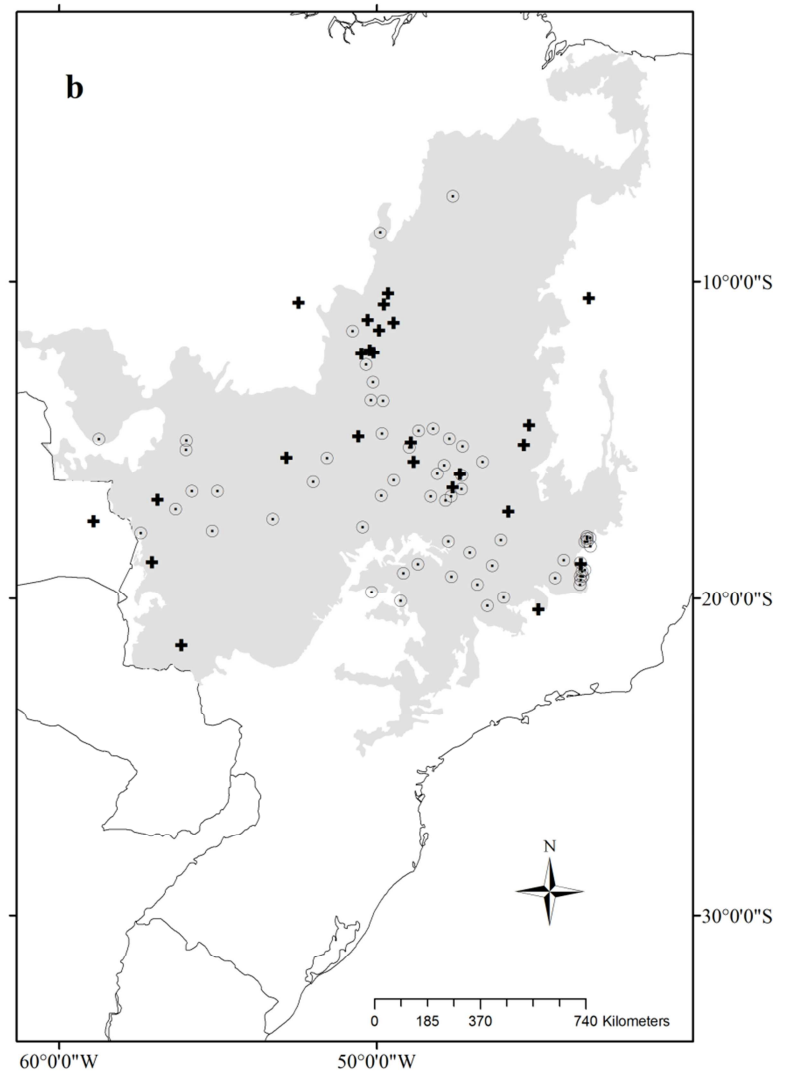
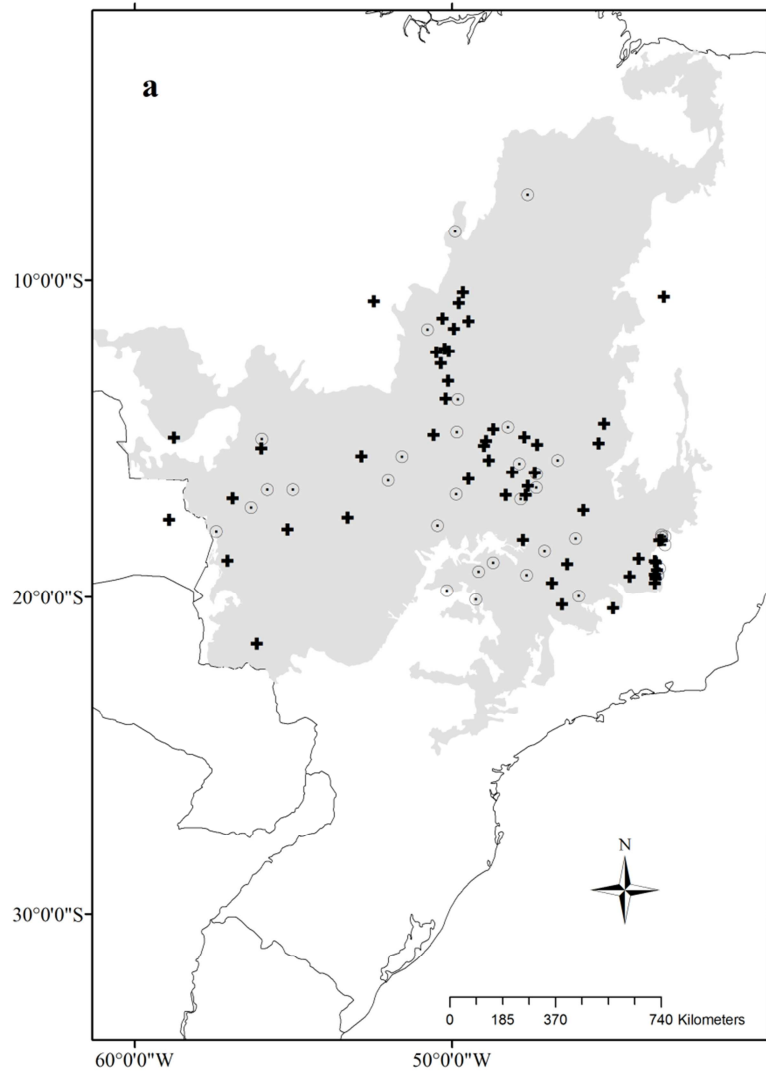
Figure 2: SAPO gain and loss (2000-2050) in the unbounded and the bounded dispersal scenario (a). See in *b* a rotation image of *a* and in *c* an explanation of the figure. Circles are representing each species.

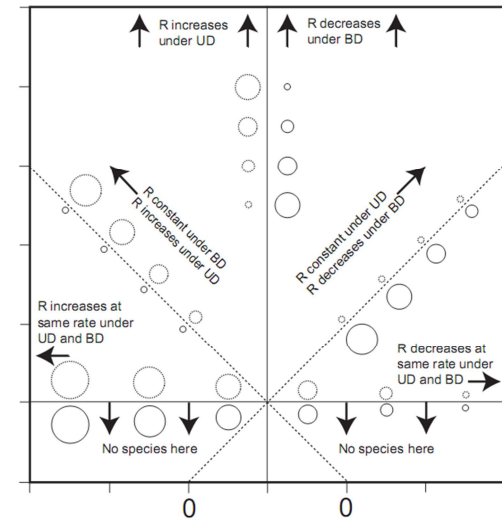
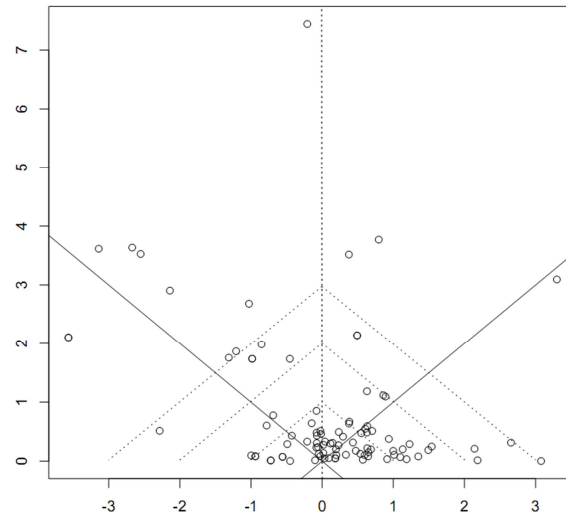
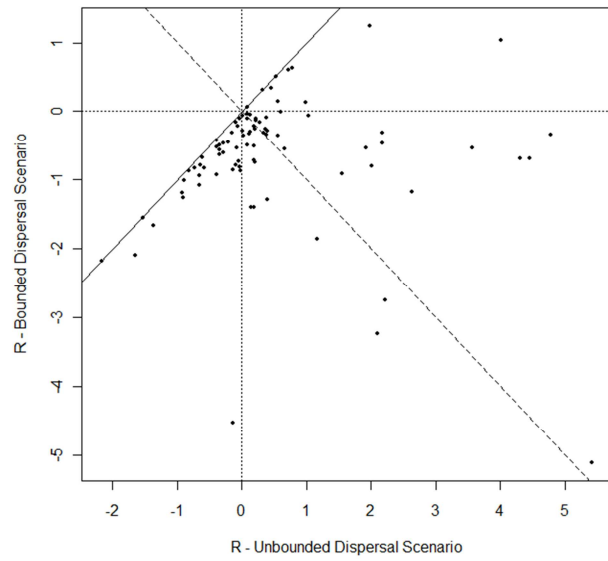
Figure 3: Contraction (black), expansion (dark grey) and stability (light grey) areas for *Bokermannohyla sazimai* (a) and *Odontophrynus salvatori* (b) showing a projection of more suitable habitats in the Andean region in 2050.

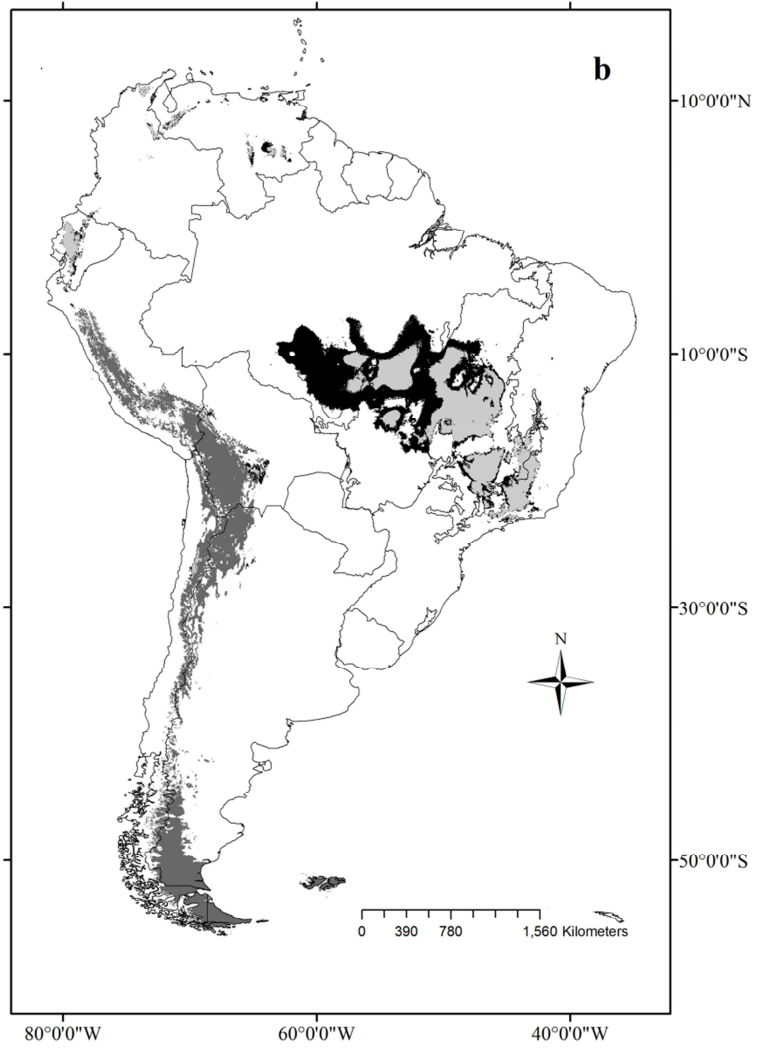
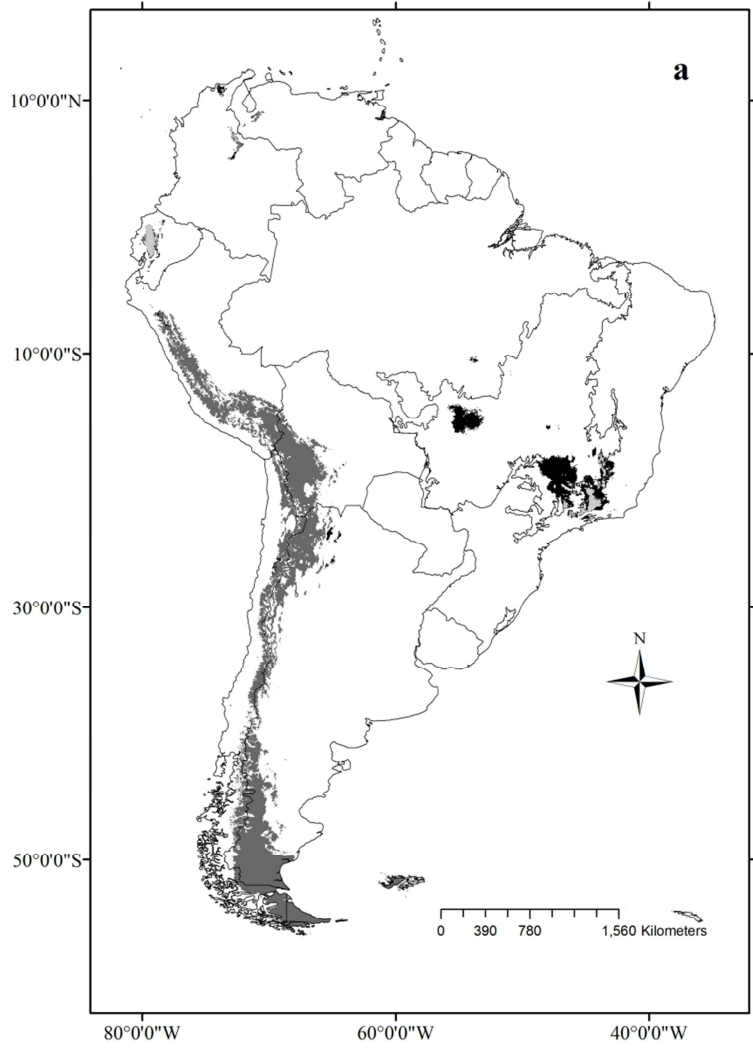
Figure 4: Direction of displacement of distribution's centroid (2000-2050) of endemic amphibian species of Cerrado biome in the unlimited dispersal scenario (a) and the scenario with limited dispersal (b).

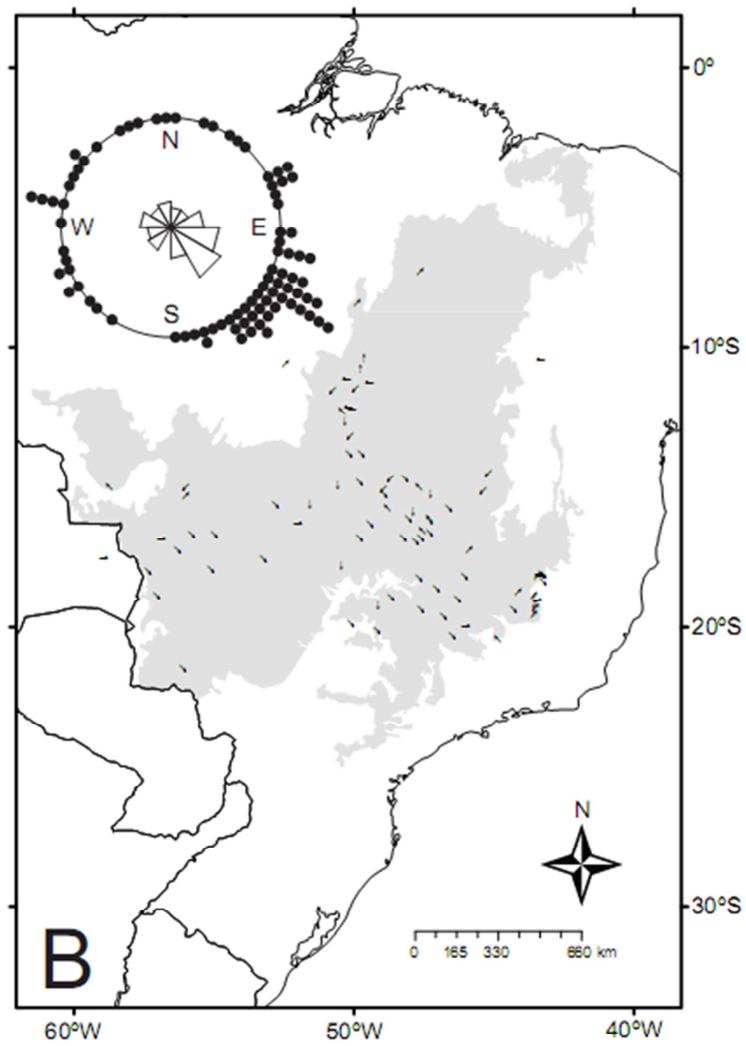
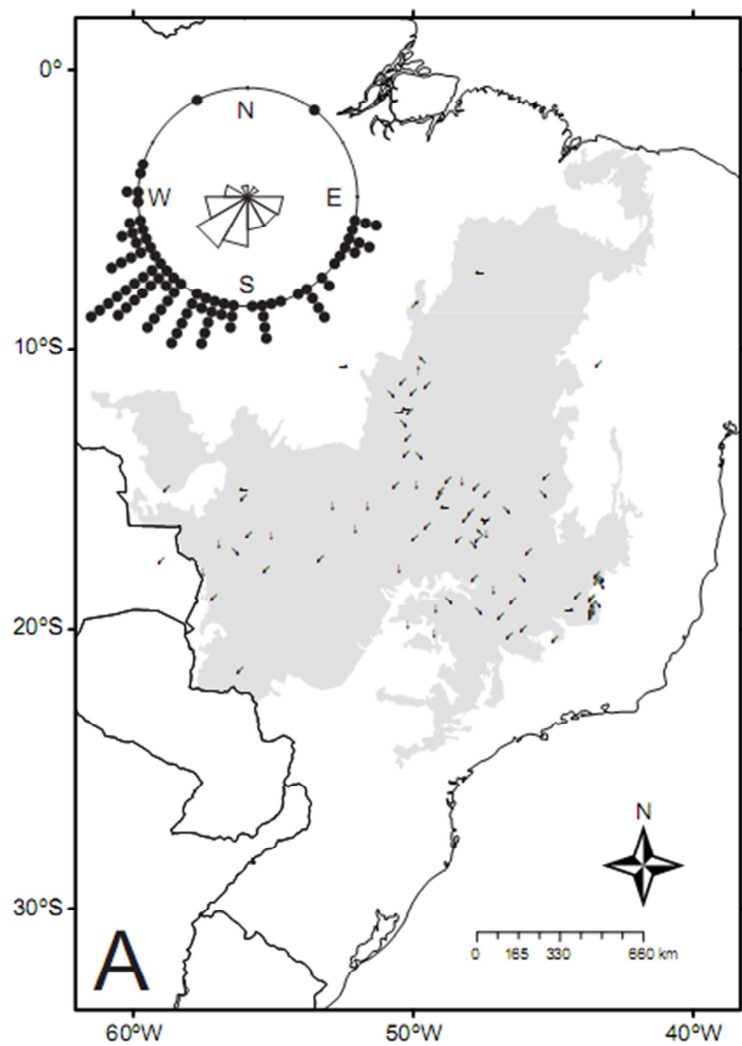
Figure 5: Predicted current (2000) and future (2050) richness surfaces of amphibian species of Cerrado biome.

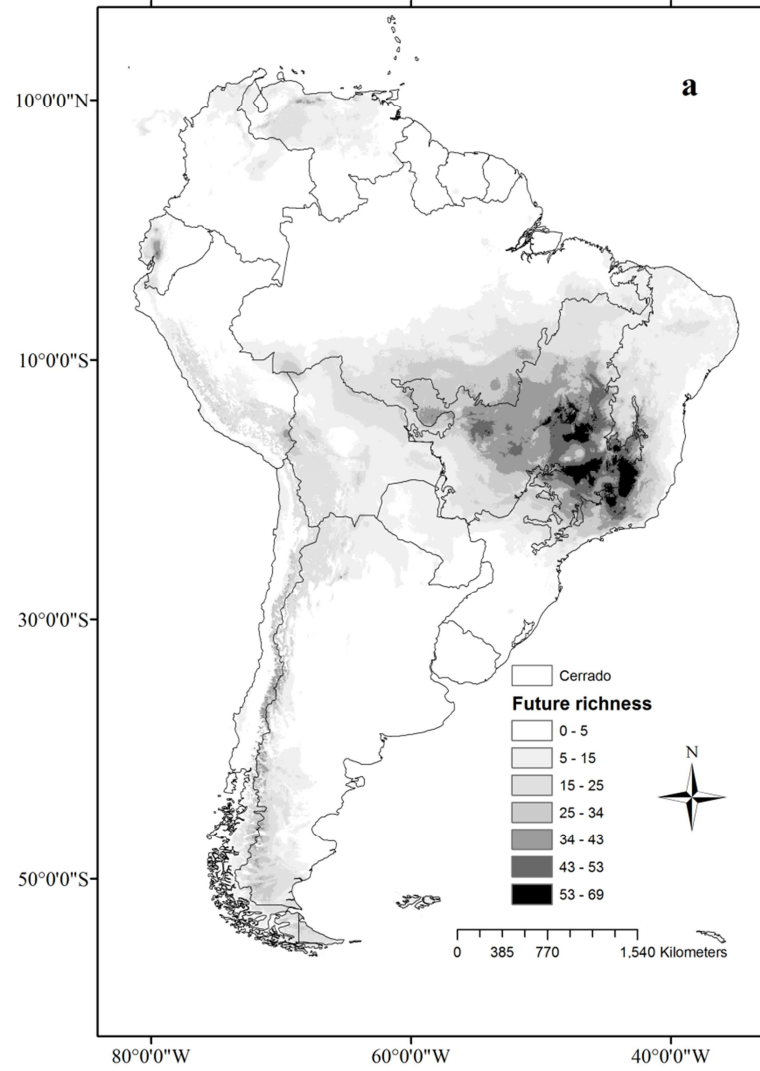
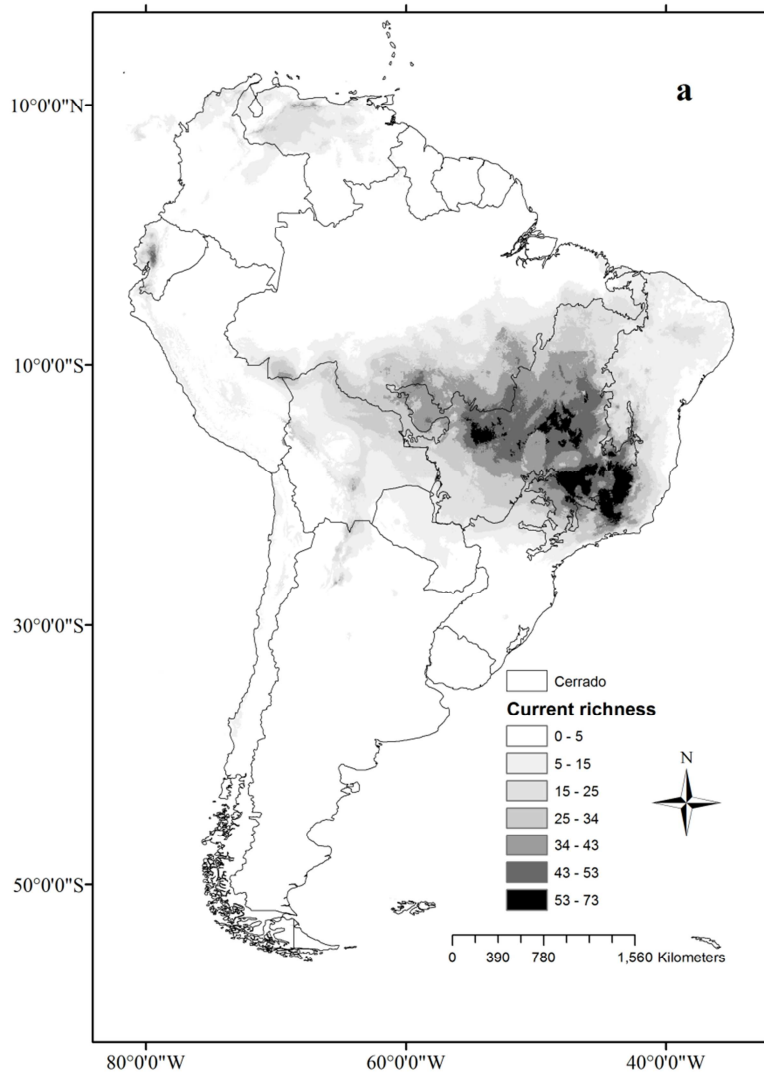
Figure 6: Predicted average potential loss of amphibian species richness in the Cerrado in 2050 under future climate change and habitat destruction (“business as usual”) scenarios.

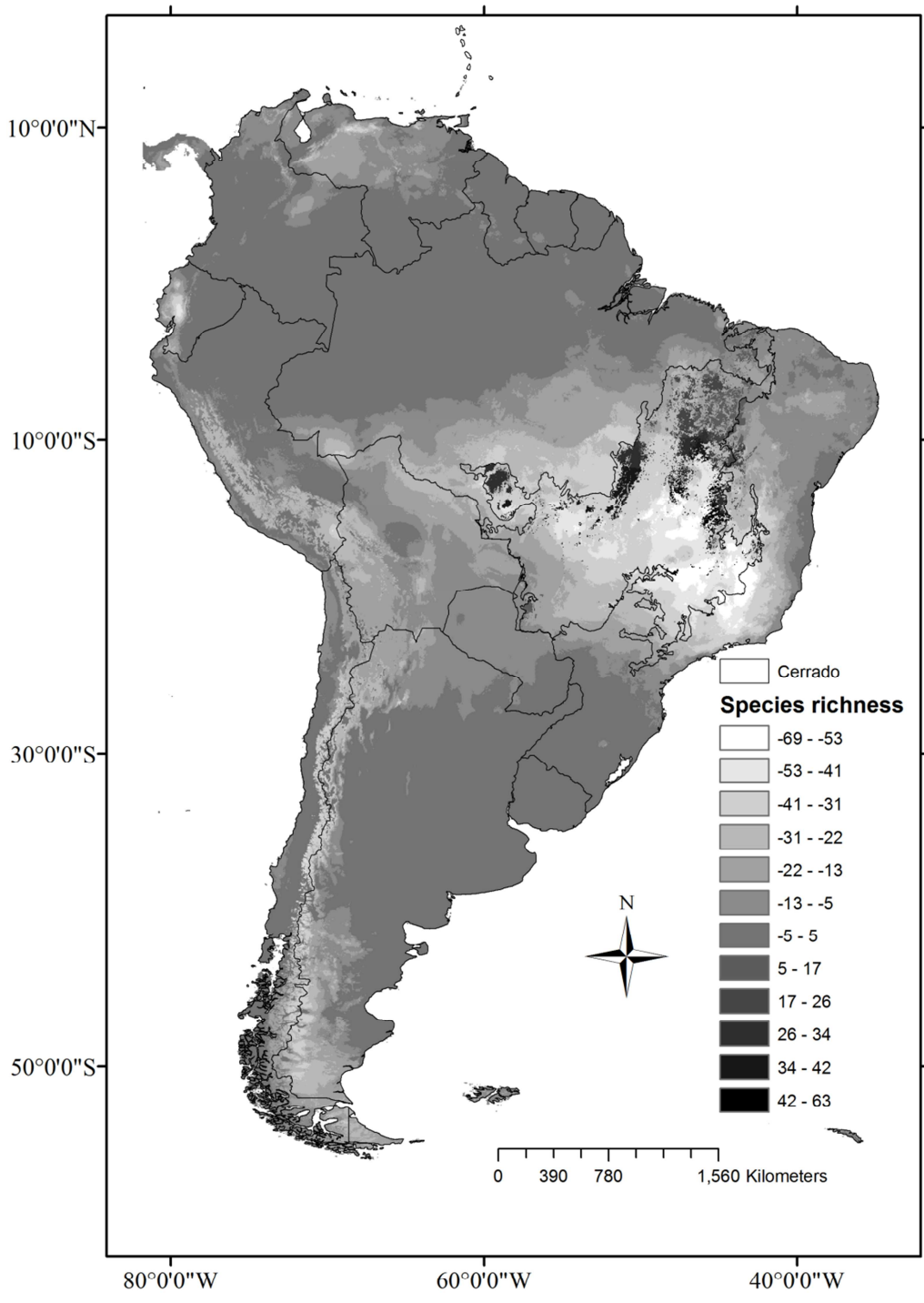












CAPÍTULO 3

Prioridades para a conservação da diversidade evolutiva dos anfíbios no Cerrado

Débora Leite Silvano^{1,2}, Paula Hanna Valdujo³, Mariana Cristina Gomes Batista⁴
e Guarino Rinaldi Colli⁵

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, Distrito Federal, Brasil.

² Ciências Biológicas, Universidade Católica de Brasília, Brasília, Distrito Federal, Brasil.

³ Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, 05508-900 São Paulo, Brasil.

⁴ Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brasil

⁵ Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, Distrito Federal, Brasil.

Resumo

Declínios populacionais e extinção de espécies podem ser prevenidos através da criação de políticas de conservação eficazes. Estas ações e políticas devem ser bem planejadas e devem priorizar espécies e áreas mais ameaçadas. A utilização de princípios amplamente reconhecidos de planejamento de conservação, como representatividade, complementaridade, eficiência e insubstituibilidade é fundamental. No entanto, também é importante levar em conta os atributos das espécies, tais como a sua distinção taxonômica e seu padrão de distribuição. Distinção taxonômica (TD) é uma medida de singularidade das espécies, que representa a história evolutiva dos clados, de tal maneira que espécies mais relictuais recebem maiores valores de TD, em comparação com clados recentes e bem diversificados. Neste estudo realizamos uma análise de lacunas para avaliar o status de proteção de espécies endêmicas de anuros do Cerrado. Em seguida, selecionamos áreas prioritárias para a conservação desse bioma com base em uma abordagem de planejamento sistemático da conservação, incluindo também atributos das espécies como critérios de priorização. Nós compilamos um extenso banco de dados de registros de ocorrência de espécies endêmicas de anuros do Cerrado a partir de coleções zoológicas e da literatura. Para obter medidas de TD, construímos uma super-árvore baseada em hipóteses filogenéticas já publicadas, e calculamos a distância (número de nós) de cada terminal até a raiz da árvore. Nós atribuímos metas de conservação para cada espécie, com base no tamanho de sua distribuição, e definimos custos com base no valor TD, atribuindo maior TD para as espécies mais relictuais. Cinquenta e duas espécies são consideradas espécies-lacuna, pois menos de 20% de suas metas de conservação são atendidas pelo atual sistema de áreas protegidas, e 19 deles estão completamente fora de Unidades de Conservação. As áreas prioritárias estão

localizadas na porção central do Cerrado, e incluem vales de rios e montanhas. As montanhas localizadas nas porções sudeste e central do Cerrado são especialmente ricas em espécies endêmicas e de distribuição restrita, resultando em maior prioridade para estas áreas. As áreas prioritárias selecionadas aqui são também as regiões mais ricas e que possuem a maior diversidade filogenética do bioma, demonstrando seu alto potencial para a conservação da história evolutiva das linhagens no Cerrado. Apesar de sua grande importância para a biodiversidade, áreas que têm maior riqueza de espécies endêmicas são aquelas que sofreram as mais severas perdas de habitat, o que reforça a urgência de ações efetivas para a conservação das espécies.

Introdução

Declínios e extinções de espécies muitas vezes ocorrem pelo simples fato de muitos países não possuírem uma política de conservação efetiva. Estes declínios vêm criando uma demanda por estratégias rápidas e urgentes para maximizar os esforços para a conservação, especialmente em regiões onde existem poucos dados sobre diversidade, abundância e distribuição das espécies, como no Brasil (Young *et al.*, 2001). Os anfíbios são animais globalmente ameaçados, com populações em franco declínio distribuídas por todo o mundo e com significativa concentração na região neotropical (Becker & Loyola, 2008). O Brasil, apesar de ser o líder mundial em diversidade de anfíbios, não possui uma agenda específica para a conservação destes animais. Existem algumas iniciativas importantes, conduzidas pelo governo, como as listas de espécies ameaçadas e a seleção de áreas prioritárias para conservação (Silvano & Segalla, 2005). No entanto, estas iniciativas são gerais, e muitas vezes utilizam critérios subjetivos. Outras iniciativas vêm sendo conduzidas pela comunidade acadêmica, como o Plano de Ação para Conservação de Anfíbios no Brasil (Verdade *et al.*, in press).

Dentre as iniciativas delineadas no Plano de Ação para Conservação de Anfíbios no Brasil, está a indicação de áreas prioritárias para a conservação destes animais (Verdade *et al.*, in press). Para que as iniciativas sejam eficazes, é recomendável que sejam seguidos os princípios nos quais se baseiam o planejamento sistemático da conservação (Margules & Pressey, 2000). Desta forma, as áreas prioritárias devem contemplar os princípios de complementariedade, visando proteger espécies ainda não protegidas, representatividade, visando incluir todas as espécies no sistema de unidades de conservação, eficiência, visando proteger o máximo com o mínimo de área, e insubstituibilidade, visando proteger todas as áreas que apresentem atributos únicos.

Estes critérios são fundamentais para definir o menor conjunto de áreas necessário para atingir metas de conservação predefinidas.

Para que a conservação seja efetiva, além dos princípios básicos relacionados ao planejamento sistemático da conservação, é necessário que determinados atributos das espécies-alvo sejam levados em consideração. Dentre esses atributos, destacam-se a distinção taxonômica e seu padrão de distribuição. A distinção taxonômica e o padrão de distribuição devem ser considerados para cada espécie, independentemente (Vane-Wright *et al.*, 1991). A distinção taxonômica é uma medida de singularidade, em que espécies mais relictuais (ou seja, aquelas que pertencem a clados antigos, com poucas espécies) devem ser priorizadas pela história evolutiva que representam (Posadas *et al.*, 2001). Ao mesmo tempo, espécies que possuem distribuição restrita (endêmicas) merecem maior atenção em relação àquelas de ampla distribuição, uma vez que o tamanho da área é o preditor mais importante do risco de extinção (Purvis *et al.*, 2000b; Purvis *et al.*, 2000a). Esta abordagem permite preservar a diversidade evolutiva dentro de um grupo taxonômico, proporcionando mais alternativas de resposta a possíveis alterações ambientais futuras (Vazquez & Gittleman, 1998; Avise, 2005; Becker *et al.*, 2010).

Uma vez que metade das 200 espécies de anuros que ocorrem no Cerrado é endêmica deste domínio (Valdujo, 2011), é fundamental que sejam traçadas estratégias de conservação específicas para essa região. Apesar de o Cerrado ser uma das 34 áreas prioritárias para conservação no planeta (hotspots – Mittermeier *et al.*, 2004), devido aos altos índices de endemismo de fauna e flora e à rapidez com que este domínio fitogeográfico vem sendo destruído, poucas ações de conservação vem sendo aí realizadas. Atualmente, menos de 2% de sua área está protegida na forma de Unidades de Conservação de Proteção Integral (CNUC, 2010). Essa porcentagem é baixa em

função da heterogeneidade da vegetação e topografia da região, e devido ao fato da principal ameaça à conservação de anfíbios no Cerrado ser a destruição de seus habitats. O desmatamento, o avanço da fronteira agrícola, a mineração, o fogo e o desenvolvimento da infra-estrutura são as principais causas desta destruição (Silvano & Segalla, 2005). Dessa forma, fortalecer e expandir o sistema de Unidades de Conservação deve ter prioridade máxima. Uma vez que não existem recursos nem tempo suficiente para conservar as espécies uma a uma, é necessário maximizar o retorno dos investimentos em conservação (Margules & Pressey, 2000).

Apesar do reconhecimento importância de incluir informações históricas e evolutivas em estudos para definir prioridades de conservação, a maioria dos estudos já realizados não consideram estas informações. A riqueza de espécies e nível de endemismo são os principais alvos de conservação na maior parte deles, a exemplo dos estudos publicados ao longo da última década envolvendo a priorização de áreas para conservação de anuros no Cerrado (e.g. Diniz-Filho *et al.*, 2004; Diniz-Filho *et al.*, 2007; Araújo *et al.*, 2008b; Araújo *et al.*, 2008a; Diniz-Filho *et al.*, 2009c). Neste estudo, realizamos uma análise de lacunas para verificar o status de proteção das espécies de anfíbios endêmicas do Cerrado e realizamos um exercício de priorização de áreas necessárias para a sua conservação. Informações relacionadas à distinção taxonômica e distribuição geográfica foram consideradas na definição das metas de conservação de cada espécie. Desta forma, demos prioridade às espécies mais relictuais, porque elas são filogeneticamente raras, e às espécies de distribuição mais restrita, por serem naturalmente mais vulneráveis à extinção. Este estudo contribui com as propostas de áreas prioritárias já publicadas para o Cerrado por incluir informações evolutivas relevantes e por utilizar uma base de dados mais refinada e completa.

Métodos

Área de estudo

O Cerrado está localizado na porção centro-leste do continente sulamericano e é constituído por um mosaico heterogêneo de fitofisionomias vegetais. Estas fitofisionomias incluem desde formações campestres até formações florestais, formando um gradiente de altitude e densidade vegetacional (Eiten, 1972, 1982). Com uma área superior a 2,5 milhões de km², este domínio é reconhecido por sua elevada riqueza e endemismo de espécies sendo a savana mais diversificada do planeta. Entretanto, nos últimos 40 anos suas terras vem sendo convertidas principalmente em culturas agrícolas e pastagens, levando a um intenso processo de destruição e fragmentação de sua vegetação (Klink & Machado, 2005). Atualmente, os remanescentes de vegetação nativa concentram-se principalmente na porção norte do domínio (Figura 1). Segundo estimativas recentes, restam apenas 34% da vegetação original e esta tende a desaparecer em 30 anos se o atual modelo de desenvolvimento na região for mantido, onde culturas tradicionais estão cedendo lugar para modernas culturas mecanizadas como a soja, algodão, milho, sorgo e girassol (Machado *et al.*, 2004). Uma vez que um dos principais objetivos deste estudo é fornecer subsídios para a tomada de decisões relacionadas à conservação, optamos aqui por utilizar os limites do bioma que são reconhecidos pelo governo federal (IBGE, 2004).

Dados utilizados

Para o planejamento da conservação é necessária a formulação de uma base de dados que envolve a definição dos alvos de conservação; suas respectivas metas quantitativas; e sua distribuição espacial segundo um conjunto de amostras padronizadas,

denominadas unidades de planejamento (UP). Utilizamos como UPs as ottobacias hidrográficas nível 5 (CNRH, 2003), por considerar que estas refletem unidades biogeográficas, sendo naturalmente delimitadas pela topografia (Becker *et al.*, 2010). Além disso, a priorização de bacias tem uma finalidade prática, já que as bacias hidrográficas são também utilizadas pelo governo como unidades de planejamento e gestão ambiental. Dentro da área do Cerrado, as ottobacias nível 5 somam 3.998 unidades. Para facilitar a descrição dos resultados, após as análises nós agrupamos as UPs em unidades maiores, utilizando as bacias hidrográficas nível 2 e os compartimentos do relevo (IBGE, 2011).

A partir de dados de ocorrência de espécies obtidos em coleções zoológicas, no campo e na literatura, construímos uma base de dados de mais de 45 mil registros de espécies de anfíbios no Cerrado (verValdujo, 2011). Dentre as 204 espécies de anfíbios anuros que ocorrem no bioma, selecionamos como alvos para conservação 90 espécies endêmicas. Para cada espécie foram elaborados mapas de distribuição geográfica, utilizando modelos de distribuição potencial, construídos através do algoritmo de Máxima Entropia – MAXENT (Elith *et al.*, 2006; Phillips & Dudik, 2008), e recortados pelo mínimo polígono convexo da distribuição observada de cada uma (ver detalhes no primeiro capítulo). Desta forma, estes mapas de distribuição constituem áreas adequadas à ocorrência de cada espécie (modelos de distribuição potencial) dentro da sua extensão de ocorrência (mínimo polígono convexo). Todos os mapas de distribuição foram sobrepostos para a obtenção da superfície de riqueza de espécies endêmicas de anfíbios anuros no Cerrado.

Para obter a medida de distinção taxonômica de cada espécie construímos uma super-árvore baseada nas hipóteses filogenéticas propostas para os grupos aos quais pertencem as espécies de anuros que ocorrem no Cerrado (Faivovich *et al.*, 2005;

Nascimento *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 2006; Grant *et al.*, 2006b; Chaparro *et al.*, 2007; van der Meijden *et al.*, 2007; Hedges *et al.*, 2008; Padial *et al.*, 2008; Ponsa, 2008; Faivovich *et al.*, 2010; Maciel *et al.*, 2010; Wiens *et al.*, 2010). Em todos os casos adotamos a proposta mais recente, incluímos todos os terminais e assumimos grupos não resolvidos como politomias (ver detalhes no primeiro capítulo). Como medida de distinção taxonômica utilizamos a distância (número de nós) de cada terminal até a raiz da super-árvore, sendo que quanto menor a distância maior será a distinção taxonômica (Vane-Wright *et al.*, 1991).

Análises

Para avaliar o status de proteção de cada um dos alvos de conservação realizamos uma análise de lacunas (Rodrigues *et al.*, 2003), sobrepondo os mapas de distribuição das espécies ao mapa do Sistema Nacional de Unidades de Conservação (CNUC, 2010) (Fig. 1). Desta forma, pudemos verificar o percentual da área de cada espécie que já se encontra protegido. As metas de conservação foram definidas como uma porcentagem da área de distribuição das espécies a ser coberta por Unidades de Conservação (UC). Espécies de distribuição restrita, com área de ocorrência menor do que 60.000 km² (6 milhões de hectares), tiveram metas de conservação definidas como 80% da sua área total de ocorrência. Espécies consideradas de distribuição ampla, com áreas de ocorrência superior a 350 mil km² (35 milhões de hectares), tiveram metas de conservação definidas em 10% da sua área total de ocorrência. Espécies com área de distribuição intermediária (entre 6 e 35 milhões de hectares) tiveram a meta definida em 50%. Foram consideradas “espécies-lacuna” aquelas para as quais somente até 20% de sua meta de conservação foi atingida. As que atingiram entre 20 a 90% da meta foram

consideradas “parcialmente protegidas” e, acima de 90%, a espécie foi considerada “protegida” (Rodrigues *et al.*, 2003).

O mapa de distribuição de cada espécie foi sobreposto ao mapa das UPs para calcular o quanto da área de distribuição de cada espécie está contido em cada UP. Para verificar a área disponível para cada espécie, consideramos apenas a área de remanescentes de vegetação nativa (MMA, 2007) (Fig. 1). Assim, UPs que não continham área de remanescentes foram excluídas das análises. As UPs com mais de 70% de sua área dentro de Unidades de Conservação foram consideradas como conservadas.

A identificação de prioridades para a expansão do atual sistema de unidades de conservação foi baseada em medidas de “importância biológica” (*irreplaceability*) de uma dada unidade de planejamento, para que o conjunto definido de metas de conservação seja alcançado. As análises foram realizadas utilizando a interface CLUZ (Conservation Land-Use Zoning) para ArcView (Smith, 2004) e o software Marxan (Ball & Possingham, 2000) para planejamento de conservação. Além das metas, aplicamos um custo para cada espécie, que deveria ser acrescentado ao custo final caso a meta para aquele alvo não fosse atingida. Este custo foi proporcional à distinção taxonômica de cada espécie. Desta forma, o custo será maior se a meta de conservação para as espécies mais basais não for atingida. Para obter a melhor solução (menor custo e maior eficiência) realizamos 10 mil rodadas com 1 milhão de iterações no Marxan. A melhor solução apresentada pelo programa foi recortada pelos remanescentes de vegetação e o resultado foi considerado como áreas prioritárias para conservação de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado.

Resultados

A riqueza de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado variou entre 0 e 35 espécies por UP (Fig. 2). Esta riqueza concentra-se principalmente na porção central do bioma e no seu extremo sudeste, na região da Serra do Espinhaço, em seu contato com a Mata Atlântica. As porções nordeste, extremo sul e oeste do Cerrado apresentam baixo endemismo, não ultrapassando quatro espécies (Fig. 2). Dentre as 90 espécies analisadas, mais de 60% (55 espécies) apresentam distribuição restrita (< 6 milhões de ha) e apenas 15% (14 espécies) apresentam ampla distribuição pelo bioma (> 35 milhões de ha) (Tabela 1).

Cinquenta e duas espécies (58%) foram consideradas como espécie-lacuna por terem menos de 20% de sua meta de conservação atingida (Tabela 1). Dentre estas, 19 espécies estão completamente fora de Unidades de Conservação, sendo que todas elas apresentam distribuição restrita (<1,2 milhão de ha). Dentre estas últimas também se encontram algumas espécies mais relictuais como *Chiasmocleis centralis*, *Ischnocnema penaxavantino*, *Pristimantis crepitans* e *P. dundeei* (Tabela 1). Apenas seis espécies de anfíbios endêmicas do Cerrado foram consideradas como protegidas (*Dendropsophus rubicundulus*, *Leptodactylus sertanejo*, *Phyllomedusa azurea*, *Physalaemus centralis*, *Rhinella mirandaribeiroi* e *R. ocellata*), todas elas espécies de ampla distribuição, e 32 espécies podem ser consideradas como parcialmente protegidas por apresentarem entre 20 e 82% da sua meta de conservação atingida (Tabela 1).

A melhor solução (menor custo e maior eficiência) oferecida pelo Marxan apresenta 1.777 UPs com valor muito alto de conservação (selecionadas em todas as 10.000 rodadas) e que correspondem a 47,5% da área do bioma (Tabela 2). Em contrapartida, 1.867 UPs não foram selecionadas, representando 45,1% do Cerrado. O

restante das UPs obtiveram um menor valor de conservação, ou já se encontram conservadas em UCs, ou foram excluídas por não possuírem remanescentes de vegetação.

As áreas selecionadas como de alto valor de conservação, aqui denominadas como prioritárias para conservação de espécies de anfíbios endêmicas do Cerrado, ocupam principalmente a porção central do bioma, seguindo uma diagonal noroeste- sudeste (Fig. 3). Estas são as áreas de fundamental importância para o cumprimento das metas de conservação estabelecidas. Foram selecionadas áreas tanto em regiões de vales de rios (com altitude abaixo de 400m), quanto áreas elevadas (acima de 1.300m). As áreas selecionadas incluem as depressões dos rios Araguaia, Tocantins e São Francisco, as chapadas na bacia do rio São Francisco, no oeste baiano, a porção norte do Planalto Central, o Planalto dos Guimarães e da Canastra e a Serra do Espinhaço (Fig. 3, Tabela 3).

As áreas prioritárias concentram-se principalmente nas bacias dos rios Tocantins, Araguaia, São Francisco, Paraguai e Paraná e na bacia Costeira do Leste (Fig. 3). A bacia do rio São Francisco concentra a maior riqueza de espécies de anuros endêmicas do Cerrado (61 espécies) e também a maior riqueza de espécies (12 espécies) que ocorrem exclusivamente nesta bacia (EB) (Fig. 3). Estas são: *Bokermannohyla nanuzae*, *B. ravida*, *Crossodactylus bokermanni*, *Ischnocnema penaxavantino*, *Leptodactylus camaquara*, *Physalaemus deimaticus*, *P. evangelistai*, *Proceratophrys cururu*, *Scinax cabralensis*, *S. curicica*, *S. machadoi*, *S. pinima*. A bacia do rio Tocantins é a segunda em riqueza, com 51 espécies de anfíbios endêmicas e abriga sete espécies EB (*Allobates goianus*, *Elachistocleis bumbameuboi*, *Hypsiboas ericae*, *H. phaeopleura*, *Leptodactylus tapiti*, *Scinax rogerioi*, *Trachycephalus mambaiensis*). Esta bacia é seguida em riqueza pela do rio Paraná, com 44 espécies endêmicas e quatro espécies EB

(*Dendropsophus cerradensis*, *D. rhea*, *Phyllomedusa araguari* e *Proceratophrys boiei*).

Outras seis espécies são endêmicas da bacia do rio Paraguai (*Allobates bruneus*, *Physalaemus centralis*, *Pristimantis crepitans*, *P. dundeei*, *Rhinella scitula* e *Scinax* sp.1).

As bacias do rio Araguaia e Costeira do Leste não abrigam espécies exclusivas (EB) (Tabela 3), mas apresentam uma grande extensão de suas áreas com alto valor de conservação para os anuros endêmicos do Cerrado (Fig. 3). As demais bacias apresentam escassas ou nenhuma área com alto valor para a conservação dos anfíbios anuros endêmicos do Cerrado, como é o caso da bacia Costeira do Nordeste Ocidental (Fig. 3). Esta última também é a que apresenta a menor riqueza, com apenas 11 espécies de anuros endêmicas do Cerrado.

Discussão

Diante do baixo número de Unidades de Conservação e alta riqueza de espécies de anfíbios anuros de distribuição restrita no Cerrado, era de se esperar que a maioria das espécies não estivesse adequadamente protegida e que uma área extensa do bioma seria de alto valor de conservação, como demonstraram os resultados aqui apresentados. Um agravante deste quadro é o fato da maior riqueza de espécies endêmicas estar associada às regiões central e sudeste do bioma. Como observado na Figura 1, estas são as áreas que sofreram a maior destruição de hábitat e onde restam escassos remanescentes. Previsões futuras de degradação de hábitat apontam ainda que estas áreas sofrerão ainda mais perda hábitats se o atual cenário econômico e político permanecer sem alterações (ver capítulo 2).

É alarmante o fato de 19 espécies de anfíbios de distribuição restrita e endêmicas do Cerrado estarem completamente desprotegidas. Vários estudos já demonstraram que espécies de distribuição restrita estão mais sujeitas à extinção (e.g. Purvis *et al.*, 2000b; Purvis *et al.*, 2000a; Cooper *et al.*, 2008). Isso pode acontecer pelo simples fato de qualquer alteração ambiental afetar toda ou a maior parte da sua distribuição devido à sua pequena extensão (Cooper *et al.*, 2008). A maioria destas espécies é especialista de hábitat estando mais suscetíveis a alterações ambientais (Hero *et al.*, 2005). Além disso, muitas ocorrem em baixa abundância, e também apresentam baixo sucesso reprodutivo, estando sujeitas à estocasticidade demográfica e endogamia (O'Grady *et al.*, 2006). Dentre estas espécies está *Proceratophrys moratoi*, um exemplo de espécie de distribuição restrita, reconhecidamente ameaçada, que ocorre em pequenas populações, em áreas de cerrado extremamente degradadas no estado de São Paulo (Carvalho-Jr. *et al.*, 2010; Rolim *et al.*, 2010; Maffei *et al.*, 2011).

Espécies mais relictuais como *Chiasmocleis centralis*, *Ischnocnema penaxavantino*, *Pristimantis crepitans* e *P. dundeei*, encontram-se totalmente desprotegidas. *C. centralis* é conhecida apenas da localidade tipo em Aruanã – GO (Bokermann, 1952) e de um exemplar coletado em 1935 em Minaçu – GO, depositado no Museu de Zoologia da USP. As duas espécies do gênero *Pristimantis* estão restritas à região dos municípios de Cuiabá e Chapada dos Guimarães - MT. Estudos recentes indicam que estas espécies não são próximas de outras do mesmo gênero, devido ao seu baixo número de cromossomos e características ecológicas (Siqueira *et al.*, 2009), o que as torna ainda mais singulares. Apenas *I. penaxavantino* apresenta uma distribuição mais ampla, desde a região centro-oeste de Minas Gerais até o estado de Goiás.

As áreas de maior valor para a conservação das espécies de anfíbios anuros endêmicas estão concentradas na porção central do bioma em uma diagonal noroeste-

sudeste, e correspondem a 47,5% da área do Cerrado. Em estudos recentes, com o objetivo de definir regiões importantes para inclusão em um sistema de áreas protegidas eficientes para a conservação de todas as espécies de anuros do Cerrado (Diniz-Filho *et al.*, 2007; Diniz-Filho *et al.*, 2009c), foram definidas 17 áreas prioritárias, baseadas em mapas de distribuição de 131 espécies na forma de mínimos polígonos convexos. Os resultados obtidos foram bem semelhantes àqueles encontrados em estudo anterior (Diniz-Filho *et al.*, 2004), com a mesma finalidade, mas utilizando uma lista menor de espécies, algoritmos diferentes e um *grid* de células de tamanhos distintos. Os resultados de destes estudos indicam regiões prioritárias para a conservação de anfíbios anuros amplamente distribuídas pelo bioma, mas com concentração de áreas mais importantes (“insubstituíveis”) na porção sudeste. Algumas destas áreas são coincidentes com as aqui encontradas e outras são bem distintas, como a porção norte do bioma, indicada por estes estudos como prioritária e que aqui não foi selecionada. As diferenças nos resultados devem estar ligadas ao fato do nosso estudo ter partido de uma base de dados mais completa, tanto em relação às espécies endêmicas consideradas quanto aos pontos de ocorrência, por termos utilizado mapas de distribuição potencial baseados em requisitos climáticos e topográficos das espécies e por termos incluído características evolutivas.

A seleção de áreas em diferentes altitudes, incluindo tanto baixadas e vales de rios quanto planaltos e serras, está relacionada ao fato de espécies endêmicas apresentarem diferentes requisitos de hábitat (Valdujo, 2011). A bacia do Rio São Francisco apresenta a maior riqueza de espécies e também o maior número de espécies exclusivas da bacia, certamente devido à alta riqueza de espécies endêmicas e de distribuição restrita no maciço do Espinhaço (ver revisão em Leite *et al.*, 2008). Dentre as 12 espécies exclusivas desta bacia, apenas *Bokermannohyla ravidia* e *Ischnocnema penaxavantino*

não são endêmicas da Serra do Espinhaço. Outras áreas de altitude que concentram endemismos são os planaltos dos Guimarães, da Canastra e Central do Brasil (Valdujo, 2011). Áreas de altitude mais baixa, como as depressões dos rios Tocantins e Araguaia, também abrigam espécies de distribuição restrita como *Chiasmocleis centralis* e *Trachycephalus mambaiensis* (Cintra *et al.*, 2009).

Estas áreas, além de serem prioritárias para atingir as metas de conservação estabelecidas neste estudo, ainda coincidem com as áreas de maior riqueza de espécies e maior diversidade filogenética de anfíbios no Cerrado (ver capítulo 1). Segundo os dados aqui obtidos, estas áreas incorporam a maior parte da diversidade evolutiva dos anfíbios do cerrado. A diversidade evolutiva pode ser mais importante para manter os serviços do ecossistema, que simplesmente a riqueza de espécies (Cadotte *et al.*, 2008). Conservando esta diversidade, também estamos conservando a diversidade genotípica, fenotípica e funcional, dando mais chances aos ecossistemas de responderem adequadamente a mudanças futuras (Cadotte & Davies, 2010). Silvano *et al.* (capítulo 2), ao avaliar os efeitos das mudanças climáticas e da degradação de habitats sobre as espécies de anfíbios endêmicas do cerrado, verificaram que os cenários futuros serão extremamente desfavoráveis à ocorrência destas espécies. Assim, estratégias de conservação que considerem a diversidade evolutiva constituem ferramentas fundamentais para enfrentar o futuro.

Uma vez que os recursos disponíveis para a conservação são bastante limitados e que não é possível preservar toda a área devido a conflitos com outros interesses sociais e, principalmente, econômicos, espera-se que a indicação destas áreas funcione como um ponto de partida para tomadores de decisão. As áreas aqui consideradas como prioritárias para a conservação dos anuros endêmicos do Cerrado devem ser

investigadas e planos adequados de conservação, gestão e manejo destas áreas devem ser elaborados e implementados a fim de garantir a existência destas espécies no futuro.

Referências Bibliográficas

- Araújo, M.B., Noguebravo, D., Reginster, I., Rounsevell, M. & Whittaker, R. (2008a) Exposure of European biodiversity to changes in human-induced pressures. *Environmental Science & Policy*, **11**, 38-45.
- Araújo, M.B., Nogués-Bravo, D., Diniz-Filho, J.A.F., Haywood, A.M., Valdes, P.J. & Rahbek, C. (2008b) Quaternary climate changes explain diversity among reptiles and amphibians. *Ecography*, **31**, 8-15.
- Awise, J.C. (2005) Phylogenetic units and currencies above and below the species level. *Phylogeny and Conservation* (ed. by A. Purvis, J.L. Gittleman & T.M. Brooks), pp. 76-100. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Ball, I. & Possingham, H. (2000) *MARXAN v1.8.2 - Marine Reserve Design using Spatially Explicit Annealing*. University of Queensland, Brisbane, Australia.
- Becker, C.G. & Loyola, R.D. (2008) Extinction Risk Assessments at the Population and Species Level: Implications for Amphibian Conservation. Biodiversity and Conservation. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2297-2304.
- Becker, C.G., Loyola, R.D., Haddad, C.F.B. & Zamudio, K.R. (2010) Integrating species life-history traits and patterns of deforestation in amphibian conservation planning. *Diversity and Distributions*, **16**, 10-19.
- Bokermann, W.C.A. (1952) Microhylidae da coleção do Departamento de Zoologia (Amphibia-Anura). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*, **10**, 271-292.

- Cadotte, M.W. & Davies, T.J. (2010) Rarest of the rare: advances in combining evolutionary distinctiveness and scarcity to inform conservation at biogeographical scales. *Diversity and Distributions*, **16**, 376-385.
- Cadotte, M.W., Cardinale, B.J. & Oakley, T.H. (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 17012-17017.
- Carvalho-Jr., R.R., Martinez, R.A.M., Almeida, S.C., Ubaid, F.K., Maffei, F. & Jim, J. (2010) Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Proceratophrys moratoi* (Jim and Caramaschi, 1980): Distribution extension and new altitudinal record in state of Sao Paulo, Brazil. *Check List*, **6**, 576-578.
- Chaparro, J.C., Pramuk, J.B. & Gluesenkamp, A.G. (2007) A new species of arboreal *Rhinella* (Anura: Bufonidae) from cloud forest of southeastern Peru. *Herpetologica*, **63**, 203-212.
- Cintra, C.E.D., R., S.H.L., Silva-Jr., N.J., Garcia, P.C.A. & Zaher, H. (2009) A new species of *Trachycephalus* (Amphibia, Anura, Hylidae) from the State of Goiás, Brazil. *Zootaxa*, **1975**, 58-68.
- CNRH (2003) Resolução n. 32, de 15 de outubro de 2003. Anexo I. In: (ed. C.N.D.R. Hídricos). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF
- CNUC (2010) Mapa das Unidades de Conservação. In: *Cadastro Nacional de Unidades de Conservação*. Ministério do Meio Ambiente
- Cooper, N., Bielby, J., Thomas, G.H. & Purvis, A. (2008) Macroecology and extinction risk correlates of frogs. *Global Ecology and Biogeography*, **17**, 211-221.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Vieira, C.M., Souza, M.C., Bastos, R.P., Brandão, D. & Oliveira, L.G. (2004) Spatial patterns in species richness and priority areas for

- conservation of anurans in the Cerrado region, Central Brazil. *Amphibia-Reptilia*, **25**, 63-75.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Pinto, M.P., Rangel, T.F.L.V.B., Carvalho, P., Vieira, S.L. & Bastos, R.P. (2007) Conservation biogeography of anurans in Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 997-1008.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., Oliveira, G., Barreto, B.d.S., Silva, M.M.F.P., Terrible, L.C., Rangel, T.F.L.V.B., Pinto, M.P., Sousa, N.P.R., Vieira, L.C.G., Melo, A.S., de Marco Júnior, P., Vieira, C.M., Balmires, D., Bastos, R.P., Carvalho, P., Ferreira, L.G., Telles, M.P.d.C., Rodrigues, F.M., Silva, D.M., Silva Júnior, N.J. & Soares, T.N. (2009) Macroecologia, biogeografia e áreas prioritárias para conservação no cerrado. *Oecologia Brasiliensis*, **13**, 470-497.
- Eiten, G. (1972) The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, **38**, 201-341.
- Eiten, G. (1982) Brazilian savannas. *Ecology of tropical savannas* (ed. by B.J. Huntley & B.H. Walker), pp. 25-47. Springer-Verlag, Berlin.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S. & Zimmermann, N.E. (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, **29**, 129-151.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., Frost, D.R., Campbell, J.A. & Wheeler, W.C. (2005) Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **294**, 1-240.

- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Baêta, D., Jungfer, K.-H., Álvares, G.F.R., Brandão, R.A., Sheil, C., Barrientos, L.S., Barrio-Amorós, C.L., Cruz, C.A.G. & Wheeler, W.C. (2010) The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics*, **26**, 227-261.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sa, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. & Wheeler, W.C. (2006) The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **297**, 1-370.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Koko, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E. & Wheeler, W.C. (2006) Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **299**, 1-262.
- Hedges, S.B., Duellman, W.E. & Heinicke, M.P. (2008) New World direct-developing frogs (Anura : Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, **1737**, 1-182.
- Hero, J.M., Williams, S.E. & Magnusson, W.E. (2005) Ecological traits of declining amphibians in upland areas of eastern Australia. *Journal of Zoology London*, **267**, 221-232.
- IBGE (2004) Mapa de Biomas do Brasil. In. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília, DF. Brasil
- IBGE (2011) Mapa de compartimentos do relevo. In. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Brasília, DF. Brasil

- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, **19**, 707-713.
- Leite, F.S.F., Juncá, F.A. & Eterovick, P.C. (2008) Status do conhecimento, endemismo e conservação de anfíbios anuros da Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Megadiversidade*, **4**, 182-200.
- Machado, R.B., Ramos Neto, M.B., Pereira, P.G.P., Caldas, E.F., Gonçalves, D.A., Santos, N.S., Tabor, K. & Steininger, M. (2004) Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. In. Conservation International do Brasil, Brasília, Brazil.
- Maciel, N.M., Collevatti, R.G., Colli, G.R. & Schwartz, E.F. (2010) Late Miocene diversification and phylogenetic relationships of the huge toads in the *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) species group (Anura: Bufonidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **57**, 787-797.
- Maffei, F., Ubaid, F.K. & Jim, J. (2011) Discovery of the fifth population of a threatened and endemic toad of the Brazilian Cerrado, *Proceratophrys moratoi* (Anura, Cycloramphidae). *Herpetology Notes*, **4**, 95-96.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000) Systematic conservation planning. *Nature*, **405**, 243-253.
- Nascimento, L.B., Caramaschi, U. & Cruz, C.A.G. (2005) Taxonomic review of the species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with revalidation of the genera *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872 and *Eupemphix* Steindachner, 1863 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, **63**, 297-320.
- O'Grady, J.J., Brook, B.W., Reed, D.H., Ballou, J.D., Tonkyn, D.W. & Frankham, R. (2006) Realistic levels of inbreeding depression strongly affect extinction risk in wild populations. *Biological Conservation*, **133**, 42-51.

- Padial, J.M., Chaparro, J.C. & de-la-Riva, I. (2008) Systematics of *Oreobates* and the *Eleutherodactylus discoidalis* species group (Amphibia, Anura), based on two mitochondrial DNA genes and external morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **152**, 737-773.
- Phillips, S.J. & Dudik, M. (2008) Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, **31**, 161-175.
- Ponssa, M.L. (2008) Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **46**, 249-266.
- Posadas, P., Esquivel, D.R.M. & Crisci, J.V. (2001) Using Phylogenetic Diversity Measures to Set Priorities in Conservation: an Example from Southern South America. *Conservation Biology*, **15**, 1325-1334.
- Purvis, A., Jones, K.E. & Mace, G.M. (2000a) Extinction. *Bioessays*, **22**, 1123-1133.
- Purvis, A., Gittleman, J.L., Cowlshaw, G. & Mace, G.M. (2000b) Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences*, **267**, 1947-1952.
- Rodrigues, A.S.L., Andelman, S.J., Bakarr, M.I., Boitani, L., Brooks, T.M., Cowling, R.M., Fishpool, L.D.C., Fonseca, G.A.B., Gaston, K.J., Hoffman, M., Long, J., Marquet, P.A., Pilgrim, J.D., Pressey, R.L., Schipper, J., Sechrest, W., Stuart, S.N., Underhill, L.G., Waller, R.W., Watts, M.E.J. & Xie, Y. (2003) Global Gap Analysis: towards a representative network of protected areas. In: *Advances in Applied Biodiversity Science*
- Rolim, D.C., Martinez, R.A.M., Almeida, S.C., Ubaid, F.K., Maffei, F. & Jim, J. (2010) Amphibia, Anura, Cycloramphidae, *Proceratophrys moratoi* (Jim and

- Caramaschi, 1980): Distribution extension and new altitudinal record in state of São Paulo, Brazil. *Check List*, **6**, 576-578.
- Silvano, D.L. & Segalla, M.V. (2005) Conservation of Brazilian amphibians. *Conservation Biology*, **19**, 653-658.
- Siqueira, S., Aguiar Jr, O., Pansonato, A., Giaretta, A.A., Strüssmann, C., Martins, I. & Recco-Pimentel, S.M. (2009) The karyotype of three Brazilian *Terrarana* frogs (Amphibia, Anura) with evidence of a new *Barycholos* species. *Genetics and Molecular Biology*, **32**, 470-476.
- Smith, R.J. (2004) *Conservation Land-Use Zoning (CLUZ) Software*. Durrell Institute of Conservation and Ecology.
- Valdujo, P.H. (2011) *Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- van der Meijden, A., Vances, M., Hoegg, S., Boistel, R., Channing, A. & Meyer, A. (2007) Nuclear gene phylogeny of narrow-mouthed toads (Family: Microhylidae) and a discussion of competing hypotheses concerning their biogeographical origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **44**, 1017-1030.
- Vane-Wright, R.I., Humphries, C.J. & Williams, P.H. (1991) What to protect?-- Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, **55**, 235-254.
- Vazquez, D.P. & Gittleman, J.L. (1998) Biodiversity conservation: does phylogeny matter? . *Current Biology*, **8**, R379-R381.
- Verdade, V.K., Valdujo, P.H., Carnaval, A.C., Schiesari, L., Toledo, L.F., Mott, T., Andrade, G.V., Eterovick, P.C., Menin, M., Pimenta, B.V.S., Nogueira, C.,

- Lisboa, C.S., Paula, C.D. & Silvano, D.L. (in press) A leap further: the Brazilian Amphibian Conservation Action Plan. *Alytes*,
- Wiens, J.J., Kuczynski, C.A., Hua, X. & Moen, D.S. (2010) An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 871-882.
- Young, B.E., Lips, K.R., Reaser, J.K., Ibanez, R., Salas, A.W., Cedeno, J.R., Coloma, L.A., Ron, S., La Marca, E., Meyer, J.R., Munoz, A., Bolanos, F., Chaves, G. & Romo, D. (2001) Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology*, **15**, 1213-1223.

Tabela 1: Área de distribuição (em milhões de hectares), metas de conservação, percentual da meta de conservação atingido (área da distribuição contida em Unidades de Conservação) e classificação de acordo com o percentual da meta atingido para as espécies de anfíbios endêmicas do bioma Cerrado.

Espécie	área total	meta %	meta área	área em UCs	% atingido	Classificação
Família Aromobatidae						
<i>Allobates brunneus</i>	0.15	80	0.12	0.00	0.00	lacuna
<i>Allobates goianus</i>	0.26	80	0.21	0.05	0.21	parcialmente protegida
<i>Allobates</i> sp.	0.64	80	0.51	0.05	0.09	lacuna
Família Bufonidae						
<i>Rhinella cerradensis</i>	12.04	50	6.02	1.36	0.23	parcialmente protegida
<i>Rhinella mirandaribeiroi</i>	84.06	10	8.41	8.53	1.01	protegida
<i>Rhinella ocellata</i>	68.30	10	6.83	6.75	0.99	protegida
<i>Rhinella rubescens</i>	23.84	50	11.92	1.99	0.17	lacuna
<i>Rhinella scitula</i>	0.19	80	0.15	0.00	0.00	lacuna
<i>Rhinella veredas</i>	17.37	50	8.69	3.22	0.37	parcialmente protegida
Família Cycloramphidae						
<i>Odontophrynus cultripes</i>	15.02	50	7.51	1.02	0.14	lacuna
<i>Odontophrynus salvatori</i>	7.69	50	3.84	0.45	0.12	lacuna
<i>Proceratophrys cururu</i>	0.39	80	0.31	0.09	0.28	parcialmente protegida

<i>Proceratophrys goyana</i>	28.88	50	14.44	2.70	0.19	lacuna
<i>Proceratophrys moratoi</i>	0.04	80	0.03	0.00	0.00	lacuna
<i>Thoropa megatympanum</i>	2.57	80	2.05	0.51	0.25	parcialmente protegida
Família Dendrobatidae						
<i>Ameerega braccata</i>	0.51	80	0.41	0.00	0.00	lacuna
<i>Ameerega flavopicta</i>	24.12	50	12.06	1.07	0.09	lacuna
<i>Ameerega picta</i>	1.40	80	1.12	0.00	0.00	lacuna
<i>Ameerega sp.</i>	1.32	80	1.06	0.00	0.00	lacuna
Família Hylidae						
<i>Bokermannohyla alvarengai</i>	3.23	80	2.58	0.58	0.22	parcialmente protegida
<i>Bokermannohyla ibitiguara</i>	0.13	80	0.10	0.06	0.60	parcialmente protegida
<i>Bokermannohyla nanuzae</i>	0.70	80	0.56	0.12	0.20	parcialmente protegida
<i>Bokermannohyla pseudopseudis</i>	4.36	80	3.48	0.21	0.06	lacuna
<i>Bokermannohyla ravidia</i>	0.28	80	0.22	0.00	0.00	lacuna
<i>Bokermannohyla saxicola</i>	3.04	80	2.43	0.59	0.24	parcialmente protegida
<i>Bokermannohyla sazimai</i>	2.00	80	1.60	0.18	0.11	lacuna
<i>Dendropsophus anataliasiasi</i>	23.22	50	11.61	1.23	0.11	lacuna
<i>Dendropsophus araguaya</i>	0.39	80	0.31	0.09	0.30	parcialmente protegida
<i>Dendropsophus cerradensis</i>	0.04	80	0.03	0.00	0.00	lacuna

<i>Dendropsophus cruzi</i>	45.66	10	4.57	3.04	0.67	parcialmente protegida
<i>Dendropsophus elianeae</i>	35.50	10	3.55	0.90	0.25	parcialmente protegida
<i>Dendropsophus jimi</i>	16.71	50	8.35	0.84	0.10	lacuna
<i>Dendropsophus rhea</i>	0.01	80	0.01	0.00	0.00	lacuna
<i>Dendropsophus rubicundulus</i>	65.71	10	6.57	7.50	1.14	protegida
<i>Dendropsophus tritaeniatus</i>	5.18	80	4.14	0.07	0.02	lacuna
<i>Hypsiboas buriti</i>	1.45	80	1.16	0.00	0.00	lacuna
<i>Hypsiboas cipoensis</i>	1.59	80	1.27	0.35	0.27	parcialmente protegida
<i>Hypsiboas ericae</i>	0.37	80	0.29	0.05	0.16	lacuna
<i>Hypsiboas goianus</i>	7.37	50	3.68	0.20	0.05	lacuna
<i>Hypsiboas lundii</i>	23.02	50	11.51	2.04	0.18	lacuna
<i>Hypsiboas phaeopleura</i>	0.21	80	0.17	0.05	0.27	parcialmente protegida
<i>Hypsiboas sp.</i>	13.97	50	6.98	0.87	0.12	lacuna
<i>Phasmahyla jandaia</i>	2.30	80	1.84	0.16	0.08	lacuna
<i>Phyllomedusa araguari</i>	0.06	80	0.04	0.00	0.00	lacuna
<i>Phyllomedusa ayeaye</i>	2.24	80	1.79	0.27	0.15	lacuna
<i>Phyllomedusa azurea</i>	55.71	10	5.57	5.44	0.98	protegida
<i>Phyllomedusa centralis</i>	0.15	80	0.12	0.00	0.00	lacuna
<i>Phyllomedusa megacephala</i>	2.21	80	1.76	0.40	0.23	parcialmente protegida

<i>Phyllomedusa oreades</i>	7.27	50	3.64	0.35	0.10	lacuna
<i>Pseudis bolbodactyla</i>	30.54	50	15.27	2.61	0.17	lacuna
<i>Pseudis caraya</i>	10.91	50	5.46	1.06	0.19	lacuna
<i>Pseudis tocantins</i>	22.73	50	11.37	1.47	0.13	lacuna
<i>Scinax cabralensis</i>	0.20	80	0.16	0.08	0.53	parcialmente protegida
<i>Scinax canastrensis</i>	1.22	80	0.97	0.26	0.26	parcialmente protegida
<i>Scinax centralis</i>	1.27	80	1.02	0.00	0.00	lacuna
<i>Scinax constrictus</i>	45.97	10	4.60	3.11	0.68	parcialmente protegida
<i>Scinax curicica</i>	1.01	80	0.80	0.23	0.29	parcialmente protegida
<i>Scinax machadoi</i>	0.58	80	0.46	0.09	0.19	lacuna
<i>Scinax maracaya</i>	2.38	80	1.91	0.23	0.12	lacuna
<i>Scinax pinima</i>	0.15	80	0.12	0.02	0.14	lacuna
<i>Scinax rogerioi</i>	0.33	80	0.26	0.07	0.25	parcialmente protegida
<i>Scinax</i> sp.	4.44	80	3.55	0.29	0.08	lacuna
<i>Scinax</i> sp. 1 (Guimarães)	0.15	80	0.12	0.00	0.00	lacuna
<i>Scinax tigrinus</i>	2.04	80	1.63	0.08	0.05	lacuna
<i>Trachycephalus mambaiensis</i>	0.26	80	0.21	0.02	0.11	lacuna
Família Hylodidae						
<i>Crossodactylus bokermanni</i>	1.17	80	0.94	0.28	0.29	parcialmente protegida

<i>Crossodactylus</i> sp.	0.13	80	0.10	0.06	0.63	parcialmente protegida
<i>Crossodactylus trachystomus</i>	4.95	80	3.96	0.70	0.18	lacuna
Família Leiuperidae						
<i>Eupemphix nattereri</i>	53.80	10	5.38	2.52	0.47	parcialmente protegida
<i>Physalaemus centralis</i>	59.79	10	5.98	5.64	0.94	protegida
<i>Physalaemus deimaticus</i>	0.15	80	0.12	0.02	0.14	lacuna
<i>Physalaemus evangelistai</i>	0.30	80	0.24	0.08	0.32	parcialmente protegida
<i>Physalaemus marmoratus</i>	33.80	50	16.90	2.72	0.16	lacuna
<i>Physalaemus</i> sp.	0.15	80	0.12	0.00	0.00	lacuna
Família Brachycephalidae						
<i>Ischnocnema penaxavantinho</i>	0.22	80	0.17	0.00	0.00	lacuna
<i>Ischnocnema</i> sp.	14.22	50	7.11	1.56	0.22	parcialmente protegida
Família Leptodactylidae						
<i>Leptodactylus camaquara</i>	1.26	80	1.01	0.29	0.29	parcialmente protegida
<i>Leptodactylus cunicularius</i>	2.13	80	1.70	0.55	0.32	parcialmente protegida
<i>Leptodactylus furnarius</i>	22.00	50	11.00	1.45	0.13	lacuna
<i>Leptodactylus martinezi</i>	36.53	10	3.65	2.99	0.82	parcialmente protegida
<i>Leptodactylus pustulatus</i>	37.12	10	3.71	2.16	0.58	parcialmente protegida
<i>Leptodactylus sertanejo</i>	38.52	10	3.85	4.27	1.11	protegida

<i>Leptodactylus siphax</i>	63.87	10	6.39	4.49	0.70	parcialmente protegida
Família Microhylidae						
<i>Chiasmocleis albopunctata</i>	44.86	10	4.49	2.47	0.55	parcialmente protegida
<i>Chiasmocleis centralis</i>	0.30	80	0.24	0.00	0.00	lacuna
<i>Elachistocleis bumbameuoi</i>	0.22	80	0.17	0.08	0.45	parcialmente protegida
Família Strabomantidae						
<i>Barycholos ternetzi</i>	34.82	50	17.41	2.28	0.13	lacuna
<i>Pristimantis crepitans</i>	0.24	80	0.19	0.00	0.00	lacuna
<i>Pristimantis dundeei</i>	0.37	80	0.30	0.00	0.00	lacuna
<i>Pristimantis sp.</i>	15.43	50	7.72	1.05	0.14	lacuna

Tabela 2: Categoria (número de vezes em que foi selecionada) das Unidades de Planejamento (UPs), número de UPs, área (em milhões de ha) e percentual do Cerrado correspondente a cada categoria de UPs na melhor solução de áreas prioritárias para conservação de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado.

Categoria	Número de UPs	Área	% do Cerrado
Valor muito alto de conservação (10.000)	1.777	121,2	47,5
Valor alto de conservação (7.501-9.999)	3	0,6	0,2
Valor intermediário de conservação (5.001-7.500)	0	0	0
Valor baixo de conservação (1-5.000)	55	2,9	1,2
Não selecionadas	1.867	115,0	45,1
Já conservadas	63	1,8	0,7
Excluídas	233	13,6	5,3
Total	3.998	255,1	100,0

Tabela 3: Riqueza de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado, riqueza de espécies de anfíbios anuros exclusivas de cada bacia hidrográfica (EB) e compartimentos do relevo, que concentram áreas prioritárias, por bacia hidrográfica nível 2. Em negrito as bacias que concentram a maior parte das áreas prioritárias para conservação das espécies de anuros endêmicas do Cerrado.

Bacia Hidrográfica	Riqueza	Riqueza de EB	Compartimentos do Relevo
Rio São Francisco	63	12	Depressão, chapadas e patamares do rio São Francisco, e patamares do rio Tocantins; Serras do Espinhaço, Tabatinga e Quadrilátero Ferrífero
Rio Tocantins	51	7	Depressão e planaltos residuais dos rios Tocantins e Araguaia, planalto central do Brasil e patamares dos rios São Francisco e Tocantins
Rio Paraná	44	4	Planaltos da Canastra e central do Brasil
Rio Araguaia	39	0	Depressão do rio Araguaia e Pantanal, planícies aluviais e planalto dos Guimarães
Rio Paraguai	37	6	Chapada dos Parecis; depressão, planaltos e serras dos rios Paraguai e Guaporé
Rio das Mortes	27	0	
Rio Xingu	21	0	

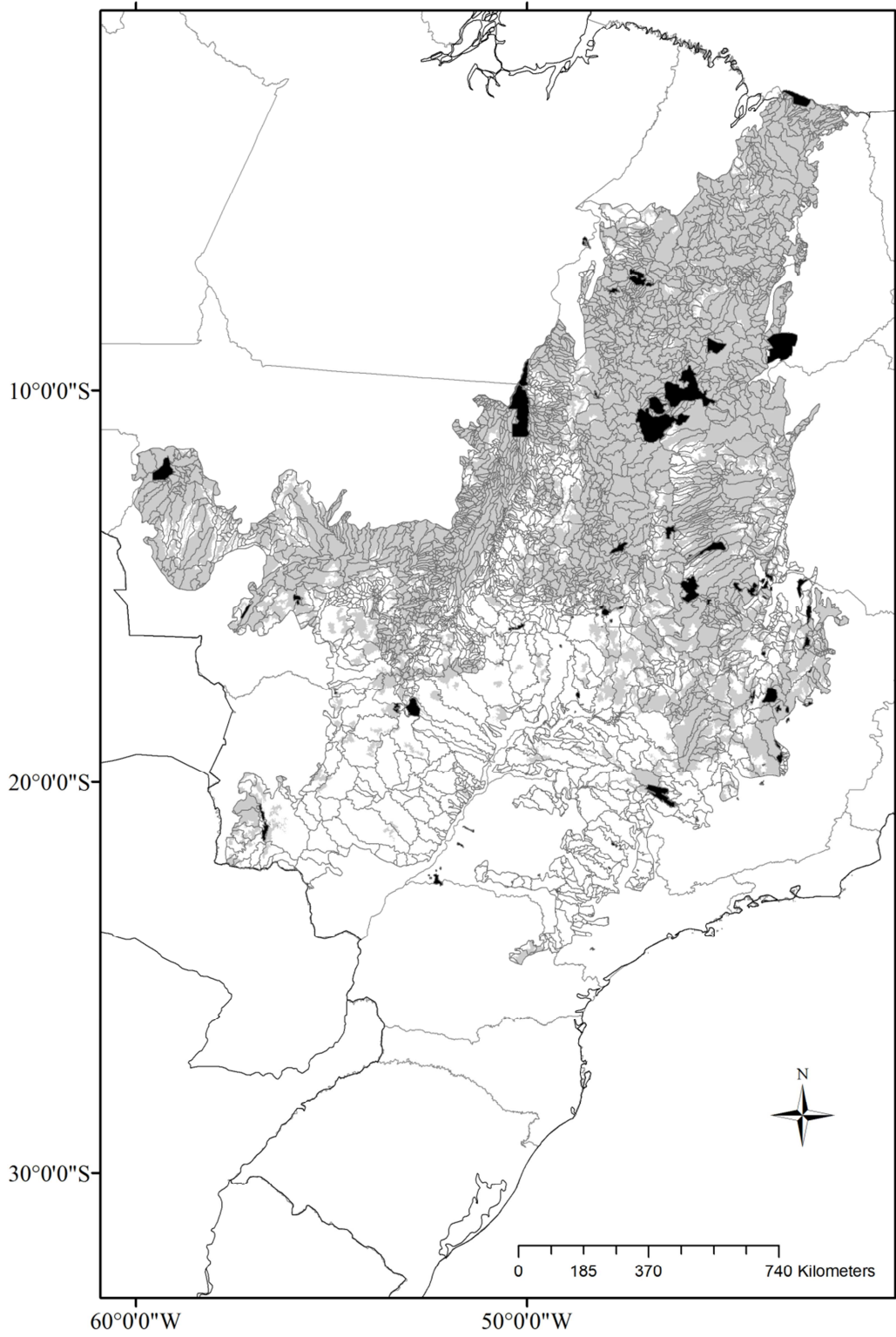
Costeira do Leste	20	0	Serras do espinhaço, Tabatinga e Quadrilátero Ferrífero; chapadas,
			planaltos e patamares dos rios Jequitinhonha e Pardo
Rio Tapajós	18	0	
Rio Parnaíba	15	0	
Costeira do Nordeste	11	0	
Ocidental			

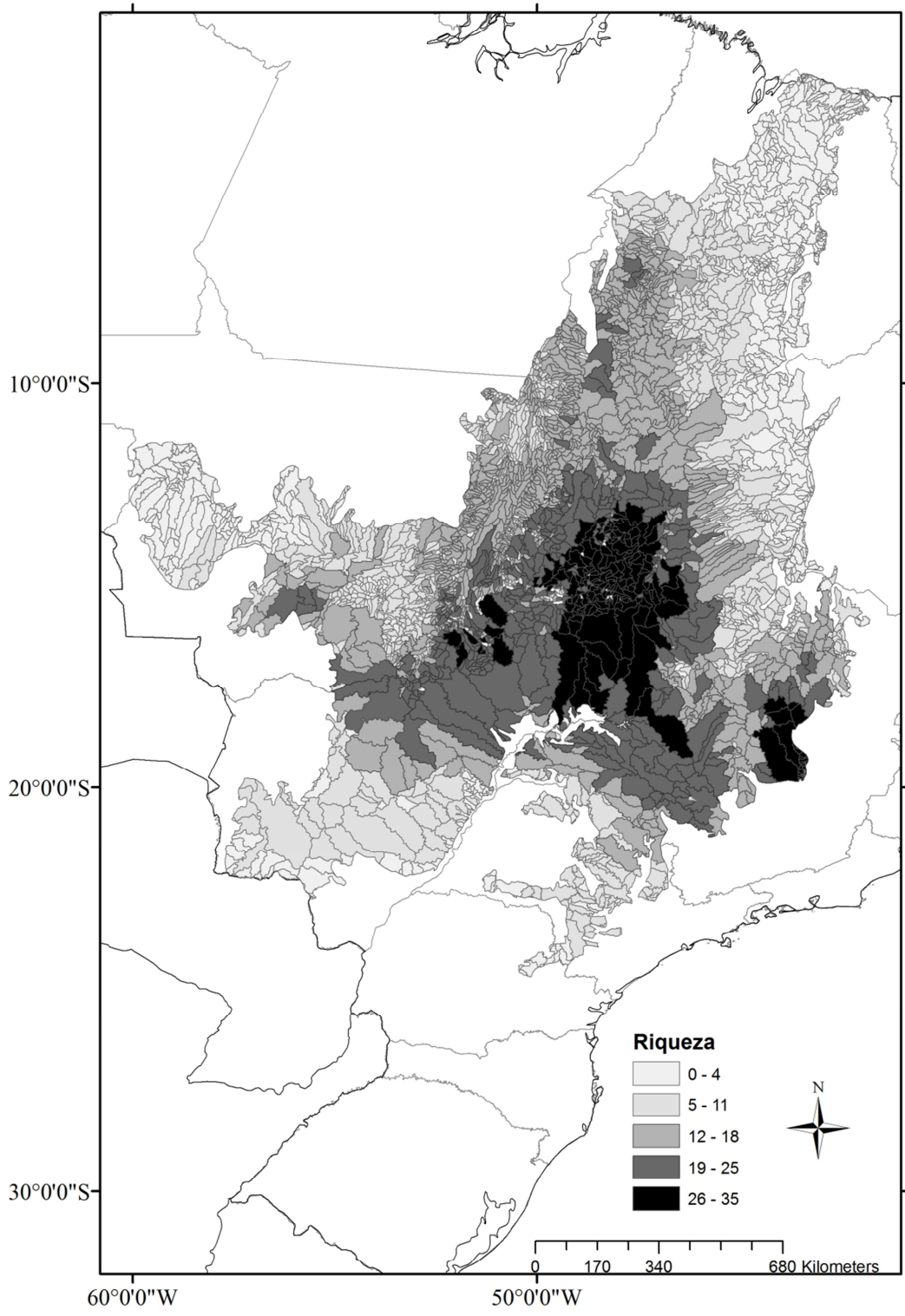
Legenda das Figuras:

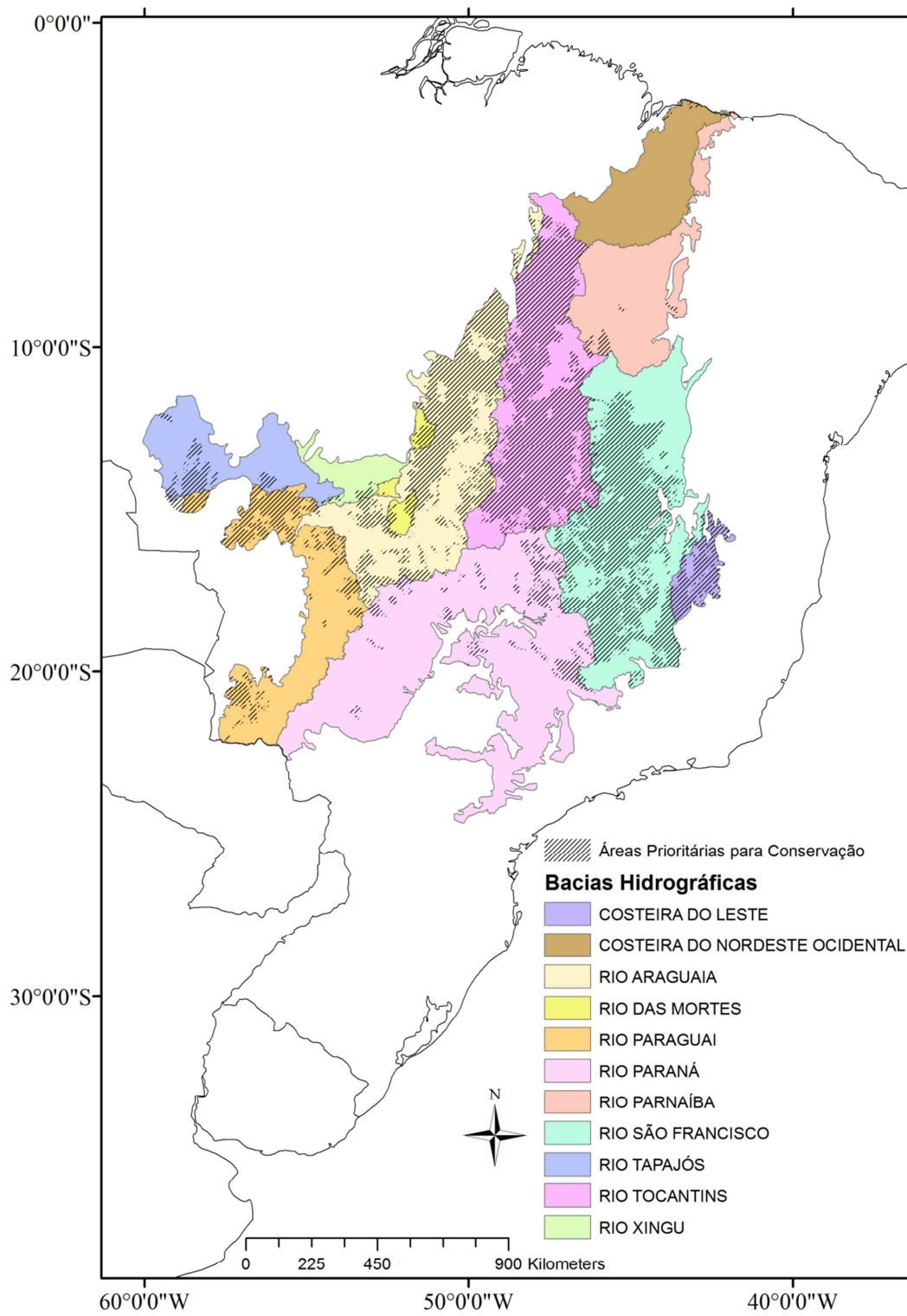
Figura 1: Unidades de Planejamento – UPs (Ottobacias nível 5), remanescentes de vegetação (cinza) e Unidades de Conservação (UCs) de Proteção Integral do Cerrado (preto).

Figura 2: Riqueza de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado por Unidade de Planejamento.

Figura 3: Áreas prioritárias para conservação de espécies de anfíbios anuros endêmicas do Cerrado e bacias hidrográficas nível 2.







CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados aqui encontrados reforçam a necessidade de avaliar diferentes componentes da biodiversidade e as condições passadas e atuais que possam atuar sobre a distribuição destes componentes, principalmente na hora de traçar estratégias relacionadas à sua conservação. Como vimos aqui, para previsões futuras, as inferências baseadas apenas em modelos bioclimáticos devem ser evitadas, e as interações entre o clima e outros fatores, tais como mudanças no uso da terra, devem ser consideradas. Além disso, no Cerrado as áreas que têm maior riqueza de espécies endêmicas são aquelas que sofreram as mais severas perdas de habitat, o que reforça a urgência de ações efetivas para a conservação das espécies.

Assim, por meio de uma extensa investigação das coleções zoológicas existentes no país e através da modelagem da distribuição das espécies de anfíbios do bioma e da investigação das variáveis ambientais e históricas que determinam esta distribuição, avançamos no conhecimento da fauna de anfíbios do Cerrado. Ao realizar previsões sobre os efeitos das mudanças climáticas e alterações de hábitat futuras, e identificar lacunas de proteção e áreas importantes para a preservação das espécies, fazemos um alerta e fornecemos subsídios para que ações de conservação sejam tomadas.